UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA

CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

MÁRCIA DA SILVA PEREIRA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E CONTEÚDO DE PROTEÍNAS NO GRÃO DE QUATRO GENÓTIPOS DE FEIJÃO-CAUPI SUBMETIDOS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA

SEROPÉDICA
2026

MÁRCIA DA SILVA PEREIRA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E CONTEÚDO DE PROTEÍNAS NO GRÃO DE QUATRO GENÓTIPOS DE FEIJÃO-CAUPI SUBMETIDOS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Fitotecnia, da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Fitotecnia.

Orientador: Carlos Pimentel

SEROPÉDICA
2026

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

Ficha catalográfica elaborada
Com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

P436r

Pereira, Márcia da Silva, 1998-
Respostas fisiológicas e conteúdo de proteínas no grão de quatro genótipos de feijão-caupi submetidos à deficiência hídrica / Márcia da Silva Pereira. - Seropédica, 2026.
73 f.

Orientador: Carlos Pimentel.
Dissertação(Mestrado). -- Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Programa de Pós-graduação em Fitotecnia, 2026.

1. Déficit hídrico. 2. Tolerância à seca. 3. Vigna unguiculata (L.) Walp.. I. Pimentel, Carlos, 1955-, orient. II Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Programa de Pós-graduação em Fitotecnia III. Título.

É permitida a cópia parcial ou total desta TFC/Dissertação/Tese, desde que seja citada a fonte

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

HOMOLOGAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO Nº 48 / 2026 - DeptFITO (12.28.01.00.00.00.32)

Nº do Protocolo: 23083.044237/2026-72

Seropédica-RJ, 08 de setembro de 2026.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

MÁRCIA DA SILVA PEREIRA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E CONTEÚDO DE PROTEÍNAS NO GRÃO DE QUATRO GENÓTIPOS DE FEIJÃO-CAUPI SUBMETIDOS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação em Fitotecnia, da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Fitotecnia, Área de concentração em Fisiologia da Produção.

.

Dissertação aprovada em 30 de julho de 2026.

BANCA EXAMINADORA:

_____

Carlos Pimentel - Orientador – UFRRJ

_____

Leonardo Oliveira Medici (Dr.) UFRRJ/IA/FITOTECNIA

Membro interno – UFRRJ

_____

Norma Gouvêa Rumjanek (Drª.) EMBRAPA AGROBIOLOGIA

Membro externo – EMBRAPA

(Assinado digitalmente em 08/09/2026 15:38) ***(Assinado digitalmente em 08/09/2026 09:34)***

CARLOS PIMENTEL
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptFITO (12.28.01.00.00.00.32)
Matrícula: 387258

LEONARDO OLIVEIRA MEDICI
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptCF (12.28.01.00.00.00.48)
Matrícula: 2181674

(Assinado digitalmente em 09/09/2026 09:05)
NORMA GOUVÊA RUMJANEK
USUÁRIO EXTERNO
CPF: 345.536.817-49

Visualize o documento original em **https://sipac.ufrrj.br/public/documentos/index.jsp** informando seu número: **48**, ano: **2026**, tipo: **HOMOLOGAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**, data de emissão: **08/09/2026** e o código de verificação: **81046e8b0a**

Dedico este trabalho ao meu Senhor e Salvador.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela sabedoria e pelo direcionamento em cada etapa do mestrado.

Aos meus pais, João e Eliã, por me apoiarem mesmo à distância, por me ensinarem a valorizar a educação e a buscar sempre a excelência em tudo o que faço, permitindo-me ir além por meio dos estudos.

Aos meus irmãos, João Marcos, Nívea e Eliana, por serem meu incentivo na busca dos meus objetivos.

Ao meu orientador, Carlos Pimentel, essencial em meu processo de aprendizado, pela confiança depositada em mim e pelo incentivo constante em todas as etapas da pesquisa. Foi uma honra ser sua orientada durante o mestrado.

Ao técnico do Laboratório de Fisiologia da Produção, Marcos Paulo, pelo profissionalismo, apoio durante toda a pesquisa e amizade.

Às minhas amigas Eulina e Ana Paula, por estarem ao meu lado durante todo o mestrado, ouvindo minhas inquietações sobre a pesquisa e os desafios das disciplinas.

Ao Frances, por tornar essa etapa mais leve e por todo o suporte emocional oferecido nos momentos difíceis.

À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ) e ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia (PPGF), pela oportunidade de realizar o curso de mestrado.

Ao corpo docente do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia (PPGF-UFRRJ), pelos ensinamentos e contribuições para minha formação acadêmica.

À secretaria e à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, pelo apoio administrativo ao longo do curso.

A todos os funcionários do Campo Experimental do Departamento de Fitotecnia, pelo auxílio na condução dos experimentos desta pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

"As únicas pessoas que alcançam muito são aquelas que desejam tanto o conhecimento que o buscam mesmo quando as condições são desfavoráveis."
(C.S. Lewis)

RESUMO

PEREIRA, Márcia da Silva. **Respostas fisiológicas e conteúdo de proteínas no grão de quatro genótipos de feijão-caupi submetidos à deficiência hídrica**. 2026. 73 folhas. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Programa de Pós-graduação em Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2026.

O feijão-caupi é uma leguminosa cultivada em várias regiões do mundo. No Brasil, a cultura tem importância socioeconômica para as famílias de baixa renda. Isto, por ser uma alternativa nutricional de baixo custo, muitas vezes chamada de "carne de pobre", em função do alto teor de proteínas nos grãos. É uma leguminosa tolerante à seca, adaptando-se bem às condições semiáridas. Nesse contexto, o objetivo do trabalho foi caracterizar as respostas fisiológicas e o conteúdo de proteínas do grão de quatro genótipos de feijão-caupi, considerados tolerantes à seca: EPACE 10, BRS Sempre Verde, BRS Pingo-de-Ouro 1-2 e Paulistinha, em resposta ao déficit hídrico, que foi realizado em casa de vegetação, no Setor de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ). O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC): 4 genótipos x 9 coletas, 3 repetições. O déficit hídrico foi imposto às plantas quando pelo menos 50% delas apresentaram o primeiro botão floral. Foram avaliadas as seguintes variáveis fisiológicas: potencial de água de base da folha (Ψa), conteúdo relativo de água da folha (CRA), área foliar, massa seca da parte aérea, tolerância protoplasmática, conteúdo de proteínas solúveis, aminoácidos livres, açúcares solúveis e amido foliar antes do estresse, durante o estresse e na reidratação. Na maturação fisiológica, foram avaliados os componentes de produção e o conteúdo de proteínas de reserva do grão, em plantas submetidas à seca ou não. Os genótipos apresentaram respostas fisiológicas distintas para lidar com os efeitos do estresse hídrico. O BRS Sempre Verde apresentou manutenção do status hídrico (Ψa e CRA) superior aos demais genótipos. Para a tolerância protoplasmática, indicada pelas porcentagens de integridade relativa (PIR, %) e de danos (PD, %), não houve diferença entre os genótipos na seca. Quanto à área foliar (AF), o genótipo Paulistinha apresentou maior valor no 10º dia de seca e na reidratação. No último dia de seca, o genótipo BRS Sempre Verde destacou-se por apresentar maiores teores foliares de proteínas solúveis e amido e menores teores de açúcares solúveis e aminoácidos livres em relação aos demais genótipos. Na reidratação, o BRS Sempre Verde apresentou maior teor de proteínas solúveis, que é proporcional à quantidade de RuBisCO e à atividade fotossintética foliar. Na maturação, todos os genótipos apresentaram redução nos componentes de produção; no entanto, sob seca, EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde apresentaram maior número de vagens, número de grãos e massa de grão por planta semelhantes e superiores ao Paulistinha. Para o conteúdo de proteínas no grão (CPG), o Paulistinha e o EPACE 10 se sobressaíram pela maior capacidade de acúmulo destas sob estresse; já o BRS Sempre Verde apresentou melhor CPG em condições irrigadas. Assim, o genótipo BRS Sempre Verde destacou-se por apresentar características fisiológicas associadas à tolerância à seca, incluindo maiores valores de Ψa, proteínas solúveis e amido, em comparação aos demais genótipos, demonstrando potencial para utilização em programas de melhoramento genético. Contudo, sob o ponto de vista produtivo, os genótipos EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde não diferiram quanto à produtividade de grãos, sendo igualmente recomendados para o uso agrícola.

Palavras-chave: agricultura de baixo custo; déficit hídrico; escassez de água; tolerância à seca; *Vigna unguiculata* (L.) Walp.

ABSTRACT

PEREIRA, Márcia da Silva. **Physiological responses and protein content in the grain of four cowpea genotypes subjected to water deficit**. 2026. 73 sheets. Dissertation (Master's in Agronomy – Crop Science) – Graduate Program in Crop Science, Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, 2026.

The cowpea is a legume cultivated in various regions of the world. In Brazil, this crop is of socioeconomic importance to low-income families. This is because it is a low-cost nutritional alternative, often called "the poor man's meat" for its high protein content in its seeds. A drought-tolerant legume well adapted to semiarid conditions. In this context, the objective of this study was to characterize the physiological responses and protein content of the seeds of four cowpea genotypes, considered water-stress tolerants: EPACE 10, BRS Sempre Verde, BRS Pingo-de-Ouro-1-2, and Paulistinha, in response to water stress; it was realized in a greenhouse at the Plant Science Department of the Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ). The experiment was conducted using a completely randomized design (CRD) with 4 genotypes × 9 samplings and 3 replicates. Water stress was imposed on the plants when at least 50% of them had developed their first flower bud. The following physiological variables were evaluated: leaf predawn water potential (Ψw), relative leaf water content (RWC), leaf area, shoot dry mass, protoplasmic tolerance, soluble protein content, free amino acids, soluble sugars, and leaf starch before stress, during stress, and during rehydration. At physiological maturity, grain yield components and grain protein content (GPC) lwere evaluated in plants that had been subjected to drought and those that had not. The genotypes exhibited different physiological responses to cope with the effects of water stress. The BRS Sempre Verde genotype showed better maintenance of water status (Ψw and RWC) than the other genotypes. Regarding protoplasmic tolerance, as indicated by the percentages of relative integrity (PIR, %) and damage (PD, %), there was no difference among the genotypes under drought conditions. As for leaf area (LA), the Paulistinha genotype had the highest value on the 10th day of drought and during rehydration. On the last day of drought, the BRS Sempre Verde genotype showed higher leaf levels of soluble proteins and starch, and lower levels of soluble sugars and free amino acids, compared to the other genotypes. During rehydration, BRS Sempre Verde exhibited higher soluble protein content, which is associated with higher RuBisCO levels and leaf photosynthetic activity. At maturity, all genotypes showed reduced yield components; however, under drought conditions, EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2, and BRS Sempre Verde exhibited a higher number of pods, a similar number of seeds, and a similar or higher seed mass per plant compared to Paulistinha. Regarding grain protein content (GPC), Paulistinha and EPACE 10 stood out for their greater capacity to accumulate protein under stress; BRS Sempre Verde, on the other hand, exhibited higher GPC under irrigated conditions. Thus, the BRS Sempre Verde genotype stood out for exhibiting physiological characteristics associated with drought tolerance, including higher values of Ψw, soluble proteins, and starch compared to the other genotypes, demonstrating potential for use in breeding programs. However, from a yield perspective, the EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2, and BRS Sempre Verde genotypes did not differ in grain yield and are equally recommended for agricultural use.

Keywords: Low-cost agriculture; Water deficit; Water scarcity; Drought tolerance; *Vigna unguiculata* (L.) Walp.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Liberação de eletrólitos em discos foliares, indicada pela condutividade livre (CL, μS cm^{-1}), condutividade total (CT, μS cm^{-1}) e porcentagem de integridade absoluta (PIA, %) em quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a dez dias de déficit hídrico e após dois dias de reidratação, em casa de vegetação, Seropédica, RJ, Brasil, 2025. 36

Tabela 2. Tolerância protoplasmática, indicada pela porcentagem de integridade relativa (PIR, %) e porcentagem de danos (PD, %) em folhas de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a dez dias de déficit hídrico e avaliados após dois dias de reidratação, em casa de vegetação, Seropédica, RJ, Brasil, 2025. 38

Tabela 3. Área foliar e massa seca da parte aérea de genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a dez dias de estresse hídrico e dois dias após a reidratação, na fase pré-floração. 42

Tabela 4. Conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido foliar de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2, Paulistinha e BRS Sempre Verde submetidos a dez dias de seca e dois dias de reidratação. 46

Tabela 5. Conteúdo das frações proteicas (albumina, globulina, prolamina, glutelina básica e glutelina ácida) e proteína total em grãos de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a duas condições hídricas: irrigação contínua e déficit hídrico. 48

Tabela 6. Componentes da produção de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos ao déficit hídrico (10 dias de estresse) e irrigados continuamente..... 52

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 12
2 OBJETIVOS 13
2. 1 Objetivo geral 13
2. 2 Objetivos específicos 13
3 HIPÓTESE CIENTÍFICA 14
4 REVISÃO DE LITERATURA 15
4. 1 Origem e Cultura do Feijão-Caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) 15
4. 2 Genótipos do Feijão-Caupi 17
4. 3 Conteúdo de Proteínas do Grão do Feijão-Caupi 18
4. 4 Impacto da Deficiência Hídrica no Feijão-Caupi 19
4. 5 Variáveis fisiológicas indicadoras de tolerância à seca 21
4. 5. 1 Potencial de água de base (Ψa) e conteúdo relativo de água da folha (CRA) 21
4. 5. 2 Área foliar e massa seca da parte aérea 22
4. 5. 3 Tolerância protoplasmática 22
4. 5. 4 Conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido foliar 23
4. 5. 5 Proteínas do grão e componentes de produção 24
5 MATERIAL E MÉTODOS 25
5. 1 Condução do experimento 25
5. 2 Material vegetal 27
5. 3 A avaliação do status hídrico 28
5. 4 Área foliar e massa seca da parte aérea 29
5. 5 Tolerância protoplasmática 29
5. 6 Conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido foliar 30
5. 7 Componentes de produção 31
5. 8 Extração e dosagem das proteínas de reserva dos grãos 31
6 ANÁLISE ESTATÍSTICA 32
7 RESULTADOS E DISCUSSÃO 32
7. 1 Potencial de água (Ψa) e Conteúdo Relativo de Água (CRA) na folha 32
7. 2 Tolerância Protoplasmática 36
7. 3 Área foliar (AF) e massa seca da parte aérea (MSPA) 41
7. 4 Análises bioquímicas da folha 44
7. 5 Proteínas de reservas do grão 48
7. 6 Componentes de Produção 52
8 CONCLUSÃO 54
REFERÊNCIAS 55

1 INTRODUÇÃO

O feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) é uma das leguminosas vegetais mais importantes para a agricultura (FAO, 2021). É uma espécie diploide (2n = 22), originária de clima semiárido, desempenhando um papel significativo para aliviar a desnutrição proteico-calórica e contribuir para a geração de renda de agricultores da África, da Ásia e da América do Sul (Herniter; Muñoz-Amatriaín; Close, 2020; Gonçalves *et al*., 2016). Comumente, o feijão-caupi é considerado como "carne do pobre", fornecendo segurança alimentar em diferentes regiões do mundo, pois é uma fonte significativa de proteínas, minerais e vitaminas, com baixo custo de produção, para populações de baixa renda que têm acesso limitado à proteína de origem animal, como carne e peixe (Kim *et al*., 2025; OECD, 2020).

O feijão-caupi tem origem nas regiões secas da África Ocidental e é amplamente distribuído pelo mundo, sendo cultivado em mais de 100 países (Moreira *et al*., 2023; Sousa *et al*., 2022). No Brasil, a cultura ocupa posição de destaque entre as atividades agropecuárias e é cultivada principalmente nas regiões Norte e Nordeste do país, com potencial produtivo significativo no local durante praticamente todo o ano (Freire Filho; Costa, 2020). Segundo o levantamento feito pela CONAB (2026), na safra 2025/26, estima-se que o feijão-caupi ocupará uma área total de 1.220,7 mil hectares no Brasil, com uma produtividade média de 503 kg/ha e uma produção total prevista de 614,4 mil toneladas, considerando as três safras anuais (1ª, 2ª e 3ª).

A produção dessa leguminosa é uma forma de combater a insegurança alimentar e a pobreza (FAO, 2021). Mais recentemente, foram detectadas evidências crescentes de benefícios adicionais à saúde ao consumi-la (Ouili *et al*., 2025; Gonçalves *et al*., 2020). Como, por exemplo, a prevenção de diversas doenças metabólicas e cardiovasculares, em razão do valor nutricional (alto teor de proteína e baixo teor de gordura), com uma média de 23 a 32% de proteínas, 50 a 60% de carboidratos e menos de 1% de gordura nos grãos (Abebe & Alemayehu, 2022; Jayathilake *et al*., 2018). Além disso, quase toda a parte da planta do feijão-caupi acima do solo é comestível e consumida regularmente. Em particular, os grãos secos, enquanto os frescos são consumidos em época de colheita, e folhas jovens, vagens e sementes imaturas têm sido explorados como vegetais alimentícios (Herniter *et al*., 2020; *O*wade *et al*., 2020).

Contudo, há variabilidade na composição do grão entre os genótipos. Na análise de 18 genótipos de feijão-caupi de diferentes procedências, cultivados no Brasil, o teor de proteína nos grãos desses materiais variou entre 21 e 29%, reflexo da alta diversidade genética entre os genótipos, sem que tenha ocorrido seleção para isso (Gonçalves *et al*., 2020).

Assim como outras leguminosas, o feijão-caupi realiza a fixação biológica do nitrogênio atmosférico (FBN), por meio da simbiose com bactérias do gênero *Rhizobium* (Peoples *et al*., 2021; Belane & Dakora, 2010), sendo, por isso, uma cultura rotativa essencial em sistemas agrícolas que possuem solos com baixa fertilidade, e contribuindo para a baixa demanda de fertilizantes nitrogenados (Kebede, 2021; Mukherjee & Sem, 2021; Guo *et al*., 2023). Além disso, o feijão-caupi é considerado, dentre as leguminosas de grãos, como sendo tolerante à deficiência hídrica, o que garante bons rendimentos com boa adaptabilidade em condições de seca, onde outras espécies de leguminosas não costumam apresentar bom desempenho fisiológico e produtivo (Pimentel, 2004; Ezin *et al*., 2021; Dutta *et al*., 2022).

Embora essa cultura seja adaptada às condições semiáridas, o déficit hídrico e as altas temperaturas, durante seu ciclo de desenvolvimento, podem impactar negativamente na sua produção (Ndiso *et al*., 2016). Esses fatores resultam em alterações na maioria dos processos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos nas plantas, reduzindo o crescimento da planta, a absorção de nutrientes, a fotossíntese e a alocação de fotoassimilados, reduzindo a produtividade das culturas (Fahad *et al*., 2017; Lamaoui *et al*., 2018).

Diante do exposto, este trabalho tem por finalidade avaliar o desempenho de quatro genótipos de feijão-caupi previamente identificados como tolerantes à seca (Pimentel *et al*., 2002; Nascimento *et al*., 2011; Silva *et al*., 2021; e Rocha *et al*., 2011), diante de uma situação de estresse por falta d'água. Isto, no intuito de compreender suas respostas adaptativas e o perfil proteico do feijão-caupi irrigado ou desidratado.

2 OBJETIVOS

2. 1 Objetivo geral

Caracterizar as respostas fisiológicas e o conteúdo de proteínas do grão de quatro genótipos de feijão-caupi, considerados tolerantes à seca, em resposta ao déficit hídrico.

2. 2 Objetivos específicos

- Avaliar a eficiência de medidas fisiológicas para caracterizar a tolerância à seca em feijão-caupi, tais como potencial de água, conteúdo relativo de água, área foliar, massa seca da parte aérea, tolerância protoplasmática, conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres, amido foliar e componentes de produção.

- Comparar o conteúdo de proteínas no grão de quatro genótipos de feijão-caupi, EPACE 10, BRS Sempre Verde, Pingo-de-ouro-1-2 e Paulistinha, sob seca ou irrigação contínua, em casa de vegetação;

- Identificar os genótipos de feijão-caupi com maior tolerância ao déficit hídrico, e com maior conteúdo de proteínas do grão.

3 HIPÓTESE CIENTÍFICA

Os genótipos de feijão-caupi podem apresentar diferentes respostas adaptativas quando submetidos ao déficit hídrico, com variações no conteúdo de proteínas do grão.

4 REVISÃO DE LITERATURA

4. 1 Origem e Cultura do Feijão-Caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.)

O feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) é uma leguminosa anual de clima quente, de grande importância na alimentação humana, amplamente cultivada em áreas semiáridas do Nordeste brasileiro (Muñoz-Amatriaín *et al*., 2017; Freire Filho *et al*., 2017). De origem africana, foi introduzido no Brasil no século XVI pelos colonizadores portugueses, inicialmente no estado da Bahia e, posteriormente, disseminado pelo país, concentrando-se em regiões conforme a adaptação da espécie (Freire Filho *et al*., 2017).

O feijão-caupi é uma cultura com importância socioeconômica para famílias de baixa renda, sobretudo às que vivem nas regiões Norte e Nordeste do Brasil, em função do elevado conteúdo proteico, superando o feijão-comum (*Phaseolus vulgaris*), além de ser mais tolerante à seca e às altas temperaturas, pode fornecer a maior parte dos macros e micronutrientes necessários para humanos e animais (Ferreira *et al*., 2022; Abebe & Alemayehu, 2022), complementar a renda e gerar empregos para os agricultores, particularmente na estação seca (Nwagboso *et al*., 2024).

O seu cultivo, antes restrito às Regiões Nordeste e Norte, para subsistência, geralmente em agricultura familiar, com tecnologia simples e de baixo investimento, com o passar dos anos, sua rusticidade e adaptabilidade a diversas condições ambientais foram abrindo novos mercados em todo o país (Freire Filho *et al*., 2017). Há pelo menos 10 anos, seu cultivo tem expandido para outras regiões. Essa expansão ocorre, principalmente, nas áreas de cerrado da região Centro-Oeste, onde é cultivado por médios e grandes produtores, com base empresarial, com as mesmas tecnologias empregadas no cultivo da soja e, com isso, o feijão-caupi vem sendo ofertado em larga escala, alcançando o mercado interno em outras regiões do país e também no exterior (Locatelli *et al*., 2016).

Atualmente, as estatísticas oficiais sobre a produção do feijão-caupi no Brasil são inexistentes, pois o serviço de Levantamento Sistemático da Produção Agrícola (LSPA) do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) não publica estatísticas separadas do feijão-caupi em relação à produção de feijão-comum. Esse método de apresentar os dados impossibilita saber qual é a participação total do feijão-caupi no país (Bastos, 2016). Com isso, para estimar a participação do feijão-caupi por área cultivada e produção nos Estados, é feito um levantamento a partir de informações obtidas de extensionistas, pesquisadores, produtores de grãos, produtores de sementes, comerciantes e empresas de assistência técnica (Freire Filho *et al*., 2017).

A cultura tem a capacidade de se desenvolver em solos de baixa fertilidade. Isso está relacionado à sua capacidade de estabelecer associações com microrganismos promotores do crescimento do solo, principalmente bactérias do gênero *Rhizobium*, que fazem FBN, e fungos micorrízicos. Além disso, ela é capaz de se desenvolver bem em locais não adequados para a maioria das leguminosas, devido à sua tolerância a altas temperaturas e à seca (Alves *et al.*, 2024; Awika & Duodu, 2017; Carvalho, 2017).

O feijão-caupi é uma eudicotiledônea (Fabaceae), subfamília Papilionoideae (Faboideae), com variedades de características que se destacam na planta com cores, formato dos grãos e tamanho das vagens, e reprodução preferencialmente por autofecundação, devido à ocorrência de cleistogamia (abertura da flor após a autopolinização) (Freire Filho *et al*., 2005; Rocha *et al.*, 2013). É classificado botanicamente como uma planta herbácea anual, com ampla variedade de hábitos de crescimento, variando de prostrado a ereto, podendo ser espalhador, trepador ou arbustivo, e pode ser determinado ou indeterminado (Herniter; Muñoz-Amatriaín; Close, 2020).

No Brasil é conhecida vulgarmente como feijão-de-corda, feijão-de-praia, feijão-da-estrada, feijão-de-rama, feijão-fradinho, feijão-macassar, macaça ou macáçar, e é complementar à dieta alimentar com cereais, por ser uma importante fonte de proteínas (Neves *et al*., 2011). Por esse valor nutritivo, o feijão-caupi é cultivado principalmente para a produção de grãos, tanto secos quanto verdes, destinados ao consumo humano, *in natura*, na forma de conserva ou desidratados. Além disso, o feijão-caupi tem sido utilizado para diversos outros segmentos, como forragem verde, feno, ensilagem, farinha para alimentação animal e ainda contribui para práticas agrícolas sustentáveis, como adubação verde e proteção do solo (Rocha; Silva; Menezes Junior, 2017).

A preferência dos consumidores em relação à cor do grão varia de lugar para lugar, e a variedade do feijão-caupi influencia a forma como é utilizado na culinária. Por exemplo, no Brasil são populares quatro pratos tradicionais: o “Baião de dois”, uma mistura de feijão-caupi e arroz; o acarajé, bolinho frito de feijão-caupi; o abará, bolinho frito de feijão-caupi e camarão enrolado em folhas de bananeira; e o mugunzá, uma mistura de feijão-caupi, milho e carne suína (OECD, 2020).

A ampla diversificação da espécie, com vários tipos de plantas, tipos de vagens, tipos de sementes, hábitos de crescimento e tempo de maturação, tem permitido ser cultivada de diferentes maneiras pelos pesquisadores para selecionar variedades adequadas para diferentes regiões (Singh, 2014). Nas regiões tropicais e subtropicais, onde a seca é severa devido às chuvas baixas e irregulares, causando restrição à produção agrícola, o feijão-caupi é uma das

leguminosas mais importantes na dieta da população (Alves *et al.*, 2024).

4. 2 Genótipos do Feijão-Caupi

O feijão-caupi [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] apresenta uma grande variabilidade genética que o torna versátil para o sistema de produção, sendo os efeitos da interação genótipo X ambiente importante para a recomendação de cultivares, visando seleção de cultivares com melhor resposta às condições adversas da localidade, que variam de acordo com a cultivar, tempo de exposição e fatores edáficos, entre outros (Freire Filho, 2011; Rocha *et al.*, 2007; Nascimento *et al*., 2011).

No Brasil, o melhoramento genético do feijão-caupi iniciou-se na segunda metade do século XVI, com a introdução das primeiras cultivares. Esse processo se deu em quatro fases. Na primeira fase (1925 a 1963), houve a introdução de germoplasmas, mas sem a recomendação de cultivares. Na segunda fase (1963 a 1973) iniciaram-se pesquisas com feijão-caupi em parcerias com alguns institutos de pesquisa e as universidades. Na terceira fase (1973 a 1991), a Embrapa entrou no sistema de pesquisa e, através de convênio com uma rede nacional de pesquisa, montou-se uma equipe de pesquisa com feijão-caupi sob a liderança da Embrapa Arroz e Feijão. No entanto, quando o convênio foi encerrado, a rede foi desestruturada; graças aos esforços de alguns pesquisadores, a pesquisa manteve-se e, por fim, foi transferida a sua liderança para a Embrapa Meio-Norte, em Teresina, Piauí, em 1991, iniciando a quarta fase, até o presente momento (Freire Filho *et al*., 2017).

Com o intuito de fortalecer o crescimento da cadeia produtiva, a Embrapa vem realizando estudos a fim de desenvolver cultivares, por meio do melhoramento genético, de feijão-caupi com: arquitetura de portes semiprostrado e porte ereto; ciclo de maturação precoce; baixo acamamento; resistências as principais pragas e doenças da cultura; tolerância a altas temperaturas, falta d'água e salinidade; altos teores de proteínas, minerais e compostos bioativos no grão; qualidade comercial; maior adequação à agroindústria; eficiência na FBN; e alta produtividade, adaptação e estabilidade de produção, em vários biomas brasileiros (Rocha *et al*., 2013).

E para potencializar o cultivo da cultura, o melhoramento genético do feijão-caupi vem adaptando estratégias específicas para cada contexto regional, considerando tanto os desafios agrícolas locais quanto o uso final da cultura, de modo a expandir seu desempenho e eficiência produtiva em diferentes ambientes (Kim *et al*., 2025).

4. 3 Conteúdo de Proteínas do Grão do Feijão-Caupi

O feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) está entre as leguminosas que apresentam alto teor de proteínas em seus grãos, desempenhando um papel fundamental como fonte de proteína alimentar barata para milhões de pessoas no mundo (Timko; Singh, 2008; Gonçalves *et al*., 2020; Kim *et al*., 2025). No Brasil, é amplamente utilizado em várias regiões brasileiras devido ao alto valor nutricional e à alta adaptação ambiental (Freire Filho *et al*., 2011; Alves *et al.*, 2024).

As diferentes formas de consumo de sementes de feijão-caupi, tanto imaturas quanto maduras (cruas ou cozidas), grãos inteiros, folhas ou parte aérea e grãos decorticados, são importantes, pois apresentam quantidades significativas de proteínas, carboidratos, lipídios, minerais, fibras alimentares e vitaminas (Abebe & Alemayehu, 2022).

Os grãos de feijão-caupi possuem em média 23 a 32% de proteínas (Ferreira *et al*., 2022), 50 a 60% de carboidratos e menos de 1% de gordura (Jayathilake *et al*., 2018). Em sementes de diferentes variedades nativas de regiões tropicais semiáridas na África, as proteínas podem variar de 20,57% a 24,95% (Itatat *et al*., 2013) e de 25,80% a 28,95% (Oke *et al*., 2015), mostrando variabilidade entre variedades e locais. Gonçalves *et al*. (2020), ao avaliar 18 genótipos comerciais provenientes de diferentes regiões, comumente recomendados para cultivo na região Nordeste do Brasil, observaram teores de proteínas variando de 21% a 29%, o que pode ser atribuído à alta variabilidade genética presente entre os genótipos. Conforme observado, o CPG de feijão-caupi pode variar de 20% a 30%, dependendo da variedade e da região de produção (Alves *et al.*, 2024; Carvalho *et al*., 2012). Essa ampla variabilidade reforça a influência da genética e das condições ambientais na composição química e nas propriedades nutricionais do grão, que também diferem de acordo com a cultivar (Gomes *et al*., 2021).

As proteínas de reserva são classificadas em quatro frações proteicas principais, com base no sistema de classificação de Osborne: globulinas, albuminas, prolaminas e glutelinas (básicas e ácidas) (Zolqadri & Li, 2025). Os grãos do feijão-caupi possuem como proteínas predominantes globulinas e albuminas, seguidas por glutelinas e prolaminas(Vasconcelos *et al*., 2010; Jayathilake *et al*., 2018; Singh *et al*., 2022). As albuminas nas sementes correspondem a uma fração que varia de 20,65% a 35,86% nas sementes, enquanto as globulinas constituem a maior fração proteica, representando entre 43,70% e 55,44% das proteínas totais. Por outro lado, as prolaminas são as proteínas de armazenamento em menor concentração no feijão-caupi, com valores entre 0,73% e 2,70% (Tchiagam *et al*., 2011). Teka *et al*. (2020) encontraram as seguintes frações proteicas predominantes nos grãos: globulinas (38,4–49,1%) e albuminas

(19,6–22,5%), seguidas por glutelinas (6,4–10,4%) e prolaminas (1,0–1,14%). Entre essas proteínas de grãos, as globulinas contêm mais aminoácidos essenciais (52%), seguidas pelas albuminas (44%), as glutelinas têm menos aminoácidos essenciais (30%) e as prolaminas têm o menor conteúdo (22%) (Lookhart & Bean, 2000). As proteínas do feijão-de-corda têm um teor de lisina maior do que os aminoácidos que contêm enxofre, como metionina e cisteína (Ferreira *et al*., 2022).

As proteínas do grão do feijão-caupi são uma fonte rica em aminoácidos essenciais, como histidina, leucina, isoleucina, lisina, treonina e triptofano, porém, geralmente são deficientes em cisteína e metionina (Lookhart & Bean, 2000; Singh *et al*., 2022). Embora o teor de aminoácidos sulfurados seja baixo em comparação com proteínas de origem animal, é rico em lisina, aminoácido limitante em cereais, e apresenta um perfil de aminoácidos mais equilibrado do que o dos cereais, característica típica das leguminosas (Abebe & Alemayehu, 2022). Além disso, as proteínas do feijão-caupi contêm também altos níveis de outros aminoácidos, tais como fenilalanina e valina, que superam as concentrações dos aminoácidos que contêm enxofre (Singh *et al*., 2022). Desta forma, o consumo do feijão-caupi, considerado como a "carne do pobre", junto com um cereal, como o milho ou arroz, apresenta todos os aminoácidos essenciais necessários para a alimentação, sendo de baixo custo de produção (Alves *et al.*, 2024). No entanto, fatores ambientais, condições de cultivo e variação genética influenciam a composição e o teor proteico de diferentes genótipos de feijão-caupi, resultando em variações nas frações proteicas (Vasconcelos *et al*., 2010; Gupta *et al*., 2010).

4. 4 Impacto da Deficiência Hídrica no Feijão-Caupi

A produtividade agrícola no mundo é fortemente impactada pelas restrições ambientais, como o déficit hídrico e as temperaturas extremas, que causam alterações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares, resultando em efeitos negativos ao desenvolvimento e produtividade das plantas (Toscano *et al*., 2016), sobretudo atualmente, com as mudanças climáticas globais, que já estão ocorrendo, causando estresses ambientais, como a seca e altas temperaturas (Ferreira *et al*., 2022). A planta, visando sua aclimatação e sobrevivência a condições ambientais adversas, desenvolve diversos mecanismos de adaptação (Carvalho *et al*., 2017).

A deficiência hídrica desencadeia alterações no metabolismo da planta, afetando negativamente quase todas as características morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (Haghpanah *et al*., 2024). As plantas desenvolvem mecanismos para lidar com a seca, e esses

mecanismos de tolerância podem ser divididos em três grupos, segundo Pimentel (2004): escape da seca, mecanismos de tolerância sob alto conteúdo de água e mecanismos de tolerância sob baixo conteúdo de água. Em que as plantas podem adotar mais de um mecanismo para lidar com a deficiência hídrica (Michalak *et al*., 2026).

As leguminosas são muito sensíveis à seca, resultando em reduções expressivas no rendimento final sob condições de seca. Essa limitação hídrica compromete processos fisiológicos essenciais, como a porcentagem de germinação e a atividade fotossintética, diminuindo a produtividade das culturas (Sehgal *et al*., 2017; Jumrani *et al*., 2024).

Estudos confirmaram que a cultura do feijão-caupi é uma das mais tolerantes à seca, com capacidade de crescer em regiões com chuvas irregulares e em sistemas sem irrigação (Carvalho *et al*., 2017). No entanto, a cultura do feijão-caupi ainda é afetada negativamente pela seca, que causa perdas no rendimento da produção. E para que a cultura continue a crescer e apresentar um bom desempenho nessas condições de seca, genótipos mais adaptados a essas condições são necessários para maiores rendimentos, pois o grau de tolerância ao estresse hídrico pode variar entre genótipos (Yahaya; Denwar; Blair, 2019; Coelho *et al*., 2013).

Embora a cultura do feijão-caupi seja adaptada às condições semiáridas, fatores associados à deficiência hídrica durante seu ciclo de desenvolvimento podem impactar negativamente na produção (Ndiso *et al*., 2016). De acordo com Nascimento *et al*. (2011), o requerimento de água na cultura do feijão-caupi é variável dependendo do estádio de desenvolvimento. Além disso, conforme Karim *et al*. (2018), o impacto dependerá do estádio fenológico da cultura em que o estresse ocorre (Pimentel, 2004).

Os principais mecanismos de adaptação do caupi durante o estresse hídrico incluem o desenvolvimento radicular profundo das plantas, com alta condutividade hidráulica na raiz, para maximizar a absorção da água; e, para minimizar as perdas de água, a planta controla a abertura estomática e reduz a área foliar (Pimentel, 2004).

No entanto, a cultura do feijão-caupi, quando sujeita à combinação de altas temperaturas e seca por longas horas do dia, resulta na produção de poucas flores e na redução substancial da produtividade pelo retardamento ou inibição do desenvolvimento dos botões florais. De acordo com Silva *et al*. (2019), da emergência à floração considera-se período crítico da cultura ao déficit hídrico, sendo observado que o momento da polinização, que ocorre quando as flores ainda estão fechadas (espécies autógamas), chamada de fase de pré-floração, como a fase mais sensível ao déficit hídrico para safra de feijão-caupi, reduzindo a atividade fotossintética e produção de fotoassimilados para manter o crescimento dos embriões, que abortam, reduzindo drasticamente a produtividade (Kramer & Boyer, 1995; Pimentel *et al.*, 1999).

4. 5 Variáveis fisiológicas indicadoras de tolerância à seca

A influência do déficit hídrico, nos estádios sensíveis da cultura, sobre uma série de processos fisiológicos, bioquímicos e genéticos pode afetar de forma diferente variedades/cultivares/raças locais de uma mesma espécie (Nunes *et al*., 2022). Estudos mostram que não existe uma única variável fisiológica que, por si só, seja indicativa de tolerância à seca, sendo necessário também avaliar a produção da planta sob estresse, para identificar genótipos tolerantes (Nascimento *et al*., 2011; Melo *et al*., 2018). Uma vez que avaliar a suscetibilidade de genótipos de feijão-caupi submetidos ao estresse hídrico com base em uma única variável pode não ser conclusiva, visto que diferentes índices podem indicar genótipos distintos como mais ou menos tolerantes à seca (Ngompe Deffo *et al*., 2024).

Dessa forma, neste estudo serão avaliados o status hídrico através do Ψa e do CRA, a área foliar e a massa seca da parte aérea. Além da tolerância protoplasmática, conteúdo de proteínas solúveis nas folhas, açúcares solúveis, aminoácidos livres, amido foliar, com extração e dosagem das proteínas de reserva dos grãos e componentes de produção importantes para avaliar as respostas dos genótipos de feijão-caupi sob estresse hídrico.

4. 5. 1 Potencial de água de base (Ψa) e conteúdo relativo de água da folha (CRA)

O Ψa expressa o estado energético da água na planta no momento da medida, determinando sua influência nos processos fisiológicos da planta (Ievinsh, 2023). Segundo Pimentel (2004), quando medido antes do amanhecer, que é o período onde o grau de hidratação é o mais constante, o Ψa é considerado a variável mais indicadora do grau de hidratação da planta para comparação dos efeitos da seca ao longo do tempo. O déficit hídrico reduz o potencial de água do solo, o que induz redução do Ψa e, em resposta aos baixos na folha, ocorre a diminuição da condutância estomática, reduzindo a transpiração foliar, mas, consequentemente, a fotossíntese também. Com isso, há também um aumento da temperatura foliar, causando uma redução mais drástica na produção de fotoassimilados, no crescimento e na produtividade das culturas (Kramer & Boyer, 1995).

Já o CRA é uma variável fisiológica de fácil mensuração que, apesar de simples, é considerada uma medida apropriada do estado hídrico da planta sob estresse, principalmente para plantas que não fazem ajuste osmótico, como é o caso do feijão-caupi, pois em plantas que fazem ajuste osmótico pode ocorrer variação do Ψa sem grande alteração do CRA (Pimentel, 2004). Para isto, mede-se o conteúdo de água atual de uma folha em relação à quantidade máxima que ela pode absorver sob turgidez total. Para se estimar o status hídrico da planta, o

CRA é uma ferramenta confiável e eficiente para avaliar as respostas fisiológicas das plantas citadas acima, em condições de estresse hídrico (Pimentel; Laffray; Louguet, 1999; Suriya-Arunroj *et al*., 2004; Anjum *et al*., 2011).

4. 5. 2 Área foliar e massa seca da parte aérea

A área foliar e o acúmulo de massa seca da parte aérea são duas das variáveis mais sensíveis e observadas sob estresse por desidratação, junto com o fechamento estomático, visto que são os primeiros processos afetados por uma ligeira desidratação (Blum, 1996; Song *et al*., 2026). Essa inibição da expansão foliar é atribuída à diminuição da divisão e do alongamento celular que ocorre pela redução do turgor celular (Bangar *et al*., 2019). O estresse por seca, em particular, promove diversas mudanças na morfologia e na anatomia das plantas para evitar o desperdício de água e sustentar o desempenho fotossintético. Isso inclui área foliar reduzida, maior espessura foliar, modificações na abertura estomática e o encolhimento das células buliformes (Qiao *et al*., 2024). A estratégia de ter menor área foliar, como adaptação à seca, resulta em menor perda de água pela transpiração. Por outro lado, é nas folhas que a maioria dos produtos da fotossíntese são sintetizadas; dessa forma, a manutenção da área foliar, com maior espessura de folha (Pimentel, 2004), é essencial para a produção de fotoassimilados, que, por sua vez, são um dos fatores principais para o desenvolvimento da biomassa da planta, bem como para a produtividade das culturas, e, durante períodos de seca, ambos podem ser reduzidos (Kapoor *et al*., 2020).

4. 5. 3 Tolerância protoplasmática

Em plantas tolerantes à seca, a manutenção da integridade da membrana parece ser um indicativo de tolerância à seca, ao nível celular, sendo dependente de diversos fatores relacionados à membrana, como sua composição química, especialmente a proporção dos galactolipídios monogalactosildiacilglicerol (MGDG) e digalactosildiacilglicerol (DGDG), os quais constituem a classe predominante da composição lipídica do envelope dos cloroplastos e das membranas tilacoides, sendo seus conteúdos importante para a tolerância ao déficit hídrico e para a recuperação das plantas após a reidratação (Scotti-Campos & Pham-Thi, 2016; Zhukov & Popov, 2023). E para minimizar os efeitos do estresse hídrico nas células, os vegetais podem expressar várias proteínas que conferem tolerância (Haghpanah *et al*., 2024; Pimentel, 2004).

Além disso, a integridade membranar é influenciada pela atividade de enzimas hidrolíticas citoplasmáticas que degradam lipídios, como as galactolipases e as fosfolipases D,

cujas expressões gênicas e atividades são estimuladas em resposta ao déficit hídrico (Gigon *et al*., 2004; Torres-Franklin *et al*., 2007; Scotti-Campos & Pham-Thi, 2016). As enzimas hidrolíticas, como galactolipases e fosfolipases, são responsáveis pela degradação de lipídios polares de membrana sob déficit hídrico: as galactolipases, atuando sobre MGDG e DGDG, liberando ácidos graxos livres, e as fosfolipases D sobre a fosfatidilcolina (PC), gerando ácido fosfatídico (PA), que, em conjunto, podem atuar como sinais ou causar danos celulares quando em excesso (Gigon *et al*., 2004).

A integridade membranar também é protegida pela ação de sistemas antioxidantes, como as peroxidases, e pela concentração de compostos orgânicos protetores, como açúcares, aminoácidos, carotenoides, deidrinas, entre outros, no citoplasma. Esse conjunto de mecanismos pode ser descrito como tolerância protoplasmática (Pimentel, 2004).

Essa avaliação da tolerância protoplasmática pode ser realizada de maneira simples por meio do teste proposto por Leopold *et al*. (1981), modificado por Vasquez-Tello *et al*. (1990), que consiste na avaliação da liberação de eletrólitos de tecidos imersos em água deionizada. A medição da condutividade elétrica da solução permite discriminar espécies mais tolerantes sob condições de seca severa, ou identificar genótipos tolerantes de uma mesma espécie, como no caso do feijão-caupi submetido ao estresse por desidratação, o que permite diferenciar genótipos com maior capacidade de tolerância protoplasmática à seca (Pimentel *et al*., 2000; Fernandes; Pedro; Pimentel, 2023).

4. 5. 4 Conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido foliar

As plantas utilizam vários mecanismos de adaptação fisiológica para lidar com o déficit hídrico, como a restrição no número e tamanho das folhas e o fechamento dos estômatos para reduzir o consumo de água (Haghpanah *et al*., 2024). Uma das formas de avaliar a resposta da fotossíntese a essas condições de estresse é analisar a variação dos teores de proteínas solúveis nas folhas, causada pelo suprimento insuficiente de água e de nitrogênio orgânico (Kramer; Boyer, 1995). Isto porque uma das primeiras respostas das plantas à seca é a paralisação do crescimento e da síntese proteica e, com a imposição do estresse mais severo, ocorre a proteólise, reduzindo mais ainda o conteúdo proteico das folhas (Pimentel, 2004). Tendo em vista que a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) é responsável pela assimilação fotossintética de CO_2 e corresponde a mais de 50% das proteínas solúveis foliares (Pimentel, 2004), a redução no conteúdo proteico da folha, que é correlacionada com a produtividade da planta (Barros *et al*., 2017), vai reduzir a síntese de fotoassimilados e o

rendimento de grãos (Kramer; Boyer, 1995).

Por outro lado, em situações de estresse, as células vegetais frequentemente acumulam carboidratos solúveis na forma de açúcares e de aminoácidos livres, que são vitais para a capacidade das plantas de resistir ao estresse por seca, ajudando a planta a estabilizar as funções celulares. Esse acúmulo ocorre primeiramente devido à paralisação do crescimento celular, mantendo ainda uma certa atividade fotossintética e assimilação de nitrogênio, e sob maior intensidade do estresse, devido à hidrólise de amido e de proteínas (Kramer; Boyer, 1995). Este acúmulo de açúcares, além de estabilizar proteínas e membranas, atua como uma reserva energética para acelerar e apoiar a recuperação do metabolismo após a reidratação, assim como os aminoácidos livres permitem uma retomada rápida da síntese proteica (Nawaz *et al*., 2025; Farrar & Jones, 2000; Slewinski, 2012).

Entretanto, a diminuição dos níveis de proteínas, pela degradação das mesmas, é importante para manter a homeostase celular em condições de déficits hídricos; caso contrário, proteínas danificadas se acumulariam e interromperiam a estrutura e o metabolismo celular da planta (Moloi & Ngara, 2023), mas a sua síntese de novo é essencial na reidratação para a retomada do crescimento (Pimentel, 2004).

4. 5. 5 Proteínas do grão e componentes de produção

Dependendo do nível de estresse, a planta desencadeia uma série de mudanças metabólicas e de expressões genéticas, que podem permitir a sua sobrevivência em algumas espécies. No entanto, a qualidade e o rendimento dos grãos podem ser muito afetados, sendo assim um fator limitante na agricultura (Seleiman *et al*., 2021; Mostofa *et al*., 2018).

Na cultura do feijão-caupi, vários fatores, como o ambiente e as diferenças genotípicas, determinam o rendimento de sementes (Atakora *et al*., 2023). De acordo com Dadson *et al*. (2005), o rendimento de sementes de feijão-caupi difere entre variedades e é influenciado pela seca e altas temperaturas, principalmente durante a emissão de seus botões florais devido às interações ambientais, impactando diretamente ou indiretamente o número de vagens por planta, número de sementes por vagem e massa de grãos, em uma determinada área (Ayodele & Oso, 2014).

Os genótipos, que são capazes de manter flores e vagens sob condições de estresse hídrico, tendem a apresentar maior produtividade, possivelmente devido à manutenção da integridade estrutural e funcional dos órgãos reprodutivos, favorecendo taxas mais elevadas de fertilização e desenvolvimento do embrião (Pushpavalli *et al*., 2014; Polania *et al*., 2016).

Assim, características como número de vagens por planta e número de sementes por vagem podem ser importantes indicadores da eficiência reprodutiva de diferentes genótipos sob estresse hídrico, sendo parâmetros relevantes para avaliar a tolerância à seca em programas de melhoramento vegetal (Poudel *et al*., 2025).

É importante destacar que durante o desenvolvimento das sementes, ocorre o acúmulo de diferentes grupos proteicos, destacando-se as proteínas de armazenamento, intimamente ligadas à fase de maturação (Rasheed *et al*., 2020). Dessa forma, o enchimento dos grãos é um estádio crucial, que envolve processos de mobilização e transporte necessários para a importação de diversos constituintes, principalmente açúcares e aminoácidos, e muitos processos bioquímicos essenciais para a síntese de proteínas, carboidratos e lipídios nas sementes em desenvolvimento (Barnabás; Jager; Fehér, 2008; Prasad *et al*., 2008; Awasthi *et al*., 2014; Farooq *et al*., 2017).

No Brasil, várias linhagens de feijão-caupi foram desenvolvidas para serem adaptadas às condições semiáridas, com bom rendimento e elevado teor de proteínas (Singh, 2007). De acordo com Nell *et al*. (1992), a cultura do feijão-caupi pode ser classificada em dois grupos: baixo teor de proteínas e alto teor de proteínas, evidenciando a alta variabilidade do componente proteína de grão dentro da espécie *Vigna unguiculata* (L.) Walp.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5. 1 Condução do experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (Latitude 22°45’39,8’’S, Longitude 43º41’58,1’’W; altitude de 33 m), utilizando vasos de 14 L contendo solo, em delineamento inteiramente casualizado (DIC), com duas plantas por vaso: 4 genótipos x 9 coletas, 3 repetições, totalizando 108 unidades experimentais (Figura 1). As plantas foram irrigadas diariamente até o início da suspensão hídrica.

Foram utilizados vasos com capacidade para 14 L, preenchidos com solo cuja caracterização química foi realizada pelo Laboratório de Análise de Solo, Planta e Resíduos (LABFER) da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. A caracterização química do solo apresentou os seguintes valores: pH 6,20; 3,31 cmolc dm^{-3} de Ca^{2+}; 1,41 cmolc dm^{-3} de Mg^{2+}; 0,00 cmolc dm^{-3} de Al^{3+}; 1,40 cmolc dm^{-3} de H + Al; 0,29 cmolc dm^{-3} de P disponível (9 mg dm^{-3}, Mehlich-1); 0,02 cmolc dm^{-3} de K disponível (7 mg dm^{-3}, Mehlich-1). Cada vaso foi adubado com quantidades equivalentes a 222,2 kg ha^{-1} de P (fornecido via superfosfato

simples) e 66,67 kg ha^{-1} de K (fornecido via cloreto de potássio). Além disso, foi aplicado fertilizante suplementar equivalente a 44,45 kg ha^{-1} de N (na forma de ureia), corrigido conforme as necessidades da cultura, conforme descrito por Melo *et al*. (2018).

Figura 1. Semeadura do feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) em casa de vegetação (A); Feijão-caupi cerca de 30 dias após o plantio (B).



Fonte: Márcia Silva, 2025.

Os dados de temperatura média diária do ar durante o experimento foram extraídos do banco de dados meteorológicos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), no período de déficit hídrico. Durante esse período experimental, correspondente ao período de déficit hídrico, as condições ambientais da casa de vegetação variaram, com temperatura do ar entre 29 e 35 °C, umidade relativa (UR) entre 40 e 68% e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) entre 1,28 e 3,21 kPa.

Os genótipos de feijão-caupi foram submetidos ao déficit hídrico quando pelo menos 50% das plantas apresentaram o primeiro botão floral (Figura 2), e o déficit hídrico foi mantido por 10 dias, até que os Ψa dos quatro genótipos atingissem valores próximos ao Ψa letal de -2,5 MPa, segundo Pimentel (2004), e, posteriormente, foram reidratados.

Figura 2. Estádio fenológico de emissão do botão floral em feijão-caupi, *Vigna unguiculata* (L.) Walp.) aos 55 dias após a semeadura (DAS).



Fonte: Márcia Silva, 2025.

5. 2 Material vegetal

Foram utilizados quatro genótipos de feijão-caupi considerados tolerantes à seca, na literatura, mas que nunca foram comparados: EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2, Paulistinha e BRS Sempre Verde, alguns deles utilizados na agricultura de alta tecnologia e outros na agricultura local, adaptados às condições de seca e altas temperaturas (Pimentel *et al*., 2002; Nascimento *et al.*, 2011; Silva *et al*., 2021; Rocha *et al*., 2011). Todas as sementes foram inoculadas com estirpes de *Bradyrhizobium* sp. BR 3262 (SEMIA 6464), obtidas no banco de germoplasma da EMPRAPA Agrobiologia- Centro de Recursos Biológicos Johanna Döbereiner.

O EPACE-10 é um genótipo local, bem adaptado a condições de clima e solo mais típicas do semiárido, com estresses ambientais como seca e alta temperatura, muito utilizado por pequenos produtores que operam com baixa tecnologia (Costa *et al*., 2002; Pimentel *et al*., 1999). Esse genótipo foi desenvolvido pelo Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão/Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (CNPAF/Embrapa), com execução realizada pela Empresa de Pesquisa Agropecuária do Ceará (EPACE), a partir do cruzamento das cultivares Seridó e TVu 1888. É uma planta com hábito de crescimento indeterminado, porte semirramador e possui um ciclo de 65 a 75 dias. A vagem de 21 cm comporta 15 sementes de tegumento de cor marrom e pertence à classe cores e subclasse mulato. Com o seu cultivo

em condições climáticas adequadas, mesmo sem adubação, a sua produtividade pode chegar a cerca de 1000 kg. ha^{-1} (Barreto *et al*., 1998; Gonçalves *et al*., 2020).

O genótipo Pingo-de-ouro-1-2 é uma cultivar local, procedente de Iguatu-CE, e é cultivado por agricultores na agricultura de baixo insumo. Apresenta boa adaptação à tolerância à seca e à alta temperatura (Silva *et al*., 2021). Possui hábito de crescimento semiprostrado. As sementes possuem coloração marrom-claro e fazem parte da subclasse comercial Canapu, com uma produtividade média de grãos de 880 kg ha^{-1} (Rocha *et al*., 2011).

O genótipo Paulistinha reúne genes de cultivar local para adaptabilidade e estabilidade ao semiárido piauiense; no entanto, é procedente de Juazeiro do Norte-CE, bem adaptado aos estresses ambientais, como seca e alta temperatura (Rocha *et al*., 2011). Apresenta hábito de crescimento semirramificado, ciclo de maturação de 65-75 dias. Suas sementes possuem coloração marrom-claro e subclasse comercial denominada Canapu, com uma produtividade média de grãos de 1.070 kg ha^{-1} (Freire Filho *et al*., 2005; Rocha *et al*., 2011).

O genótipo BRS Sempre Verde foi lançado em 1981 e possui material de origem do semiárido nordestino, sendo recomendado para as regiões Norte, Nordeste e Centro-Oeste do Brasil. Apresenta boa adaptação à seca e à alta temperatura, cultivado por pequenos produtores, na agricultura de baixo insumo. Possui hábito de crescimento semiprostrado, ciclo de maturação de 70-80 dias. Suas sementes possuem coloração castanho-esverdeada clara e subclasse comercial sempre-verde. Com uma produtividade média de grãos de 883 a 900 kg ha^{-1} em regime de sequeiro e 1.200 kg ha^{-1} em regime irrigado (Rocha *et al*., 2017; Santos & Lima, 2015).

5. 3 A avaliação do status hídrico

O Ψa, assumindo que este está em equilíbrio com o potencial hídrico do xilema, foi medido com uma bomba de Scholander, onde a pressão lida no manômetro, quando ocorre vazamento de água no xilema, corresponde ao Ψa (Scholander, 1964). Essas medições foram feitas antes do nascer do sol, sendo monitoradas desde o dia 0 de estresse, a cada dois dias, até o Ψa se aproximar do potencial hídrico limite de -2,5 MPa para o feijão-caupi (Pimentel, 2004), o qual foi atingido aos dez dias de déficit hídrico, sendo posteriormente medidos dois dias após a reidratação. As avaliações foram realizadas na quarta folha trifoliolada, a mais recente a atingir sua expansão máxima, a partir da base da planta, utilizando o folíolo principal da folha, com valores expressos em MPa.

Por sua vez, o CRA (conteúdo relativo de água), que reflete o grau de hidratação das

plantas, é uma análise dada pela razão entre o teor de água no momento da coleta e o teor máximo de água (estado de turgor) para uma dada folha (Hunt Junior *et al*., 1987). Nas folhas de feijão-caupi, foram feitos discos do tecido foliar. As folhas completamente expandidas coletadas às 6:30 da manhã foram levadas para o laboratório, onde foram retirados 25 discos da mesma planta, evitando as nervuras principais. Os discos foram pesados imediatamente em uma balança analítica de precisão para obtenção do peso da massa fresca (MF); em seguida, as amostras foram colocadas em Becker com 30 mL de água deionizada por 24 horas. No dia seguinte, retirou-se o excesso de água com papel-toalha e pesaram-se os discos, para a obtenção da massa túrgida (MT). Posteriormente, os discos foram levados à estufa de secagem, com circulação forçada de ar, a aproximadamente 65 °C, até atingirem peso constante e, em seguida, pesados em balança de precisão para obtenção da massa seca (MS). O cálculo do CRA foi obtido, segundo a metodologia descrita por Barrs & Weatherley (1962), em porcentagem (%): CRA = [(MF-MS) / (MT-MS)] x 100.

5. 4 Área foliar e massa seca da parte aérea

A parte aérea das plantas avaliadas foi separada das raízes em corte no coleto, e as folhas foram separadas para mensuração da área foliar com o uso do medidor portátil de área foliar LI-3000C (LI-COR, Nebraska, USA). Após essa etapa, o material, composto por folhas e caules, seguiu para a estufa de secagem com circulação forçada de ar, a aproximadamente 65 °C, até atingir massa constante (±72 h) e, em seguida, o material foi pesado em balança de precisão para obtenção da massa seca. Essas análises foram realizadas a cada dois dias nas plantas sob déficit hídrico e também dois dias após a reidratação.

5. 5 Tolerância protoplasmática

A tolerância protoplasmática foliar à seca foi avaliada pela liberação de eletrólitos de discos de folha (Leopold *et al*., 1981). Estas medições foram realizadas nos horários entre 11 e 13 horas, antes do estresse (dia 0), a cada dois dias durante a imposição do estresse, e na reidratação, dois dias após esta. Para isso, foram coletados 10 discos foliares de 0,01 m de diâmetro, da terceira folha completamente expandida, mas não senescente de plantas de caupi, e posteriormente foram imersos em 30 mL de água deionizada, onde ficaram por um período de 24 horas na geladeira.

Após esse período, retiraram-se os tubos da geladeira, deixando-os voltar à temperatura

ambiente e, em seguida, mediu-se a condutividade elétrica, com um condutivímetro de bancada (DIGIMED DM-31). Esta primeira leitura foi considerada como sendo a condutividade livre (CL). Após esta medição, os mesmos tubos de ensaio, com os discos foliares, foram imersos em 30 mL de água destilada e postos em banho-maria a 80 °C por 1 h, para romper a plasmalema de todas as células. Em seguida, deixaram-se os tubos resfriar na geladeira por 16 h, sendo medida novamente a condutividade elétrica, a qual foi chamada de condutividade total (CT). A partir destes dados, foram calculadas a porcentagem de integridade absoluta (PIA = 1 - CL/CT), a porcentagem de integridade relativa (PIR = PIA de plantas irrigadas/PIA de plantas estressadas), e a porcentagem de danos (PD = 100 - PIR), segundo a metodologia descrita por Vasquez-Tello *et al*. (1990).

5. 6 Conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido foliar

Para avaliar os teores de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido nas folhas, foram feitas três coletas: antes do estresse (dia 0), no último dia de estresse e na reidratação (com 2 dias de recuperação). As coletas foram realizadas entre 10 e 11 horas, período de maior atividade fotossintética (Pimentel; Laffray; Louguet, 1999). Para isso, foi coletada a terceira folha mais jovem completamente expandida. Essas folhas foram coletadas e imediatamente envolvidas em papel-alumínio e imersas em nitrogênio líquido, sendo levadas para o laboratório.

Para determinar os teores de proteínas solúveis da folha, aproximadamente 50 mg de massa fresca do material vegetal foram pesados e transferidos para o almofariz gelado e macerados com 5 mL do tampão de extração, seguindo a metodologia de Pham Thi *et al*. (1982), para então fazer a dosagem de proteínas solúveis segundo o método de Bradford (1976).

Para as análises do teor de açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido, amostras de 100 mg de material foliar foram picadas em pedaços pequenos e imersas em 4 mL de etanol a 90%. O extrato obtido foi armazenado e, em seguida, aquecido em banho-maria por uma hora a 60 °C, e o sobrenadante foi transferido para um frasco de 25 mL. O resíduo precipitado foi reextraído mais duas vezes com mais 4 mL de etanol e aquecido a 60 °C, e os sobrenadantes foram juntados e avolumados com água deionizada até completar o volume de 25 mL, seguindo os métodos clássicos descritos por Farrar (1993) e Yemm & Cocking (1955) para aminoácidos livres.

Após a extração de açúcares solúveis e aminoácidos livres, foi avaliado o amido foliar. Para isso, foi utilizado o pellet da extração anterior, ao qual foram adicionados 2 mL de água

deionizada nos tubos, os quais foram aquecidos em banho-maria a 100 °C por 15 minutos com agitação ocasional, e deixados para esfriar. Após esse processo, adicionaram-se 2 mL de ácido perclórico ($HClO_4$) 9,2 M por 15 minutos com agitações ocasionais. Após isso, adicionaram-se 4 mL de água deionizada aos tubos, com agitação ocasional por 10 minutos. O sobrenadante foi armazenado em frasco de 25 mL. Ao pellet resultante adicionaram-se 2 mL de ácido perclórico ($HClO_4$) 4,6 M, com agitação ocasional por 15 minutos, e os sobrenadantes foram juntados ao primeiro sobrenadante e avolumados a 25 mL com água deionizada, segundo a metodologia proposta por McCready *et al*. (1950).

Todas estas variáveis foram determinadas por espectrofotometria, utilizando o espectrômetro Spectronic 20+ (Milton Roy).

5. 7 Componentes de produção

Na maturação fisiológica, aos 115 dias após a semeadura (DAS), os genótipos de feijão-caupi foram coletados para avaliar os componentes de produção: número de vagens por planta, número de grãos por planta e massa seca de grãos por planta (g planta^{-1}). As avaliações foram realizadas tanto em plantas submetidas ao déficit hídrico quanto em plantas irrigadas continuamente, permitindo uma comparação detalhada de genótipos com maior tolerância ao déficit hídrico e com potencial de produção nessas condições.

5. 8 Extração e dosagem das proteínas de reserva dos grãos

Para a análise das proteínas de reserva, amostras de grãos colhidas na maturação fisiológica foram submetidas à extração proteica de acordo com a metodologia descrita por Gonçalves *et al*. (2020).

Para isso, os grãos passaram por uma secagem e em seguida foram liofilizados e moídos para a extração das proteínas de reserva, obtendo-se uma farinha. Desse material foi retirada uma única amostra de 100 mg dos diferentes tratamentos avaliados. As amostras foram tratadas duas vezes com 1 mL de hexano, à temperatura ambiente durante 15 minutos, com agitação leve, centrifugadas a 12.000 por 5 minutos (Centrífuga 2K15, Sigma, Germany), em seguida, deixadas para secar overnight. O processo foi realizado de forma sequencial, utilizando o precipitado da extração anterior como pellet para a próxima extração.

Para auxiliar na solubilização das proteínas, as amostras foram levemente agitadas durante todas as etapas do procedimento de extração para facilitar a solubilização das proteínas. Após a solubilização de cada fração proteica, as amostras foram centrifugadas a 12.000 g

durante 5 minutos; os sobrenadantes foram coletados e armazenados em freezer a -20°C para posterior análise.

Para a extração da primeira fração proteica globulina, foi adicionado 1 mL de uma solução 0,5 M de NaCl à farinha seca durante 30 minutos a 4 °C. Para a albumina, foi adicionado 1 mL de água destilada, nas mesmas condições de tempo e temperatura que foram usadas para extrair a globulina, e para as prolaminas, foi adicionado 0,5 mL de etanol 70% por também 30 minutos à temperatura ambiente. Já as glutelinas foram obtidas em duas etapas: glutelina ácida, em 1 mL de solução 0,1 M de HCl por 30 minutos à temperatura ambiente; em seguida, glutelinas básicas, em 1 mL de solução 0,1 M de NaOH, nas mesmas condições de temperatura e tempo às quais foram submetidas as amostras para extração da glutelina ácida. A determinação do conteúdo de cada fração proteica extraída foi feita por espectrofotometria (Espectrofotômetro UV-VIS, modelo UV-1700, da Shimadzu, Japão). As frações globulina, albumina, prolamina e glutelina ácida foram feitas pelo método (Bradford, 1976), enquanto que para glutelina básica utilizou-se o método desenvolvido por Lowry (1951).

6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

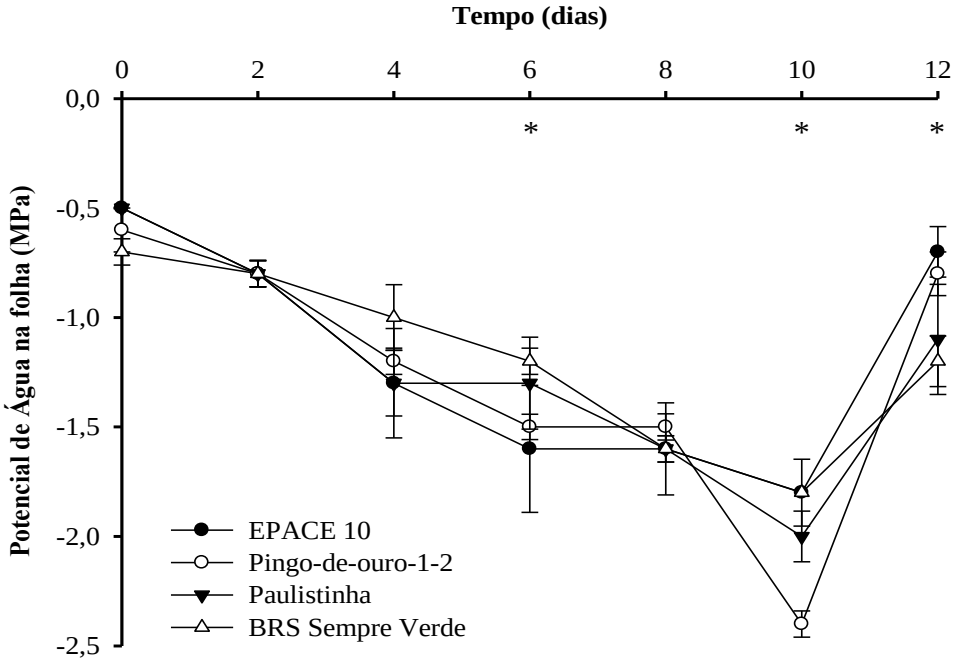
Os vasos foram dispostos em delineamento inteiramente casualizado, e os dados obtidos foram sujeitos à análise de variância (ANOVA), comparados e segregados pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$), quando detectada diferença significativa. O software utilizado foi o Sisvar 5.1 (Ferreira, 2019), e os gráficos foram elaborados no SigmaPlot 10.0.

7 RESULTADOS E DISCUSSÃO

7. 1 Potencial de água (Ψa) e Conteúdo Relativo de Água (CRA) na folha

Os valores de Ψa da folha de todos os genótipos avaliados diminuíram gradualmente durante o déficit hídrico, com diferenças estatisticamente significativas observadas no sexto dia, no décimo dia de estresse e na reidratação (Figura 3). Nos primeiros dias (0 a 2 dias), os valores de Ψa mantiveram-se relativamente elevados, indicando que as plantas ainda se encontravam em condição hídrica favorável, com adequada manutenção do turgor celular.

Figura 3. Valores do potencial hídrico da folha de base (Ψa) de quatro genótipos de feijão-caupi (EPACE 10, Pingo-de-Ouro 1-2, Paulistinha e BRS Sempre Verde), submetidos a dez dias de déficit hídrico e dois dias de reidratação.



O asterisco (*) indica que houve uma diferença significativa entre os genótipos pelo teste (SNK, Student-Newman-Keuls, $p < 0,05$), naquele dia.

Após dez dias de déficit hídrico, o genótipo Pingo-de-Ouro-1-2 atingiu o Ψa de -2,5 MPa. Este Ψa é considerado um valor limite letal para o feijão-caupi sob déficit hídrico (Kramer & Boyer, 1995; Pimentel, 2004), a partir do qual não há recuperação, levando à morte da planta (Li *et al*., 2016). Já o genótipo BRS Sempre Verde manteve-se com valores maiores de Ψa no dia 6 em comparação com os outros genótipos. E no dia 10, Paulistinha, BRS Sempre Verde e EPACE 10 apresentaram os maiores valores de Ψa, não diferindo estatisticamente entre si. Na reidratação, observou-se uma recuperação parcial do Ψa da folha, indicando resposta positiva à reidratação, com destaque significativo para os genótipos EPACE 10 e Pingo-de-Ouro-1-2. Já Paulistinha e BRS Sempre Verde, embora tenham apresentado recuperação, mantiveram valores mais negativos em relação aos demais.

É possível observar que os genótipos se comportaram de forma diferenciada ao longo do déficit hídrico. O destaque para o genótipo BRS Sempre Verde com valores menos negativos de Ψa no 6º dia de estresse em comparação aos demais, e no último de seca para os demais genótipos que não se diferiram de BRS Sempre Verde, pode indicar maior capacidade de manutenção do status hídrico, possivelmente associada a maior eficiência no controle estomático ou maior condutividade hidráulica das raízes, que são os principais mecanismos,

pelos quais as plantas de feijão-caupi limitam as perdas de água por transpiração, contribuindo para a manutenção do potencial hídrico dentro de limites fisiologicamente toleráveis (Martínez-Vilalta & Garcia-Forner, 2017).

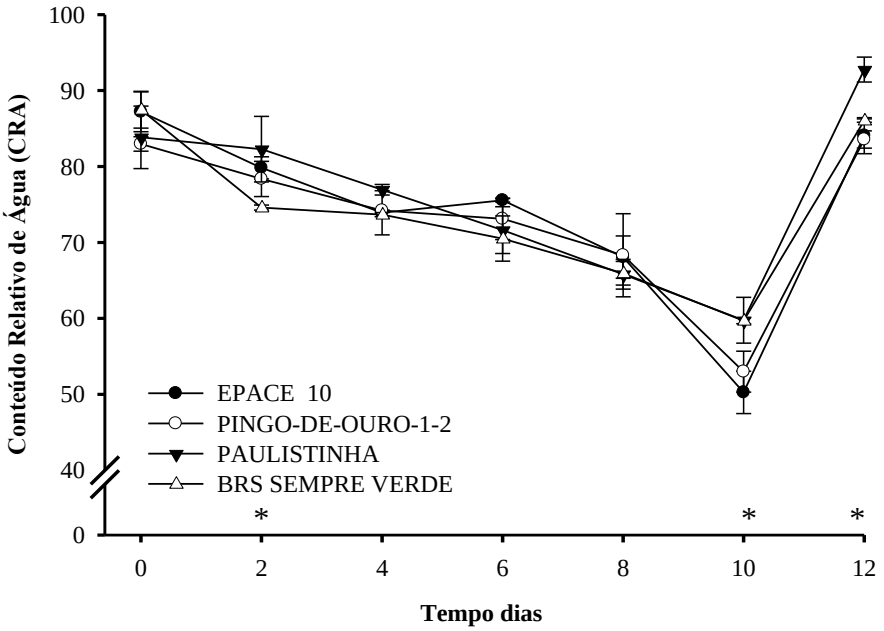
No décimo dia de estresse, quando todos os genótipos apresentaram os menores valores de Ψa, o Pingo-de-Ouro-1-2 atingiu valores de -2,5 MPa, indicando maior comprometimento do status hídrico foliar. Esse potencial letal para a cultura está associado à perda de turgor, fechamento estomático acentuado e redução das trocas gasosas, o que pode impactar diretamente a fotossíntese e a produtividade das plantas (Lawson & Leakey, 2024; Ogbaga *et al*., 2020). Esse comportamento mais sensível do Pingo-de-Ouro-1-2 contrasta com os resultados dos estudos de Silva e colaboradores (2025), ao compará-lo a outros genótipos mais sensíveis, nos quais esse genótipo apresentou maior tolerância ao déficit hídrico e levou cerca de 12 dias para atingir o nível de -1,5 MPa.

Na reidratação, observou-se resposta positiva do Ψa. A recuperação significativamente maior dos genótipos EPACE 10 e Pingo-de-Ouro-1-2 sugere que ambos os genótipos apresentam maior capacidade de restabelecimento do equilíbrio hídrico após o estresse. De acordo com Ke *et al*. (2025), plantas submetidas à reidratação após períodos de seca rapidamente absorvem água para repor seus níveis hídricos. Esse processo desencadeia uma série de mudanças complexas na distribuição de água e no estado hídrico da planta, facilitando o retorno aos padrões normais, por meio de diversas respostas compensatórias que se manifestam no crescimento, na morfologia e na fisiologia da planta.

Quanto ao CRA, observou-se redução nesta variável sob condições de déficit hídrico (Figura 4). Essa redução se intensificou conforme se estenderam os dias de déficit hídrico, quando comparada ao estado inicial de hidratação das plantas, levando à desidratação e ao murchamento foliar, refletindo o baixo status hídrico dos genótipos (Yu *et al*., 2025).

As diferenças significativas observadas no CRA entre os genótipos evidenciam comportamentos contrastantes durante o déficit hídrico, no segundo e no décimo dia de estresse, e quanto à capacidade de recuperação após a reidratação. Observaram-se diferenças significativas entre os genótipos de feijão-caupi no segundo dia, com destaque para Paulistinha e EPACE 10 com maiores valores de CRA, indicando melhor manutenção do status hídrico inicial das plantas. O genótipo BRS Sempre Verde apresentou o menor valor, diferindo estatisticamente dos outros genótipos neste segundo dia de estresse. Enquanto que o Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou comportamento intermediário, não diferindo estatisticamente dos demais tratamentos, o que demonstra uma condição de resposta intermediária nesse período inicial.

Figura 4. Conteúdo relativo de água na folha de quatro genótipos de feijão-caupi (EPACE 10, Pingo-de-Ouro 1-2, Paulistinha e BRS Sempre Verde), submetidos a dez dias de déficit hídrico e dois dias de reidratação.



O asterisco (*) indica que houve uma diferença significativa pelo teste (SNK, Student-Newman-Keuls, $p < 0,05$) naquele dia.

No décimo dia, houve redução do CRA em todos os genótipos, evidenciando o avanço do déficit hídrico e seus efeitos sobre o status de hidratação das plantas. Neste último dia de estresse, os genótipos Paulistinha e BRS Sempre Verde apresentaram maior capacidade de conservação de água nos tecidos foliares, com os maiores valores de CRA, que diferiram estatisticamente de EPACE 10 e Pingo-de-Ouro-1-2. A redução do CRA observada em Pingo-de-Ouro-1-2 e o alto valor de CRA do BRS Sempre Verde corroboraram as diferenças observadas no (Ψa), neste último dia de seca (Figura 4).

Gomes *et al*. (2020), ao avaliarem variedades crioulas de feijão-caupi, observaram que genótipos de feijão-caupi submetidos a estresse hídrico severo apresentaram uma diminuição significativa no CRA, conforme observado neste estudo.

Com a reidratação, os genótipos voltaram aos valores de CRA e status hídrico foliar semelhantes ou próximos dos valores iniciais, confirmando que o feijão-caupi apresenta uma característica fundamental de recuperar seu status hídrico de antes do estresse em pouco tempo (Dias *et al*., 2026). O genótipo Paulistinha apresentou o maior valor de CRA e diferiu estatisticamente dos demais, demonstrando superioridade quanto à capacidade de recuperação do status hídrico. Os genótipos BRS Sempre Verde, EPACE 10 e Pingo-de-Ouro-1-2 não

diferiram estatisticamente entre si (Figura 4).

O CRA representa o nível de hidratação do tecido vegetal em relação à sua capacidade máxima de retenção de água, sendo considerado um importante indicador do status hídrico das plantas (Patanè *et al*., 2016). Dessa forma, os maiores valores de CRA observados no genótipo Paulistinha indicam maior capacidade de manutenção no último dia de estresse e recuperação da hidratação foliar na recuperação após o estresse.

7. 2 Tolerância Protoplasmática

A liberação de eletrólitos é um indicador clássico da integridade das membranas celulares em resposta aos estresses ambientais (Rolny *et al*., 2011). Nesse contexto, a extrusão de íons pelas membranas celulares de folhas sob déficit hídrico constitui um indicativo da tolerância protoplasmática foliar à seca nos genótipos avaliados, uma vez que o déficit hídrico promove alterações estruturais nas membranas celulares, favorecendo o extravasamento de eletrólitos em genótipos mais sensíveis (Torres-Franklin *et al*., 2007). Em estudo conduzido com quatro genótipos de feijão-caupi, verificou-se comprometimento da integridade das membranas celulares sob condições de estresse hídrico (Fernandes; Pedro; Pimentel, 2023).

Nesse estudo, a avaliação da liberação de eletrólitos em discos foliares do feijão-caupi sob déficit hídrico permitiu detectar diferença entre os genótipos. Considerando que maiores valores de extravasamento de eletrólitos indicam maior suscetibilidade da membrana. Os genótipos que apresentam menores valores podem ser considerados mais tolerantes ao estresse hídrico, devido à maior integridade e resistência das membranas celulares (Scotti-Campos & Pham-Thi, 2016).

Durante o período de déficit hídrico, observou-se aumento da condutividade livre (CL) em todos os genótipos, com diferenças significativas entre si em todas as coletas, evidenciando respostas contrastantes quanto à integridade de membranas ao longo do estresse e após a reidratação.

Tabela 1. Liberação de eletrólitos em discos foliares, indicada pela condutividade livre (CL, µS cm^{-1}), condutividade total (CT, µS cm^{-1}) e porcentagem de integridade absoluta (PIA, %) em quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a dez dias de déficit hídrico e após dois dias de reidratação, em casa de vegetação, Seropédica, RJ, Brasil, 2025.

COLETAS	**CL*µS**

	EPACE 10	Pingo de Ouro 1-2	Paulistinha	BRS Sempre Verde	CV (%)
0	21,45 a	18,99 ab	16,99 b	16,39 b	
2	28,95 a	24,40 b	24,10 b	18,18 c	
4	20,40 b	19,97 b	28,72 a	26,05 a	
6	30,58 a	26,60 b	26,05 b	28,95 ab	6,49
8	30,50 ab	28,63 b	27,95 b	32,10 a	
10*	38,40 a	31,50 b	39,05 a	32,60 b	
12	24,20 b	27,30 a	17,19 d	20,04 c	
COLETAS	**CT * µS**				
	EPACE 10	**Pingo de Ouro 1-2**	**Paulistinha**	**BRS Sempre Verde**	**CV (%)**
0	198,50 a	167,50 b	160,65 b	155,00 b	
2	222,50 a	204,00 b	185,01 c	165,60 d	
4	211,00 a	177,35 b	171,55 b	207,50 a	
6	230,00 a	185,60 c	211,00 b	170,95 c	5,22
8	242,00 a	198,30 b	236,50 a	212,50 b	
10*	247,50 a	207,50 c	259,50 a	230,00 b	
12	217,33 a	186,70 b	201,00 ab	203,80 ab	
COLETAS	**PIA (%) ***				
	EPACE 10	**Pingo de Ouro 1-2**	**Paulistinha**	**BRS Sempre Verde**	**CV (%)**
0	0,89 a	0,89 a	0,89 a	0,89 a	
2	0,87 a	0,88 a	0,87 a	0,89 a	
4	0,90 a	0,89 ab	0,83 c	0,87 b	
6	0,87 a	0,86 a	0,88 a	0,83 b	1,24
8	0,87 a	0,85 b	0,88 a	0,85 b	
10*	0,84 a	0,85 a	0,85 a	0,86 a	
12	0,89 b	0,85 c	0,91 a	0,90 ab	

* Último dia de déficit hídrico. CL = condutividade livre; CT = condutividade total; PIA (porcentagem de integridade absoluta) = (1 - CL/CT) x 100. Médias seguidas por letras diferentes, para a mesma variável dentro de cada uma das coletas, diferem entre si significativamente pelo teste de Student-Newman-Keuls (5%).

Na coleta 0, EPACE 10 apresentou CL estatisticamente superior a Paulistinha, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 ocupou posição intermediária, evidenciando diferenças significativas entre genótipos em relação à integridade de membranas antes mesmo da imposição do estresse. No último dia de estresse, os genótipos EPACE 10 e Paulistinha apresentaram os maiores valores de CL e não diferiram estatisticamente entre si, indicando maior extravasamento de eletrólitos, seguidos de Pingo-de-Ouro 1-2 e BRS Sempre Verde, não diferentes estatisticamente entre si com valores relativamente menores.

Após dois dias de reidratação, houve redução significativa da CL em todos os

genótipos, evidenciando capacidade de recuperação, especialmente em Paulistinha e BRS Sempre Verde, que apresentaram os menores valores, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou média significativamente maior.

Durante o estresse, EPACE 10 e Paulistinha frequentemente apresentaram valores mais elevados de condutividade total (CT), sobretudo na coleta do último dia de estresse, indicando maior conteúdo total de eletrólitos nos tecidos foliares após ruptura completa do plasmalema das células. Nessas condições, os genótipos EPACE 10 e Paulistinha apresentaram as maiores médias de CT e não diferiram entre si, sendo superiores ao BRS Sempre Verde, enquanto o Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o menor valor, estatisticamente distinto. Após a reidratação, observou-se redução da CT em todos os genótipos. O genótipo EPACE 10 manteve CT estatisticamente superior, enquanto os demais genótipos não diferiram entre si quanto ao conteúdo de eletrólitos após a reidratação das plantas.

A porcentagem de integridade absoluta (PIA) mostrou-se um indicador adequado e sensível para diferenciar o comportamento dos genótipos em condições de déficit hídrico. Nas avaliações iniciais, correspondentes às 1ª e 2ª coletas, não foram observadas diferenças significativas entre os genótipos para a PIA. Na 3ª coleta, observou-se maior sensibilidade do genótipo Paulistinha ao déficit hídrico, que apresentou menor valor de PIA em relação aos demais genótipos, diferindo estatisticamente de EPACE 10 e BRS Sempre Verde. O genótipo Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou comportamento intermediário. Essa redução pode indicar aumento da desorganização das membranas celulares em resposta ao avanço do déficit hídrico.

Na 6ª coleta, o genótipo BRS Sempre Verde apresentou menor valor de PIA, diferindo estatisticamente dos demais genótipos, enquanto os genótipos EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e Paulistinha não se diferenciaram estatisticamente entre si. Na 8ª coleta, verificou-se que os genótipos EPACE 10 e Paulistinha, que apresentaram maiores valores de PIA, seguidos de Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde, com os menores valores estatisticamente iguais.

Na décima coleta, no último dia de déficit hídrico, não houve diferença significativa entre os genótipos, indicando que o nível de estresse hídrico foi suficientemente intenso para afetar todos de forma semelhante. Após a reidratação, os genótipos apresentaram diferenças significativas, com Paulistinha e BRS Sempre Verde apresentando o maior valor de PIA, evidenciando maior capacidade de recuperação da integridade das membranas, seguido de EPACE 10, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou menor recuperação.

Tabela 2. Tolerância protoplasmática, indicada pela porcentagem de integridade relativa (PIR, %) e porcentagem de danos (PD, %) em folhas de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna*

unguiculata (L.) Walp.) submetidos a dez dias de déficit hídrico e avaliados após dois dias de reidratação, em casa de vegetação, Seropédica, RJ, Brasil, 2025.

PIR* (%)					
COLETAS	**EPACE 10**	**Pingo de Ouro 1-2**	**Paulistinha**	**BRS Sempre Verde**	**CV (%)**
0	89,19 a	88,64 a	89,39 a	89,39 a	1,22
2	86,99 a	88,04 a	86,89 a	89,05 a	
4	90,32 a	88,72 ab	83,24 c	87,46 b	
6	86,63 a	85,66 a	87,68 a	83,05 b	
8	87,37 a	85,52 b	88,11 a	84,89 b	
10*	84,48 a	84,82 a	84,85 a	85,79 a	
12	88,82 b	85,38 c	91,45 a	90,18 ab	
PD* (%)					
COLETAS	**EPACE 10**	**Pingo de Ouro 1-2**	**Paulistinha**	**BRS Sempre Verde**	**CV (%)**
0	10,81 a	11,36 a	10,61 a	10,61 a	8,35
2	13,01 a	11,96 a	13,11 a	10,95 a	
4	9,68 c	11,28 bc	16,76 a	12,54 b	
6	13,37 b	14,34 b	12,32 b	16,95 a	
8	12,63 b	14,48 a	11,89 b	15,11 a	
10*	15,52 a	15,18 a	15,15 a	14,21 a	
12	11,18 b	14,62 a	8,55 c	9,82 bc	

*Último dia de déficit hídrico. PIR (porcentagem de integridade relativa) = (PIA estressado/PIA irrigado) x 100; PD (porcentagem de danos) = 100 - PIR. Médias seguidas por letras diferentes, para a mesma variável dentro de cada uma das coletas, diferem entre si significativamente pelo teste de Student-Newman-Keuls (5%).

Os genótipos apresentaram diferenças estatisticamente significativas na porcentagem de integridade relativa (PIR) e na porcentagem de danos (PD) ao longo do déficit hídrico e após a reidratação (Tabela 2). Antes da imposição do estresse hídrico (0 dias) e aos 2 dias de déficit, não foram observadas diferenças significativas entre os genótipos para ambas as variáveis.

As diferenças passaram a ser evidenciadas a partir do 4º dia de déficit hídrico, quando o genótipo EPACE 10 apresentou maior PIR, seguido de BRS Sempre Verde, ambos diferindo estatisticamente de Paulistinha, que exibiu o menor valor. O genótipo Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou valores intermediários, não diferindo estatisticamente dos genótipos EPACE 10 e BRS Sempre Verde. Os resultados de PD apresentaram, evidentemente, comportamento inverso ao observado para PIR, com Paulistinha apresentando o maior PD, seguido de BRS Sempre Verde, ambos diferindo estatisticamente dos demais genótipos. EPACE 10 apresentou o menor PD, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou valor intermediário, sem diferir de BRS Sempre Verde e de EPACE (Tabela 2). No último dia de estresse, não houve diferenças significativas

entre os genótipos, provavelmente porque são descritos na literatura como tolerantes à seca. No entanto, a resposta observada nos genótipos indica que houve degradação dos lipídios da membrana ocasionada pelo déficit hídrico, levando ao desequilíbrio, pois as membranas frequentemente se tornam mais permeáveis, permitindo maior extravasamento de eletrólitos da célula (Petrov *et al*., 2018).

Após a reidratação, observaram-se diferenças estatisticamente significativas entre os genótipos para PIR e PD. O genótipo Paulistinha apresentou o maior valor de PIR, diferindo estatisticamente de EPACE 10 (Tabela 2). Já o genótipo BRS Sempre Verde não diferiu estatisticamente de Paulistinha nem de EPACE 10. Em contraste, Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o menor valor de PIR, diferindo estatisticamente dos demais genótipos. Para PD, observou-se comportamento inverso ao da PIR, como é de se esperar. O genótipo Paulistinha apresentou o menor valor de PD, diferindo estatisticamente de EPACE 10, enquanto o genótipo BRS Sempre Verde não diferiu estatisticamente de Paulistinha nem de EPACE 10. Em contraste, Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o maior valor de PD, diferindo estatisticamente dos demais genótipos.

Esses resultados corroboram os encontrados por De Souza Silva *et al*. (2024), ao avaliar genótipos tradicionais de feijão-caupi sob condições de seca intensa, observou-se um aumento significativo no extravasamento de eletrólitos. No entanto, entre os genótipos avaliados, Paulistinha, BRS Sempre Verde e EPACE 10 se destacaram positivamente, pois apresentaram menor extravasamento de eletrólitos, ou seja, maior PIR e menor PD, indicando maior capacidade de manter a integridade de suas membranas celulares em relação às outras cultivares avaliadas.

O comprometimento da integridade celular, devido à menor integridade das membranas celulares após o estresse hídrico observado em Pingo-de-Ouro-1-2, pode estar associado ao maior dano na membrana plasmática (Elbasyoni *et al*., 2017), em resposta ao Ψa atingido no último dia de seca. Por outro lado, valores de PD mais baixos observados em Paulistinha, BRS Sempre Verde e EPACE 10 podem estar relacionados à composição lipídica das membranas e/ou à atividade das enzimas hidrolíticas citoplasmáticas (Pham Thi *et al*., 1982), as quais desempenham papel fundamental na manutenção de sua estabilidade frente ao estresse (Pimentel, 2004; Maryam *et al*., 2025).

A composição lipídica das membranas foliares constitui um importante mecanismo de tolerância à seca, uma vez que alterações na composição dos ácidos graxos e nos sinais lipídicos podem auxiliar na manutenção da integridade estrutural e funcional das membranas celulares (Hou, Ufer e Bartels, 2016; Liu *et al*., 2019; Sharma *et al*., 2023). Por serem constituintes da

classe predominante da composição lipídica, a maior concentração membranar de galactolipídeos, MGDG e DGDG, é importante para a tolerância ao déficit hídrico e para a recuperação das plantas após a reidratação. Em plantas sensíveis à seca, observa-se menor conteúdo de MGDG e DGDG mesmo sob déficit hídrico moderado, enquanto plantas tolerantes apresentam maiores conteúdos destes galactolipídeos (Torres-Franklin *et al*., 2007; Zhukov & Popov, 2023).

Assim, a tolerância protoplasmática ao déficit hídrico pode estar associada à capacidade dos genótipos de manter a estrutura das membranas celulares, possivelmente em função da composição lipídica membranar, conforme observado em genótipos de feijão-caupi com diferentes níveis de tolerância à seca (Scotti-Campos & Pham-Thi, 2016). Segundo Henschel *et al*. (2024), a modulação da síntese e da composição de diferentes classes de lipídios constitui uma importante estratégia de adaptação ao estresse hídrico, favorecendo a estabilidade das membranas e a manutenção da integridade celular.

Em feijão-caupi, mecanismos de proteção e adaptação, como o aumento da razão DGDG:MGDG e a menor quantidade de ácido linolênico (C18:3) no MGDG, conferem maior estabilidade à membrana e estão associados à tolerância à seca (Scotti-Campos & Pham-Thi, 2016). Esses resultados destacam a importância da tolerância protoplasmática na discriminação de genótipos tolerantes e suscetíveis ao déficit hídrico (Torres-Franklin *et al*., 2007).

7. 3 Área foliar (AF) e massa seca da parte aérea (MSPA)

O estresse hídrico promoveu reduções significativas na AF e na MSPA, em todos os genótipos de feijão-caupi avaliados (Tabela 3). Sob condições ideais de irrigação (dia 0), observaram-se diferenças estatisticamente significativas entre as plantas avaliadas, com destaque para o genótipo EPACE 10, que apresentou o menor valor de AF (Tabela 3), evidenciando variabilidade morfológica inicial entre os genótipos. Para a MSPA, os genótipos BRS Sempre Verde e Pingo-de-Ouro-1-2 destacaram-se com o maior valor inicial nas condições ideais de hidratação.

Durante o período de estresse hídrico, especialmente no décimo dia, o genótipo Paulistinha apresentou o maior valor de AF, diferindo estatisticamente de EPACE 10, BRS Sempre Verde e Pingo-de-Ouro-1-2, que apresentaram maior redução de AF (Tabela 3). Em períodos de seca, genótipos mais sensíveis apresentam várias respostas ao estresse que se evidenciam nas folhas, incluindo redução da área, amarelecimento e abscisão, resultando em redução da área, do número de folhas e da massa seca da parte aérea (Dong; Luo; Wang, 2025).

Os sintomas mais observados no início da desidratação do vegetal incluem ainda o murchamento foliar e alterações no crescimento e na área foliar, características frequentemente associadas ao déficit hídrico em diferentes espécies vegetais (Song *et al*., 2026).

A redução da área foliar representa uma estratégia adaptativa das plantas sob condições de seca, uma vez que a diminuição da superfície foliar contribui para a redução da perda de água por transpiração, mas reduz a atividade fotossintética, o que não é desejável (Pimentel, 2004). E essa redução na área foliar está associada à inibição da expansão das folhas decorrente da diminuição da taxa de divisão celular e da perda do turgor celular (Bangar *et al*., 2019). Esse comportamento foi observado no genótipo Pingo-de-Ouro-1-2, que apresentou valores mais negativos de Ψa no décimo dia de estresse, coincidindo com a redução da área foliar, que foi menor que a dos outros genótipos avaliados, evidenciando a forte influência do status hídrico sobre a manutenção da AF sob condições de seca. Em um experimento realizado com feijão-caupi sob diferentes regimes hídricos, observou-se que a cultura não consegue manter o crescimento foliar após ser submetida ao estresse hídrico e, como estratégia, a planta reduz a área foliar, que é a maior superfície de transpiração da planta (Souza *et al*., 2017).

Tabela 3. Área foliar e massa seca da parte aérea de genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a dez dias de estresse hídrico e dois dias após a reidratação, na fase pré-floração.

COLETAS	**AF (m^2 $planta^{-1}$)**			
	EPACE 10	**Pingo de Ouro-1-2**	**Paulistinha**	**BRS Sempre Verde**
0	0,150 b	0,168 a	0,170 a	0,169 a
2	0,158 a	0,161 a	0,160 a	0,147 b
4	0,133 a	0,109 b	0,132 a	0,118 b
6	0,103 a	0,109 a	0,113 a	0,111 a
8	0,085 b	0,108 a	0,111 a	0,107 a
10 *	0,085 b	0,072 c	0,108 a	0,074 c
12	0,090 b	0,060 c	0,115 a	0,094 b
	CV (%) 4,56			
COLETAS	**MSPA (kg $planta^{-1}$)**			
	EPACE 10	**Pingo-de-Ouro-1-2**	**Paulistinha**	**BRS Sempre Verde**

0	0,011 b	0,013 a	0,011 b	0,013 a
2	0,010 b	0,012 a	0,011 b	0,011 b
4	0,009 b	0,011 a	0,008 b	0,008 b
6	0,008 a	0,008 a	0,008 a	0,007 a
8	0,007 a	0,007 a	0,008 a	0,007 a
10 *	0,005 b	0,007 a	0,007 a	0,005 b
12	0,005 b	0,008 a	0,008 a	0,008 a
		CV (%) 6,77		

*último dia de seca. As médias seguidas da mesma letra na mesma linha não apresentam diferenças estatisticamente significativas entre si, de acordo com o teste SNK (Student-Newman-Keuls), com um nível de significância de $p < 0,05$.

Para a MSPA, observou-se redução significativa em todos os genótipos, sendo mais pronunciada em EPACE 10 e BRS Sempre Verde, que apresentaram os menores valores no último dia de estresse, diferindo estatisticamente dos demais (Tabela 3). Enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 manteve a maior MSPA sob estresse, mesmo com redução significativamente inferior de AF, não diferindo estatisticamente de Paulistinha. Durante o experimento, foi observado que o genótipo Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou maior capacidade de ramificação. Essa característica pode estar associada à sua maior MSPA ao longo de todas as coletas (Tabela 3), sugerindo uma maior capacidade de manutenção da MSPA mesmo sob déficit hídrico.

A redução da biomassa da parte aérea sob deficiência hídrica pode estar associada a limitações na absorção de água e nutrientes, possivelmente relacionadas a diferenças na arquitetura radicular entre os genótipos, uma vez que o estresse hídrico compromete processos de divisão e alongamento celular, restringindo o crescimento vegetal e o acúmulo de massa seca da parte aérea (Sanusi *et al.*, 2025). A redução na área foliar é uma das variáveis fisiológicas mais sensíveis sob estresse hídrico e impacta diretamente na fotossíntese e na biomassa vegetal (Song *et al*., 2026). Esta redução da AF é devida aos primeiros efeitos da falta d'água na folha, visto ser imediata a paralisação da expansão e síntese proteica celular (Kramer & Boyer, 1995). Resultados semelhantes foram encontrados em um estudo com genótipos de feijão-caupi, como potenciais candidatos para o desenvolvimento de cultivares tolerantes à seca; nesse estudo, o estresse hídrico reduziu significativamente a biomassa da parte aérea (Santos; Cogo; Aragão, 2023).

Após a reidratação, observou-se recuperação parcial da AF, com destaque para o genótipo Paulistinha, que apresentou o maior valor, diferindo estatisticamente de EPACE 10 e BRS Sempre Verde, que não diferiram estatisticamente, seguido de Pingo-de-Ouro-1-2, que

apresentou a AF significativamente inferior aos outros (Tabela 3). Para a MSPA, Pingo-de-Ouro-1-2, Paulistinha e BRS Sempre Verde não diferiram estatisticamente entre si, evidenciando boa capacidade de recuperação da biomassa com a reidratação. Já o EPACE 10 permaneceu com valor significativamente inferior aos outros, na reidratação. Esses resultados indicam que o genótipo Pingo-de-Ouro-1-2 teve a capacidade de manter maiores níveis de biomassa mesmo com redução da AF, enquanto EPACE 10 apresentou maiores perdas de MSPA e menor capacidade de recuperação de massa no pós-estresse. A redução da MSPA sob seca indica que menores quantidades de fotoassimilados podem ser translocadas para o enchimento dos grãos, resultando em um rendimento de grãos ainda menor, corroborando os resultados observados em todos os genótipos avaliados em componentes de produção, como observado por Munjonji & Ayisi (2021).

A recuperação parcial do crescimento observada após a reidratação pode estar associada a respostas compensatórias ativadas após períodos de seca, nas quais ocorre retomada acelerada do crescimento e reorganização dos processos fisiológicos, o que contribui para a sobrevivência das plantas em ambientes extremos e o restabelecimento do desempenho produtivo das culturas (Ke *et al.*, 2025).

7. 4 Análises bioquímicas da folha

Os resultados das análises bioquímicas da folha revelaram diferenças significativas entre os genótipos influenciados pelo déficit hídrico nos quatro genótipos estudados, o que sugere diferenças em sua tolerância à seca (Tabela 4).

Antes do estresse hídrico (AE), não foi observada diferença significativa entre os genótipos para a análise de proteínas solúveis. Com a imposição do déficit hídrico, observou-se uma redução de conteúdo proteico em todos os genótipos, observados no último dia de seca (S). Essa resposta pode ser explicada, inicialmente, pela paralisação da síntese proteica e pelo aumento da atividade das proteases que se intensifica à medida que o estresse aumenta, uma vez que essas proteases desempenham diversas funções envolvidas nas respostas à seca associadas a mecanismos bioquímicos e moleculares de integridade e atividade celulares (Pimentel, 2004; D'ippólito *et al*., 2021).

Sob essas condições de seca (S), o genótipo BRS Sempre Verde apresentou maior teor de proteínas solúveis (PS) (Tabela 4), diferindo estatisticamente de EPACE 10, com menor valor. Pingo-de-Ouro-1-2 e Paulistinha apresentaram valores intermediários, não diferindo estatisticamente entre si, nem de EPACE 10 e BRS Sempre Verde. Confirmando que a seca

afetou os tecidos e órgãos da planta, resultando na inibição do crescimento (Oguz *et al*., 2022), o que corrobora os resultados de redução observados na área foliar e na massa seca da parte aérea do genótipo BRS Sempre Verde no último dia de seca.

Após a reidratação (AR), o genótipo BRS Sempre Verde manteve o maior valor de PS, diferindo significativamente dos demais genótipos, os quais não diferiram entre si (Tabela 4). Indicando que o estresse hídrico impactou ativamente os mecanismos relacionados às proteínas foliares, como a sua síntese e degradação (Vessal; Arefian; Siddique, 2020). Contudo, o maior valor do conteúdo de PS na reidratação representa uma maior atividade fotossintética, visto que mais de 50% das proteínas solúveis na folha compõem a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), segundo Pimentel (2004). Essa relação se reflete positivamente no rendimento de grãos**,** conforme demonstrado por Barros *et al*. (2018), que observaram correlação positiva entre o teor de proteínas solúveis nas folhas e a produtividade do feijão-comum, associando o maior teor dessas proteínas no estádio de floração ao aumento do rendimento de grãos.

O déficit hídrico aumentou o teor de açúcares solúveis e de aminoácidos livres em todos os genótipos (Tabela 4). Antes do estresse hídrico (AE), não foram observadas diferenças significativas para açúcares solúveis (AS). Contudo, no último dia de seca (S), Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou maior acúmulo de AS, diferindo significativamente de Paulistinha, BRS Sempre Verde e EPACE 10. Essa é uma resposta esperada em plantas sob déficit hídrico, que pode estar relacionada à ativação de enzimas hidrolíticas, resultando na degradação do amido (Oliveira *et al*., 2023; Yu *et al*., 2025), visto que o Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou baixo teor de amido sob seca (Tabela 4). No entanto, o acúmulo de açúcares solúveis nas folhas sob restrição hídrica pode ser um fator favorável à retomada do crescimento e, consequentemente, influenciar a formação e o enchimento dos grãos e a produção (Nunes *et al*., 2022). Os açúcares solúveis são essenciais para o desenvolvimento das plantas, atuando não apenas como fontes de carbono e energia, mas também como moléculas sinalizadoras envolvidas na regulação das respostas ao estresse hídrico (Kaur *et al*., 2021).

Após a reidratação (AR), observou-se um comportamento significativo, o teor de AS aumentou sob seca e diminuiu após a reidratação (Tabela 4), provavelmente devido à rápida retomada do crescimento com a reidratação (Pimentel, 2004; Ke *et al*., 2025). O genótipo Paulistinha apresentou maior teor de AS na reidratação, diferindo significativamente dos demais genótipos, os quais não diferiram entre si, mas não retornaram ao nível observado antes do estresse.

Tabela 4. Conteúdo de proteínas solúveis, açúcares solúveis, aminoácidos livres e amido foliar de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2, Paulistinha e BRS Sempre Verde submetidos a dez dias de seca e dois dias de reidratação.

Variáveis	Tratamento	EPACE 10	Pingo de Ouro 1-2	Paulistinha	BRS Sempre Verde	CV (%)
Proteínas solúveis (mg BSA g^{-1} MF)	AE	4,14 a	4,42 a	4,46 a	4,19 a	6,60
	S	3,21 b	3,60 ab	3,54 ab	3,84 a	
	AR	3,23 b	3,57 b	3,58 b	4,10 a	
Açúcares solúveis (mg glicose g^{-1} MF)	AE	16,95 a	16,34 a	17,17 a	15,97 a	2,87
	S	33,88 c	38,35 a	34,85 ab	35,60 b	
	AR	14,47 b	15,20 b	17,77 a	14,20 b	
Aminoácidos livres (µmol leucina g^{-1} MF)	AE	15,72 b	18,30 a	16,85 ab	13,56 c	5,08
	S	37,34 b	31,90 c	39,83 a	33,49 c	
	AR	23,04 a	14,79 c	22,29 a	19,66 b	
Amido foliar (mg glicose g^{-1} MF)	AE	20,90 b	13,26 c	19,93 b	26,33 a	7,40
	S	7,69 b	6,89 b	6,23 b	11,96 a	
	AR	11,15 a	7,38 b	12,64 a	12,13 a	

Médias seguidas da mesma letra minúscula nas linhas não se diferem estatisticamente entre si, de acordo com o teste SNK (Student-Newman-Keuls), em um nível de significância de $p < 0,05$. AE- Antes do estresse hídrico; S- último dia de seca; AR- Após reidratação.

O teor de aminoácidos livres (AL) seguiu uma tendência semelhante à dos açúcares solúveis, aumentando sob seca e diminuindo após a reidratação (Tabela 4). Esse comportamento reflete o que ocorre no metabolismo da planta quando a planta é exposta à seca, as proteínas solúveis tendem a diminuir, primeiro devido à paralisação da síntese proteica e, com a imposição do estresse, devido à proteólise acentuada (Kramer e Boyer, 1995), enquanto os aminoácidos livres e açúcares solúveis (AS) aumentam devido à hidrólise de amido e proteólise sob seca mais acentuada (Mahdy, 2022). Antes do estresse hídrico (AE), foram observadas diferenças significativas no teor de aminoácidos livres. O genótipo Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o maior teor, diferindo significativamente de EPACE 10 e BRS Sempre.

Após dez dias de déficit hídrico (S), os genótipos Paulistinha e EPACE 10 apresentaram

o maior acúmulo de AL, diferindo estatisticamente entre si. As diferenças observadas entre os genótipos para maior acúmulo de AL associado à redução de proteínas solúveis em alguns genótipos sugerem intensificação da proteólise sob estresse. Como são precursores e constituintes das proteínas, o aumento de AL é resultado da paralisação da síntese proteica no início do estresse e se intensifica devido à hidrólise de proteínas sob déficit hídrico severo (Hayat *et al*., 2012; Pimentel & Perez, 2000).

Após a reidratação (AR), EPACE 10 e Paulistinha apresentaram os maiores teores de AL, não diferindo entre si e diferindo significativamente de Pingo-de-Ouro-1-2, que apresentou o menor valor (Tabela 4). O aumento do teor de AL durante o período de estresse hídrico é significativo, pois pode ser reutilizado após a reidratação, contribuindo para a recuperação do crescimento vegetal e, posteriormente, para a produção de biomassa e de grãos (Pimentel, 2004). O acúmulo considerável de AL durante o déficit hídrico pode estar associado a um conjunto de alterações no metabolismo dos aminoácidos sob estresse, envolvendo aumento de síntese, degradação, intensificação da proteólise ou diminuição na sua utilização em processos como a síntese de proteínas e metabólitos secundários, refletindo um redirecionamento metabólico durante o estresse e a recuperação (Batista-Silva *et al*., 2019).

Em relação ao teor de amido foliar (AF), antes do estresse hídrico (AE), o genótipo BRS Sempre Verde apresentou o maior teor de amido (Tabela 4), diferindo significativamente dos demais genótipos, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o menor valor; EPACE 10 e Paulistinha não diferiram entre si. O amido foliar é essencial para sustentar o crescimento e desenvolvimento da planta, também conhecido como amido transitório, é sintetizado durante o processo fotossintético sob luz e degradado à noite para a manutenção da respiração mitocondrial (Abdelgawad *et al*., 2020).

No último dia de seca (S), observou-se redução do conteúdo de AF em todos os genótipos (Tabela 4). O genótipo BRS Sempre Verde manteve o maior teor de AF, diferindo significativamente dos demais, os quais não diferiram entre si. Esses resultados indicam que houve tanto diminuição da biossíntese do amido quanto aumento da sua degradação, uma vez que a síntese de amido é sensível a estresses por seca (Kim & Kim, 2021). O armazenamento de amido é o principal carboidrato de reserva de carbono nas plantas, e seu metabolismo desempenha um papel importante na resposta da planta a estresses ambientais, como o déficit hídrico (DU *et al*., 2020; Guo *et al*., 2021).

A hidrólise de amido foliar atua na mitigação dos efeitos do déficit hídrico, liberando açúcares solúveis, os quais atuam como fonte de energia sob limitação fotossintética, além de contribuírem como solutos compatíveis para a manutenção da integridade de macromoléculas

(Krasensky & Jonak, 2012). Esse comportamento foi observado no presente estudo, no qual o aumento da degradação do amido nas folhas de feijão-caupi promoveu um acúmulo de açúcares solúveis nos genótipos avaliados. Alterações nas reservas de amido podem influenciar diretamente o desempenho das plantas, especialmente durante fases de desenvolvimento reprodutivo, o que pode impactar a produtividade (Macneill *et al*., 2017).

Após a reidratação (AR), EPACE 10, BRS Sempre Verde e Paulistinha apresentaram maiores teores de AF, não diferindo entre si, Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o menor valor. Esse aumento do conteúdo de AF na reidratação, associado ao alto conteúdo de PS, demonstra um aumento da atividade fotossintética, com a abertura estomática na reidratação (Pimentel, 2004).

No estudo realizado por Rivas *et al*. (2016) com duas cultivares de feijão-caupi sob condições de irrigação adequada, déficit hídrico e reidratação, verificou-se que, no período de estresse máximo, a cultivar sensível apresentou maior acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos livres, enquanto a cultivar tolerante acumulou maior quantidade de amido, sugerindo que o amido acumulado durante o déficit hídrico foi mobilizado durante a reidratação, fornecendo carbono e energia para a retomada do crescimento e contribuindo para a recuperação mais rápida da cultivar tolerante.

7. 5 Proteínas de reservas do grão

O feijão-caupi (*Vigna unguiculata)* apresenta grãos altamente nutritivos, característica que tem chamado a atenção na indústria alimentícia, especialmente por ser uma considerável fonte de proteína vegetal (Zolqadri & Li, 2025), que se acumula dentro de corpos proteicos (vacúolos de armazenamento) nas sementes durante o desenvolvimento, constituindo importantes reservas nitrogenadas e contribuindo para o elevado valor proteico e nutricional dos grãos (Carbonaro & Nucara, 2022).

Nesse estudo, foram observadas diferenças significativas entre genótipos quanto ao acúmulo de frações proteicas da proteína total, tanto sob irrigação contínua como sob déficit hídrico (Tabela 5). Indicando variabilidade entre os genótipos nas condições ideais de irrigação e evidenciando como o déficit hídrico influenciou a capacidade de aumento e redução das frações proteicas analisadas.

Tabela 5. Conteúdo das frações proteicas (albumina, globulina, prolamina, glutelina básica e glutelina ácida) e proteína total em grãos de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos a duas condições hídricas: irrigação contínua e déficit

hídrico.

Variáveis	Frações Proteicas e Proteína Total (mg.100 mg de farinha^{-1})					
	Tratamento	EPACE 10	Pingo de Ouro 1-2	Paulistinha	BRS Sempre Verde	CV (%)
Globulina	Irrigado	16,417 Bb	15,931 Ca	16,673 Bb	17,696 Aa	1,78
	Estresse	18,472 Ba	16,036 Ca	20,010 Aa	18,078 Ba	
Albumina	Irrigado	0,566 ABa	0,533 BCb	0,591 Ab	0,523 Ca	4,28
	Estresse	0,505 Bb	0,621 Aa	0,652 Aa	0,435 Cb	
Prolamina	Irrigado	0,281 Ba	0,263 Ca	0,301 Aa	0,286 Ba	1,87
	Estresse	0,271 Bb	0,260 Ca	0,276 Bb	0,287 Aa	
Glutelina básica	Irrigado	4,291 Ab	3,061 Ca	3,617 Bb	3,616 Ba	3,70
	Estresse	4,672 Aa	3,768 Bb	3,963 Ba	3,555 Ca	
Glutelina ácida	Irrigado	0,930 Aa	0,657 Cb	0,811 Ba	0,893 Aa	3,14
	Estresse	0,847 Bb	0,756 Ca	0,742 Cb	0,930 Aa	
Proteína Total	Irrigado	22,486 Bb	20,445 Db	21,993 Cb	23,014 Aa	1,46
	Estresse	24,768 Ba	21,442 Da	25,642 Aa	23,284 Ca	

*Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha não diferem entre si, e médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si dentro de cada fração proteica, pelo teste de Student-Newman-Keuls (SNK) a 5% de probabilidade ($p < 0,05$).

Os resultados das diferentes frações proteicas mostram variações entre os genótipos de feijão-caupi (Tabela 5). Nesse contexto, os dados obtidos nesse estudo indicam que a globulina constituiu a principal fração proteica dos grãos em ambas as condições avaliadas. O alto acúmulo proteico da globulina observado nesse estudo está de acordo com resultados encontrados em feijão-caupi e em outras leguminosas, que mostram que a globulina é a principal proteína de reserva dos grãos (Vogelsang-O'Dwyer *et al*., 2020; Teka *et al*., 2020; Zolqadri & Li, 2025). Na condição irrigada, BRS Sempre Verde apresentou os maiores teores dessa fração, seguido de EPACE 10 e Paulistinha, que não diferiram entre si, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o menor conteúdo dessa fração proteica. Os resultados obtidos diferem dos observados por Gonçalves *et al*. (2020), que, ao avaliarem esses mesmos genótipos sob condições semelhantes de cultivo, observaram teores de globulina variando entre 23,11 e 28,10 mg 100 mg^{-1} de farinha, que não diferiram estatisticamente entre si.

Sob déficit hídrico, Paulistinha destacou-se com maior acúmulo de globulina, seguido de EPACE 10 e BRS Sempre Verde; no entanto, Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o menor conteúdo dessa fração proteica. Além disso, na comparação entre irrigado e estressado dentro de cada genótipo, observou-se aumento significativo dessa fração proteica em todos os genótipos avaliados sob estresse hídrico, com destaque para Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde, que não diferiram estatisticamente nas duas condições, enquanto que, no EPACE 10 e Paulistinha, sob seca, houve um aumento significativo dessa fração proteica.

A fração albumina apresentou comportamento contrastante entre os genótipos irrigados, sendo mais predominante nas sementes do genótipo Paulistinha, diferindo estatisticamente de Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde, enquanto EPACE 10 apresentou valor intermediário (Tabela 5). Sob déficit hídrico, Pingo-de-Ouro-1-2 e Paulistinha se destacaram significativamente com maior acúmulo de albumina, seguidos de EPACE 10 e BRS Sempre Verde.

Na comparação entre irrigado e estressado dentro de cada genótipo, observou-se redução significativa da albumina em EPACE 10 e BRS Sempre Verde sob estresse hídrico, enquanto que Pingo-de-Ouro-1-2 e Paulistinha apresentaram aumento significativo dessa fração proteica quando submetidos ao estresse (Tabela 5). Os maiores teores de albumina observados sugerem respostas diferenciadas no metabolismo do conteúdo proteico dos genótipos frente à deficiência hídrica.

Em relação aos teores de prolamina, foi a fração que apresentou menor variação em relação às demais frações proteicas, corroborando os resultados encontrados por Gonçalves *et al*. (2020). Sob irrigação contínua, Paulistinha apresentou maior conteúdo dessa fração, seguido de EPACE 10 e BRS Sempre Verde, que não diferiram entre si, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou menor acúmulo (Tabela 5). Sob déficit hídrico, observou-se que o genótipo Sempre Verde se destacou com maior acúmulo da prolamina, enquanto que o Pingo-de-Ouro-1-2 continuou representando menor conteúdo da fração proteica.

Na análise entre irrigado e estressado dentro de cada genótipo, Pingo-de-Ouro-1-2 e Sempre Verde não apresentaram alterações significativas sob estresse; no entanto, observou-se uma redução significativa da prolamina em EPACE 10 e Paulistinha sob déficit hídrico. De maneira geral, a prolamina apresentou menor variação em comparação às demais frações proteicas (Tabela 5). Esses resultados sugerem menor sensibilidade da prolamina às alterações metabólicas induzidas pela seca.

Para a glutelina básica, essa foi a segunda fração proteica predominante nesse estudo (Tabela 5). EPACE 10 apresentou os maiores teores, seguido de Paulistinha e BRS Sempre

Verde, que não se diferiram estatisticamente, e Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou fração inferior. Sob déficit hídrico, EPACE 10 se destacou significativamente, seguido de Paulistinha e Pingo-de-Ouro-1-2, que não se diferiram estatisticamente, enquanto que Sempre Verde apresentou a menor fração proteica (Tabela 5). Além disso, na comparação entre as condições hídricas, observou-se aumento significativo da glutelina básica em EPACE 10 e Paulistinha sob déficit hídrico. BRS Sempre Verde não apresentou diferença significativa para ambas as condições hídricas; em contrapartida, Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou redução. Esses resultados demonstram que o estresse hídrico promoveu alterações importantes nessa fração proteica, principalmente nos genótipos EPACE 10 e Paulistinha.

Em relação à glutelina ácida, os genótipos EPACE 10 e BRS Sempre Verde apresentaram os maiores teores sob irrigação contínua, não diferindo estatisticamente entre si, seguidos de Paulistinha e Pingo-de-Ouro-1-2, diferentes estatisticamente entre si. Sob déficit hídrico, BRS Sempre Verde manteve os maiores valores dessa fração, seguido de EPACE 10, estatisticamente diferentes entre si, e Pingo-de-Ouro-1-2 e Paulistinha, não diferindo estatisticamente, com menores teores. Por outro lado, na comparação entre irrigado e estressado, EPACE 10 e Paulistinha apresentaram redução significativa da glutelina ácida sob estresse, enquanto Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou aumento significativo dessa fração proteica, e Sempre Verde não diferiu estatisticamente em ambas as condições hídricas, indicando manutenção da glutelina ácida mesmo sob condição de estresse.

O conteúdo de proteína total aumentou significativamente em todos os genótipos submetidos ao déficit hídrico durante a fase de enchimento de grãos, acompanhado por aumentos nas frações proteicas (Tabela 5). Na condição irrigada, BRS Sempre Verde apresentou o maior teor de proteína total, seguido de EPACE 10, enquanto Paulistinha e Pingo-de-Ouro-1-2 apresentaram o menor acúmulo.

Sob estresse hídrico, o maior conteúdo de proteína total foi observado em Paulistinha, seguido de EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde, todos diferentes estatisticamente. Na comparação entre irrigado e estressado dentro de cada genótipo, o aumento da proteína total foi significativo em todos os genótipos submetidos ao déficit hídrico, com destaque para BRS Sempre Verde, que não se diferiu em ambas as condições. As diferenças no conteúdo proteico sob condições ideais de irrigação podem ser devidas às diferenças genotípicas características de cada genótipo (Teka *et al.*, 2020), uma vez que as amostras foram obtidas de plantas de feijão-caupi cultivadas sob as mesmas condições durante o experimento.

O aumento no teor de proteína total sob seca pode ter ocorrido, principalmente, em decorrência da redução da massa seca de grãos (Tabela 6). Isso porque a fase de floração é o

período mais sensível das plantas ao estresse hídrico. Como o enchimento das sementes depende do transporte de sacarose produzida pela fotossíntese foliar, a limitação desse processo compromete a massa e o tamanho final dos grãos (Du *et al*., 2020).

Com a redução da massa dos grãos, a remobilização e o direcionamento de compostos nitrogenados para as sementes podem ter continuado a ocorrer, promovendo o aumento da concentração proteica observado nos diferentes genótipos. E essa característica é importante, pois para além da produtividade, a qualidade dos grãos é importante para o desenvolvimento de genótipos com maior valor nutricional e funcional, ricos em proteínas e micronutrientes essenciais e compostos benéficos à saúde (Singh, 2016; Kim *et al*., 2025; Weng *et al*., 2019).

7. 6 Componentes de Produção

Em relação aos componentes de produção, observaram-se diferenças significativas entre os genótipos de feijão-caupi influenciados pelas condições hídricas (Tabela 6). Considerando que a produtividade de grãos é uma característica complexa, determinada pela influência do genótipo, do ambiente e da interação entre esses fatores (Li *et al.*, 2020; Dareus *et al.*, 2021; Rizzo *et al.*, 2022). Observou-se maior produtividade em genótipos que foram irrigados continuamente e redução significativa do número de vagens planta^{-1}, do número de grãos planta^{-1} e da massa seca de grãos por planta^{-1} em todos os genótipos quando submetidos ao estresse.

Tabela 6. Componentes da produção de quatro genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) submetidos ao déficit hídrico (10 dias de estresse) e irrigados continuamente.

Variáveis	Tratamento	EPACE 10	Pingo-de-Ouro-1-2	Paulistinha	BRS Sempre Verde
Número de vagens planta^{-1}	Irrigado	14,00 Aa	13,00 ABa	6,00 Ca	12,00 Ba
	Estresse	10,00 Ab	5,00 Bb	3,00 Cb	7,00 Bb
Número de grãos planta^{-1}	Irrigado	138,00 Aa	143,00 Aa	52,00 Ca	101,00 Ba
	Estresse	74,00 Ab	52,00 Bb	30,00 Cb	58,00 Bb
Massa seca de grão por planta^{-1}	Irrigado	23,52 Ba	28,63 Aa	8,47 Da	15,28 Ca
	Estresse	12,07 Ab	11,26 Ab	5,63 Bb	12,83 Ab

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha não diferem estatisticamente entre si, e médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si para cada variável, pelo teste SNK ($p < 0,05$).

Os componentes de produção apresentaram diferenças significativas em todos os

genótipos avaliados (Tabela 6). Para o número de vagens por planta, sob irrigação, o genótipo EPACE 10 apresentou o maior valor, diferindo significativamente dos demais, enquanto Paulistinha apresentou o menor valor. Os genótipos Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde apresentaram valores intermediários, diferindo entre si. Sob estresse hídrico, EPACE 10 manteve o maior número de vagens por planta, diferindo significativamente dos demais genótipos. BRS Sempre Verde e Pingo-de-Ouro-1-2 não diferiram estatisticamente entre si, enquanto Paulistinha apresentou novamente o menor desempenho.

Para o número de grãos por planta, sob irrigação, EPACE 10 e Pingo-de-Ouro-1-2 apresentaram os maiores valores, sem diferença estatística entre si, porém superiores a BRS Sempre Verde e Paulistinha. O genótipo Paulistinha apresentou o menor número de grãos por planta em ambas as condições hídricas. Sob déficit hídrico, EPACE 10 permaneceu superior estatisticamente aos demais genótipos. Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde apresentaram valores intermediários e não diferiram entre si, enquanto Paulistinha manteve o menor valor.

Em relação à massa seca de grãos por planta, sob irrigação, Pingo-de-Ouro-1-2 apresentou o maior valor, diferindo significativamente dos demais genótipos. EPACE 10 apresentou valor intermediário, superior a BRS Sempre Verde e Paulistinha, enquanto Paulistinha apresentou a menor massa seca de grãos. Sob déficit hídrico, EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde não diferiram estatisticamente entre si, apresentando os maiores valores nessa condição, enquanto Paulistinha apresentou novamente o menor valor, diferindo dos demais genótipos.

A redução observada nos componentes de produção sob déficit hídrico, especialmente no número de vagens por planta e no número de grãos por planta, indica elevada sensibilidade dos genótipos durante a fase reprodutiva ao estresse hídrico. Resultados semelhantes foram relatados por Adusei *et al*. (2021), que observaram redução significativa na produtividade de genótipos de feijão-caupi em resposta principalmente à diminuição no número de vagens e sementes sob condições de restrição hídrica. Esse comportamento pode ser explicado pelo fato de que os estádios de pré-floração e enchimento de vagens são considerados as fases mais sensíveis e críticas ao déficit hídrico, comprometendo diretamente a produção de grãos do feijão-caupi sob condições de seca (Pimentel; Laffray; Louguet, 1999; Pimentel *et al*., 1999; Tankari *et al*., 2021; Ngompe Deffo *et al*., 2024).

No estudo realizado por Singini *et al*. (2024), para avaliar o desenvolvimento de variedades mais adaptadas e tolerantes à seca, constatou-se que os genótipos de feijão-caupi apresentam eficiência diferencial na produção de grãos sob estresse hídrico. Esse comportamento pode ser atribuído, em parte, à prevenção do aborto de sementes, a partir da

importância do metabolismo do amido nas folhas-fonte em influenciar o rendimento de grãos (Macneill *et al*., 2017). E o aumento no número de vagens por planta pode resultar em maior rendimento de grãos, uma vez que esse componente está diretamente relacionado ao número total de grãos produzidos (Aliyu & Makinde, 2016). No presente estudo, esse comportamento foi observado no genótipo EPACE 10, que, mesmo em condições de seca, apresentou valores significativamente maiores para número de vagens por planta e número de grãos por planta sob déficit hídrico, em comparação aos demais genótipos avaliados.

Embora o déficit hídrico tenha reduzido os componentes de produção em todos os genótipos avaliados, corroborando o conceito de que o condicionamento à seca durante a fase reprodutiva tem um grande impacto na produtividade do feijão-caupi (Pimentel; Laffray; Louguet, 1999; Pimentel *et al*., 1999; Tankari *et al*., 2021). EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde apresentaram a mesma massa seca de grãos por planta, não diferindo estatisticamente entre si, evidenciando maior capacidade de sustentar a produtividade de grãos sob seca. Essa redução na massa seca de grãos está relacionada à disponibilidade de água para a planta, que interfere no crescimento, na redução da fotossíntese e em alterações nos componentes bioquímicos, as quais refletem na produtividade das plantas de feijão-caupi (Melo *et al*., 2024).

Essas respostas observadas nos genótipos sugerem que, diante da seca, o feijão-caupi ativa mecanismos fisiológicos que lhe permitem manter a produtividade mesmo com disponibilidade hídrica reduzida, possivelmente fechando os estômatos parcialmente, com desenvolvimento radicular eficiente e a priorização da alocação dos assimilados disponíveis para o enchimento dos grãos (Gallego *et al*., 2026). No estudo realizado por Melo *et al*. (2024), a produção de genótipos de feijão-caupi sob déficit hídrico foi avaliada; os resultados mostram que o estresse comprometeu a área foliar e a fotossíntese líquida, o que refletiu na redução da produtividade. Corroborando o que foi observado principalmente no Pingo-de-Ouro-1-2, em função do menor Ψa, menor tolerância protoplasmática após a reidratação e redução da AF.

8 CONCLUSÃO

O déficit hídrico promoveu alterações fisiológicas, bioquímicas e produtivas em todos os genótipos de feijão-caupi avaliados. Entre as variáveis fisiológicas, BRS Sempre Verde apresentou os maiores valores de Ψa no sexto dia de déficit hídrico e, juntamente com Paulistinha e EPACE 10, manteve os maiores valores dessa variável no último dia de seca. Além disso, Paulistinha e BRS Sempre Verde apresentaram os maiores valores de CRA. No

entanto, não foram observadas diferenças entre os genótipos quanto à tolerância protoplasmática, comprovando os resultados da literatura que considera os quatro genótipos como tolerantes à seca.

Quanto aos caracteres vegetativos, Paulistinha apresentou a maior AF, enquanto Paulistinha e Pingo-de-Ouro-1-2 apresentaram os maiores valores de MSPA, no último dia de estresse. Nas respostas bioquímicas, BRS Sempre Verde destacou-se pelos maiores teores de PS e amido foliar, Pingo-de-Ouro-1-2 pelo maior acúmulo de AS e Paulistinha, seguido de EPACE 10, pelos maiores teores de AL.

Em relação ao CPS dos grãos, Paulistinha apresentou o maior teor de proteína total e de globulina, que, junto com o Pingo-de-Ouro-1-2, apresentou os maiores teores de albumina. Contudo, esse maior CPS foi devido à maior redução de massa seca dos grãos. Embora o déficit hídrico tenha reduzido os componentes de produção, EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde apresentaram a mesma produtividade, enquanto Paulistinha teve a menor massa seca de grãos.

Portanto, nossos resultados indicam que o BRS Sempre Verde apresentou melhores características fisiológicas e bioquímicas de tolerância ao déficit hídrico, evidenciando potencial para programas de melhoramento genético visando à adaptação à seca. O desempenho produtivo semelhante de EPACE 10, Pingo-de-Ouro-1-2 e BRS Sempre Verde, sob seca, constitui materiais promissores para indicação ao produtor. Por sua vez, o destaque de Paulistinha pelo elevado teor de proteína total dos grãos constitui um material promissor para programas de melhoramento voltados à qualidade nutricional do feijão-caupi.

REFERÊNCIAS

ABEBE, B. K.; ALEMAYEHU, M. T. A review of the nutritional use of cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp] for human and animal diets. **Journal of Agriculture and Food Research**, v. 10, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jafr.2022.100383.

ABDELGAWAD, H.; AVRAMOVA, V.; BAGGERMAN, G.; VAN RAEMDONCK, G.; VALKENBORG, D.; VAN OSTADE, X.; GUISEZ, Y.; PRINSEN, E.; ASARD, H.; VAN DEN ENDE, W.; BEEMSTER, G. T. S. Starch biosynthesis contributes to the maintenance of photosynthesis and leaf growth under drought stress in maize. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 43, n. 9, p. 2254-2271, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1111/pce.13813.

ADUSEI, G; AIDOO, M. K; SRIVASTAVA, A. K; ASIBUO, J. Y; GAISER, T. The Variability of Grain Yield of Some Cowpea Genotypes in Response to Phosphorus and Water Stress under Field Conditions. **Agronomy**, Basel, v. 11, n. 1, p. 28, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.3390/agronomy11010028.

ALIYU, O. M.; MAKINDE, B. O. Phenotypic analysis of seed yield and yield components in cowpea (*Vigna unguiculata* L., Walp). **Plant Breeding and Biotechnology**, [S.l.], v. 4, n. 2, p. 252-261, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.9787/PBB.2016.4.2.252.

ALVES, D. M. S.; FERREIRA, W. M.; FONSECA, M. P. S.; CARVALHO, J. L. V.; PIMENTEL, C. Top dressing of nitrogen and phosphorus fertilizer increases yield and leads to biofortification of a local cowpea genotype. **Scientia Horticulturae**, [S. l.], v. 334, p. 113204, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113204.

ANJUM, S. A.; XIE, X. Y.; WANG, L. C.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, [S. l.], v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011. Disponível em: https://doi.org/10.5897/AJAR10.027.

ATAKORA, K.; ESSILFIE, M.; AGYARKO, K.; DAPAAH, H.; SANTO, K. Evaluation of Yield and Yield Components of Some Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) Genotypes in Forest and Transitional Zones of Ghana. **Agricultural Sciences**, v. 14, p. 878-897, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.4236/as.2023.147059.

AWIKA, J.M.; DUODU, K. G. Bioactive polyphenols and peptides in cowpea (*Vigna unguiculata*) and their health-promoting properties: A review. **Journal of Functional Foods**, v. 38, p. 686-697, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jff.2016.12.002.

AWASTHI, R.; KAUSHAL, N.; VADEZ, V.; TURNER, N. C.; BERGER, J.; SIDDIQUE, K. H. M.; NAYYAR, H. Individual and combined effects of transient drought and heat stress on carbon assimilation and seed filling in chickpea. **Functional Plant Biology**, [S. l.], v. 41, n. 11, p. 1148-1167, out. 2014. Disponível em: https://doi.org/10.1071/fp13340.

AYODELE, O. J.; OSO, A. A. Cowpea responses to phosphorus fertilizer application at Ado-Ekiti, South-West Nigeria. **Journal of Applied Science and Agriculture**, v. 9, p. 485-489, 2014. Disponível em: https://www.aensiweb.com/old/jasa/rjfh/2014/485-489.pdf. Acesso em: 28 dez. 2025.

BANGAR, P.; CHAUDHURY, A.; TIWARI, B.; KUMAR, S.; KUMARI, R.; BHAT, K. V. Morphophysiological and biochemical response of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] varieties at different developmental stages under drought stress. **Turkish Journal of Biology**, v. 43, p. 58-69, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.3906/biy-1801-64.

BARNABÁS, B.; JÄGER, K.; FEHÉR, A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. **Plant Cell and Environment**, v. 31, p. 11–38, 2008. Disponível em: https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.

BARRETO, P. D.; SANTOS, A. A.; DOS QUINDERÉ; M. A. W.; VIDAL, J. C.; ARAÚJO J. P. P., WALT E. E.; RIOS G. P.; NEVES, B. P. **Epace-10: Nova cultivar de caupi para o Ceará**. Santo Antônio de Goiás: EPACE; Fortaleza: EMBRAPA-CNPAF, 1988. Folder. Disponível em: http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/216911. Acesso em: 20 set. 2024.

BARROS, R. L. N.; MACEDO, D. C.; LIMA, G. R.; PIMENTEL, C. Interaction of biological nitrogen fixation and nitrogen fertilization: effects on growth and yield of common bean in the dry season. **African Journal of Agricultural Research**. v. 12, p. 2555-2565, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.5897/AJAR2017.12487.

BARROS, R. L. NEVES; OLIVEIRA, L. B. D; MAGALHÃES, W. B. E; PIMENTEL, C. Growth and yield of common bean as affected by seed inoculation with Rhizobium and nitrogen fertilization. **Experimental Agriculture**, Cambridge, v. 54, n. 1, p. 16-30, 2018. Disponível em: http://dx.doi.org/10.1017/S001447971600065X.

BARRS, H. D; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity techniques for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Sciences**, [S.l.], v. 15, p. 413-428, 1962. Disponível em: https://www.publish.csiro.au/bi/pdf/BI9620413.

BASTOS, E. A. **A cultura do feijão-caupi no Brasil**. Teresina: Embrapa Meio-Norte; Brasília, DF: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, Divisão de Análise de Risco de Pragas, 2016. 70 p. Acesso em: 27 set. 2024. Disponível em: http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1065493.

BATISTA-SILVA, W.; HEINEMANN, B.; RUGEN, N.; NACKE, J.; ARAÚJO, W. L.; FERNIE, A. R. The role of amino acid metabolism during abiotic stress release. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 42, n. 5, p. 1630-1644, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.1111/pce.13518.

BELANE, A. K.; DAKORA, F. D. Symbiotic N2 fixation in 30 field-grown cowpea (Vigna unguiculata L. Walp.) genotypes in the Upper West Region of Ghana measured using 15N natural abundance. **Biology and Fertility of Soils**, [S. l.], v. 46, p. 191–198, 2010. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s00374-009-0414-7. Acesso em: 29 jan. 2026.

BLUM, A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. In: BELHASSEN, E. (ed.). **Drought Tolerance in Higher Plants:** Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis. Dordrecht: Springer, 1996. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-94-017-1299-6_8. Acesso em: 19 out. 2024.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976. Disponível em: https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3. Acesso em: 15 out. 2024.

CARBONARO, M.; NUCARA, A. Legume Proteins and Peptides as Compounds in Nutraceuticals: A Structural Basis for Dietary Health Effects. **Nutrients**, Basel, v. 14, n. 6, p. 1188, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.3390/nu14061188.

CARVALHO, A. F. U.; SOUSA, M. N.; FARIAS, D. F.; ROCHA-BEZERRA, L. C. B.; SILVA, R. M. P.; VIANA, M. P.; GOUVEIA, S. T.; SAMPAIO, S. S.; SOUSA, M. B.; LIMA, G. P. G.; MORAIS, S. M.; BARROS, C. C.; FREIRE-FILHO, F. R. Nutritional ranking of 30 Brazilian genotypes of cowpeas including determination of antioxidant capacity and vitamins. **Journal of Food Composition and Analysis**, v. 26, n. 1-2, p. 81–88, 2012. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jfca.2012.01.005.

CARVALHO, M.; LINO-NETO, T.; ROSA, E.; CARNIDE, V. Cowpea: a legume crop for a challenging environment. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 97, n. 13, p. 4273–4284, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1002/jsfa.8250.

COELHO, J. B. M.; BARROS, M. F. C.; BEZERRA NETO, E.; CORREA, M. M. Comportamento hídrico e crescimento do feijão Vigna cultivado em solos salinizados. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 17, n. 4, p. 379-385, 2013. Disponível em: https://doi.org/10.1590/S1415-43662013000400004.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). **Feijão caupi total**: série histórica. Brasília, DF: CONAB, 2026. Disponível em:https://www.gov.br/conab/pt-br/atuacao/informacoesagropecuarias/safras/serieshistoricas/graos/feijao/feijaocaupitotalseriehist.xls. Acesso em: 24 mar. 2026.

COSTA, E. S.; BRESSAN-SMITH, R.; DE OLIVEIRA, J. G.; CAMPOSTRINI, E.; PIMENTEL, C. Photochemical efficiency in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Vigna unguiculata* L. Walp) during recovery from high temperature stress. **Braz. J. Plant Physiology**, v. 14, p. 105-110, 2002. Disponível em: https://doi.org/10.1590/S1677-04202002000200004.

DE SOUZA SILVA, J.; DA COSTA, R. S.; DA SILVA, B. A.; FERREIRA NETO, M.; GOMES, R. F.; SILVA, A. F.; SOUZA, C. O.; SILVA, E. F.; LIMA, G. S.; NOBRE, R. G. Physiological and Biochemical Aspects Involved in Tolerance to Water Deficit in Traditional Cowpea. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, Santiago, v. 24, n. 1, p. 1519-1533, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s42729-024-01657-5.

DADSON, R. B.; HASHEM, F. M.; JAVAID, L.; JOSHI, J.; ALLEN, A. L.; DEVINE, T. E. Effect of water stress on the yield of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) genotypes in the Delmarva region of the United States. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 191, p. 210-217, 2005. Disponível em: https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2005.00155.x.

DAREUS, R.; ACHARYA, J. P.; PAUDEL, D. R.; LOPES DE SOUZA, C. H.; TOME GOUVEIA, B.; CHASE, C. A.; DIGENNARO, P.; MULVANEY, M. J.; KOENIG, R.; RIOS, E. F. Phenotypic diversity for phenological and agronomic traits in the UC-Riverside cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp) mini-core collection. **Crop Science**, Madison, v. 61, n. 5, p. 3551-3563, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1002/csc2.20544.

D'IPPÓLITO, SEBASTIÁN; REY-BURUSCO, MARÍA FLORENCIA; FEINGOLD, SERGIO ENRIQUE; GUEVARA, MARÍA GABRIELA. Role of proteases in the response of plants to drought. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 168, p. 1-9, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.09.038.

DIAS, G. F.; BONOU, S. I.; VIANA, P. M. O.; MELO, A. S.; LACERDA, C. F.; FERRAZ, R. L. S.; SA, F. V. S.; DANTAS NETO, J.; GHEYI, H. R.; SANTOS, M. G. Silicon and methionine enhance cowpea water stress tolerance. **Scientific Reports**, London, v. 16, p. 6800, 2026. Disponível em: https://doi.org/10.1038/s41598-026-37795-2.

DONG, MIN; LUO, HONGZHEN; WANG, QIAN. Effects of Water Stress on Growth and Leaf Water Physiology of Major Plants in the Qaidam Basin. **Diversity**, [S. l.], v. 17, n. 9, 652, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.3390/d17090652.

DU, Y.; ZHAO, Q.; CHEN, L.; YAO, X.; ZHANG, W.; ZHANG, B.; XIE, F. Effect of drought stress on sugar metabolism in leaves and roots of soybean seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 146, p. 1-12, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.11.003.

DUTTA, A.; TRIVEDI, A.; NATH, C. P.; SEN GUPTA, D.; HAZRA, K. K. A comprehensive review on grain legumes as climate-smart crops: Challenges and prospects. **Environmental Challenges**, [S. l.], v. 7, p. 100479, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.envc.2022.100479.

DU, Y.; ZHAO, Q.; CHEN, L.; YAO, X.; ZHANG, H.; WU, J.; XIE, F. Effect of Drought Stress during Soybean R2–R6 Growth Stages on Sucrose Metabolism in Leaf and Seed. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 21, n. 2, p. 618, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.3390/ijms21020618.

EZIN, V.; TOSSE, A. G. C.; CHABI, I. B.; AHANCHEDE, A. Adaptation of Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) to Water Deficit during Vegetative and Reproductive Phases Using Physiological and Agronomic Characters. **International Journal of Agronomy**, [S. l.], v. 2021, p. 9665312, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1155/2021/9665312.

ELBASYONI, I.; SAADALLA, M.; BAENZIGER, S.; BOCKELMAN, H.; MORSY, S. Cell Membrane Stability and Association Mapping for Drought and Heat Tolerance in a Worldwide Wheat Collection. **Sustainability**, Basel, v. 9, n. 9, p. 1606, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.3390/su9091606.

FAO. **Climate change, biodiversity and nutrition nexus. Evidence and emerging policy and programming opportunities**. Roma: FAO, 2021. Disponível em: https//doi.org/10.4060/cb6701 en,

FAHAD, S.; BAJWA, A. A.; NAZIR, U.; ANJUM, S. A.; FAROOQ, A.; ZOHAIB, A.; SADIA, S.; NASIM, W.; ADKINS, S.; SAUD, S.; IHSAN, M. Z.; ALHARBY, H.; WU, C.; WANG, D.; HUANG, J. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 8, p. 1147, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147.

FARRAR, J. F. Carbon partitioning. *In*: HALL, D. O. et al. (eds.). **Photosynthesis and Production in a Changing Environment**. Dordrecht: Springer, 1993. p. 222-246. ISBN 0-412-42910-1. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-94-011-1566-7_15. Acesso em: 18 set. 2025.

FARRAR, J.F.; JONES, D.L. The control of carbon acquisition by roots. **New Phytologist**, v. 147, n. 1, p. 43-53, 2000. Disponível em: https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00688.x.

FAROOQ, M.; GOGOI, N.; BARTHAKUR, S.; BAROOA, B.; BHARADWAJ, N.; ALGHAMDI, S. S.; et al. Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 203, p. 81–102, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1111/jac.12169.

FERNANDES, E. A; PEDRO, L. B; PIMENTEL, C. Evaluation of drought tolerance of

cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp). **Archives of Agriculture Research and Technology**, v. 4, n. 5, 1065, 2023. Disponível em: https://www.corpuspublishers.com/assets/articles/aart-v4-23-1065.pdf.

FERREIRA, D. F. Sisvar: A computer analysis system to fixed effects split plot type designs. **Brazilian Journal of Biometrics**, v.37, p.529–535, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.28951/rbb.v37i4.450.

FERREIRA, W. M.; LIMA, G. R.; MACEDO, D. C.; FREIRE JÚNIOR, M.; PIMENTEL, C. Cowpea: A low-cost quality protein source for food safety in marginal areas for agriculture. **Saudi Journal of Biological Science**. v. 29, p.103431, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2022.103431.

FREIRE FILHO, F.R.; LIMA, J.A. A.; RIBEIRO, V.Q. (Org.). **Feijão-caupi**: avanços tecnológicos. Brasília: Embrapa Informações Tecnológicas, 2005. 519 p. Disponível em: http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/67458. Acesso em: 15 nov. 2024.

FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; ROCHA, M. M.; SILVA, K. J. D.; NOGUEIRA, M. S. R.; RODRIGUES, E. V. **Feijão-Caupi no Brasil_Produção, melhoramento genético, avanços e desafios.** Embrapa Meio-Norte, Teresina-PI, 2011. Disponível em: http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/916831. Acesso em: 25 jan. 2025.

FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; RODRIGUES, J. E. L. F.; VIEIRA, P. F. de M. J. A Cultura: aspectos socioeconômicos. In: DOVALE, J. C.; BERTINI, C.; BORÉM, A. (ed.). **Feijão-caupi:** do plantio à colheita. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2017. p. 9-34. Disponível em: https://share.google/vGrApOrXFjjExnrUo. Acesso em: 03 dez. 2024.

FREIRE FILHO, F. R.; COSTA, A. F. **Feijão-caupi:** Classificação botânica e importância. Cadernos do Semiáridos riquezas & oportunidades, v. 17, p. 17-20, 2020. Disponível em: https://share.google/wlceSEy26UstY7gS9. Acesso em: 18 jan. 2025.

GALLEGO, J. F.; MENDOZA, C. J.; PEÑA, A. J.; BERNAL, J. H. Assessment of water productivity and phenological characteristics of cowpea plants in the highlands of Colombian Orinoquia. **Smart Agricultural Technology**, [s. l.], v. 14, p. 101965, 2026. Disponível: https://doi.org/10.1016/j.atech.2026.101965.

GIGON, A.; MATOS, A. R.; LAFFRAY, D.; ZUILY-FODIL, Y.; PHAM-THI, A. T. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (ecotype Columbia). **Annals of Botany**, Oxford, v. 94, n. 3, p. 345-351, 2004. Disponível em: https://doi.org/10.1093/aob/mch150.

GOMES, A. M. F.; RODRIGUES, A. P.; ANTÓNIO, C.; RODRIGUES, A. M.; LEITÃO, A. E.; BATISTA-SANTOS, P.; NHANTUMBO, N.; MASSINGA, R.; RIBEIRO-BARROS, A. I.; RAMALHO, J. C. Drought response of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) landraces at leaf physiological and metabolite profile levels. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 175, p. 104060, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104060.

GOMES, F de. O.; SILVA, H. C. V.; FREITAS, T. K.T.; RODRIGUES, L. L.; SABÓIA, R. C. B de; ROCHA, M. de M. Composição química e valor energético total de grãos imaturos

de linhagens e cultivares de feijão-caupi. In: CORDEIRO, C. A. M.; SILVA, E. M. da.; EVANGELISTA-BARRETO, N. S. (Orgs.). **Ciência & Tecnologia de Alimentos**: Pesquisa e Práticas Contemporâneas. Volume 2. Guarujá, São Paulo: Editora Científica Digital, 2021. p. 373-382. E-book. Disponível em: https://share.google/ZzgswMjYZy0xYNr0m. Acesso em: 15 mar. 2025.

GONÇALVES, A.; GOUFO, P.; BARROS, A.; DOMÍNGUEZ-PERLES, R.; TRINDADE, H.; ROSA, E. A.; FERREIRA, L.; RODRIGUES, M. Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp), a renewed multipurpose crop for a more sustainable agri-food system: nutritional advantages and constraints. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 96, n. 9, p. 2941–2951, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.1002/jsfa.7644.

GONÇALVES, F. V.; MEDICI, L. O.; FONSECA, M. P. S.; PIMENTEL, C.; GAZIOLA, S. A.; AZEVEDO, R. A. Protein, phytate and minerals in grains of commercial cowpea genotypes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, supl. 1, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180484.

GUPTA, P.; SINGH, R.; MALHOTRA, S.; BOORA, K. S.; SINGAL, H. R. Characterization of seed storage proteins in high protein genotypes of cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, New Delhi, v. 16, n. 1, p. 53-58, 2010. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s12298-010-0007-9.

GUO, K.; YANG, J.; YU, N.; LUO, L.; WANG, E. Biological nitrogen fixation in cereal crops: Progress, strategies, and perspectives. **Plant Communications**, [s. l.], v. 4, n. 2, 2023. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2590346222002281. Acesso em: 29 jan. 2026.

GUO, X.; PENG, C.; LI, T.; HUANG, J.; SONG, H.; ZHU, Q.; WANG, M. The Effects of Drought and Re-Watering on Non-Structural Carbohydrates of Pinus tabulaeformis Seedlings. **Biology**, Basel, v. 10, n. 4, p. 281, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.3390/biology10040281.

HAYAT, S.; HAYAT, Q.; ALYEMENI, M. N.; WANI, A. S.; PICHTEL, J.; AHMAD, A. Role of proline under changing environments: a review. **Plant Signaling & Behavior**, Austin, v. 7, n. 11, p. 1456-1466, 2012. Disponível em: https://doi.org/10.4161/psb.21949.

HAGHPANAH, M.; HASHEMIPETROUDI, S.; ARZANI, A.; ARANITI, F. Drought Tolerance in Plants: Physiological and Molecular Responses. **Plants**, Basel, v. 13, n. 21, p. 2962, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants13212962.

HERNITER, I. A.; MUÑOZ-AMATRIAÍN, M.; CLOSE, T. J. Genetic, textual, and archeological evidence of the historical global spread of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.). **Legume Science**, v. 2, e 57, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1002/leg3.57.

HENSCHEL, J. M.; ANDRADE, A. N.; SANTOS, J. B. L.; SILVA, R. R.; MATA, D. A.; SOUZA, T.; BATISTA, D. S. Lipidomics in Plants Under Abiotic Stress Conditions: An Overview. **Agronomy**, Basel, v. 14, n. 8, p. 1670, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.3390/agronomy14081670.

HOU, Q.; UFER, G.; BARTELS, D. Lipid signalling in plant responses to abiotic stress.

Plant, Cell & Environment, Oxford, v. 39, n. 5, p. 1029-1048, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.1111/pce.12666.

HUNT JUNIOR, E. R.; ROCK, B. N.; NOBEL, P. S. Measurement of leaf relative water content by infrared reflectance. **Remote Sensing of Environment**, v. 22, n. 3, p. 429-435, 1987. Disponível em: https://doi.org/10.1016/0034-4257(87)90094-0.

IEVINSH, G. Water Content of Plant Tissues: So Simple That Almost Forgotten? **Plants**, v. 12, n. 6, 1238, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants12061238.

ITATAT, S. L.; NWORGU, E. C.; IKPE, E. N.; OSAKWE, J. A. Evaluation of the protein contents of selected cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) varieties for production in Port Harcourt. **Acta Agronomica Nigeriana**, v. 13, p. 71-75, 2013. Disponível em: https://share.google/F3f3ouJqER9QT2fds. Acesso em: fev. 2025.

JAYATHILAKE, C.; VISVANATHAN, R.; DEEN, A.; BANGAMUWAGE, R.; JAYAWARDANA, B. C.; NAMMIC, S.; LIYANAGE, R. Cowpea: an overview on its nutritional facts and health benefits. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 98, p. 4787–4792, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.1002/jsfa.9074.

JUMRANI, K.; BHATIA, V. S.; KATARIA, S.; RASTOGI, A. The interactive effect of high temperature and water deficit stress on nitrogen fixation, photosynthesis, chlorophyll fluorescence, seed yield and quality in soybean (*Glycine max*). **Plant Physiology Reports**, [s. l.], v. 29, n. 1, p. 125–140, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s40502-023-00763-3

KAPOOR, D.; BHARDWAJ, S.; LANDI, M.; SHARMA, A.; RAMAKRISHNAN, M.; SHARMA, A. The Impact of Drought in Plant Metabolism: How to Exploit Tolerance Mechanisms to Increase Crop Production. **Applied Sciences**, v. 10, n. 16, 5692, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.3390/app10165692.

KARIM, T.; ATTA, S.; MAÂROUHI, I.; FALALOU, H.; BAKASSO, Y. Effect of water deficit at different stages of development on the yield components of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp) genotypes. **African Journal of Biotechnology**, [S. l.], v. 17, n. 9, p. 279-287, 28 fev. 2018. Disponível em: https://doi.org/10.5897/AJB2017.16347.

KAUR, H.; MANÁ, M.; THAKUR, T.; GAUTAM, V.; SALVI, P. Crucial role of sugar signaling and transport during drought stress responses in plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 171, n. 4, p. 833-848, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1111/ppl.13364.

KEBEDE, E. Contribution, Utilization, and Improvement of Legumes-Driven Biological Nitrogen Fixation in Agricultural Systems. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, [s. l.], v. 5, 2021. Disponível em: https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsufs.2021.767998/full.

KE, X.; YAO, J.; JIANG, Z.; GU, X.; XU, P. Recover and surpass: The mechanisms of plants transition upon rehydration from drought. **Plant Stress**, [s. l.], v. 15, 100782, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.stress.2025.100782.

KIM, K.-H.; KIM, J.-Y. Understanding Wheat Starch Metabolism in Properties, Environmental Stress Condition, and Molecular Approaches for Value-Added Utilization.

Plants, Basel, v. 10, n. 11, p. 2282, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants10112282.

KIM, D. K.; OCHAR, K.; IWAR, K.; HA, B. K.; KIM, S. H. Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) production, genetic resources and strategic breeding priorities for sustainable food security: a review. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 16, p. 1562142, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1562142.

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

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, n. 4, p. 1593-1608, 2012. Disponível em: https://doi.org/10.1093/jxb/err460.

LAMAOUI, M.; JEMO, M.; DATLA, R.; BEKKAOUI, F. Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. **Frontiers in Chemistry**, [S. l.], v. 6, p. 26, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00026.

LEOPOLD, A. C.; MUSGRAVE, M. E.; WILLIAMS, K.M. Solute leakage resulting from leaf desiecation. **Plant physiol**. v. 68, p. 1222-1225, 1981. Disponível em: https://doi.org/10.1104/pp.68.6.1222.

LI, M.; LIU, Y.; WANG, C.; YANG, X.; LI, D.; ZHANG, X.; XU, C.; ZHANG, Y.; LI, W.; ZHAO, L. Identification of traits contributing to high and stable yields in different soybean varieties across three Chinese latitudes. **Frontiers in Plant Science**, [S.l.], v. 10, p. 1642, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01642.

LI, S.; FEIFEL, M.; KARIMI, Z.; SCHULDT, B.; CHOAT, B.; JANSEN, S. Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. **Tree Physiology**, [s. l.], v. 36, n. 2, p. 179–192, fev. 2016. Disponível em: https://doi.org/10.1093/treephys/tpv117.

LIU, X.; MA, D.; ZHANG, Z.; WANG, S.; DU, S.; DENG, X.; YIN, L. Plant lipid remodeling in response to abiotic stresses. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 165, p. 174-184, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.06.005.

LOCATELLI, V. da. E. R.; MEDEIROS, R. D. de.; SMIDERLE, O. J.; ALBUQUERQUE, J. de. A. A. de.; ARAÚJO, W. F. Desenvolvimento vegetativo de cultivares de feijão-caupi sob lâminas de irrigação no Cerrado Roraimense. **Irriga**, Botucatu, Edição Especial, Grandes Culturas, p. 28-39, 2016. Disponível em: http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1061565. Acesso em: 02 out. 2024.

LOOKHART, G. L.; BEAN, S. Proteins of Cereals. In: KULP, K.; PONTE, J. G. (Ed.). **Handbook of Cereal Science and Technology**. New York: Marcel Dekker Inc, 2000. p. 363-384.

LOWRY, O. H.; ROSEBROUGH, N. J.; FARR, A. L.; RANDALL, R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. **Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v.

193, n. 1, p. 265-275, 1951. PMID: 14907713. Disponível em: https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)52451-6.

MACNEILL, G. J.; MEHRPOUYAN, S.; MINOW, M. A. A.; PATTERSON, J. A.; TETLOW, I. J.; EMES, M. J. Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 68, n. 16, p. 4433-4453, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1093/jxb/erx291.

MAHDY, R. E.; ALGHAMDI, S. A.; AMRO, A.; TAMMAM, S. A. Changes in Carbon and Nitrogen Metabolites before, at, and after Anthesis for Wheat Cultivars in Response to Reduced Soil Water and Zinc Foliar Application. **Plants**, Basel, v. 11, n. 9, p. 1261, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants11091261.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; GARCIA-FORNER, N. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 40, n. 6, p. 962-976, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1111/pce.12846.

MARYAM, A.; KHAN, R. I.; ABBAS, M.; AZAM, S.; REHMAN, S.; ASLAM, S.; ARSHAD, N.; QAMAR, R.; AMJAD, R.; AMBREEN, M.; ALVI, M. H. Beyond the membrane: the pivotal role of lipids in plants abiotic stress adaptation. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 105, n. 3, p. 1869-1887, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s10725-025-01363-x.

MCCREADY, R. M.; GUGGOLZ, Jack; SILVEIRA, Vernon; OWENS, H. S. Determination of starch and amylose in vegetables. **Analytical Chemistry**, [S. l.], v. 22, n. 9, p. 1156-1158, 1950. Disponível em: https://doi.org/10.1021/ac60045a016.

MELO, A. S.; SILVA, A. R. F.; DUTRA, A. F.; DUTRA, W. F.; BRITO, M. E. B.; SÁ, F. V. S. Photosynthetic efficiency and production of cowpea cultivars under deficit irrigation. **Revista Ambiente & Água**, Taubaté, v. 13, n. 5, p. e2133, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.4136/ambi-agua.2133.

MELO, A. S.; COSTA, R. R.; SÁ, F. V. S.; DIAS, G. F.; ALENCAR, R. S.; VIANA, P. M. O.; PEIXOTO, T. D. C.; SUASSUNA, J. F.; BRITO, M. E. B.; FERRAZ, R. L. S.; COSTA, P. S.; MELO, Y. L.; CORRÊA, É. B.; LACERDA, C. F.; DANTAS NETO, J. Modulation of Drought-Induced Stress in Cowpea Genotypes Using Exogenous Salicylic Acid. **Plants**, Basel, v. 13, n. 5, p. 634, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants13050634.

MICHALAK, A; MAŁAS, K; DĄBROWSKA, K; PÓŁROLNICZAK, K; BRONOWSKA, L; MISIEWICZ, A; MAJ, A; STABROWSKA, M; WNUK, I; KABAŁA, K. Molecular Mechanisms and Experimental Strategies for Understanding Plant Drought Response. **Plants**, [S. l.], v. 15, n. 1, 149, 2026. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants15010149.

MOLOI, S. J.; NGARA, R. The roles of plant proteases and protease inhibitors in drought response: a review. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1165845, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1165845.

MOREIRA, R.; NUNES, C.; PAIS, I. P.; SEMEDO, J. N.; MOREIRA, J.; BAGULHO, A. S.; PEREIRA, G.; VELOSO, M. M.; SCOTTI-CAMPOS, P. Are Portuguese Cowpea Genotypes

Adapted to Drought? Phenological Development and Grain Quality Evaluation. **Biology**, Basel, v. 12, n. 4, p. 507, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.3390/biology12040507.

MOSTOFA, M. G.; GHOSH, A.; LI, Z. G.; SIDDIQUI, M. N.; FUJITA, M.; TRAN, L. P. Methylglyoxal - a signaling molecule in plant abiotic stress responses. **Free Radical Biology & Medicine**, v. 122, p. 96–109, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.03.009.

MUKHERJEE, R; SEN, S. Role of Biological Nitrogen Fixation (BNF) in Sustainable Agriculture: A Review. **International Journal of Advancement in Life Sciences Research**, [S. l.], v. 4, n. 3, p. 1–7, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.31632/ijalsr.2021.v04i03.001.

MUÑOZ-AMATRIAÍN, M; MIREBRAHIM, H; XU, P; WANAMAKER, S. I.; LUO, M; ALHAKAMI, H; ALMEIDA, M; ALMEIDA, F; CONSOLI, D; GEPTS, P; CLOSE, T. J. Genome resources for climate-resilient cowpea, an essential crop for food security. **The Plant Journal**, [S. l.], v. 89, p. 1042–1054, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1111/tpj.13404.

MUNJONJI, L.; AYISI, K. K. Leaf gas exchange and δ13C in cowpea and triticale under water stress and well-watered conditions. **Heliyon**, [S. l.], v. 7, n. 5, p. e07060, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e07060.

NWAGBOSO, C.; ANDAM, K. S.; AMARE, M.; BAMIWUYE, T.; FASORANTI, A. **The economic importance of cowpea in Nigeria: trends and implications for achieving agri-food system transformation**. Washington, DC: International Food Policy Research Institute, 2024. (IFPRI Discussion Paper, 2241). Disponível em: https://share.google/FrTpdjyi8SK6c45vo. Acesso em: 15 fev. 2025.

NASCIMENTO, S. P. do.; BASTOS, E. A.; ARAUJO, E. C. E.
FREIRE FILHO, F. R.; SILVA, E. M. da. Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, n. 8, p. 853-860, 2011. Disponível em: https://doi.org/10.1590/S1415-43662011000800013.

NAWAZ, A. F.; GARGIULO, S.; PICHIERRI, A.; CASOLO, V. Exploring the Role of Non-Structural Carbohydrates (NSCs) Under Abiotic Stresses on Woody Plants: A Comprehensive Review. **Plants**, Basel, v. 14, n. 3, p. 328, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants14030328.

NDISO, J. B.; CHEMINING'WA, G. N.; OLUBAYO, F. M.; SAHA, H. M. Effect of drought stress on canopy temperature, growth and yield performance of cowpea varieties. **International Journal of Plant & Soil Science,** v. 9, n. 3, p. 1-12, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.9734/IJPSS/2016/21844.

NGOMPE DEFFO, T.; KOUAM, E. B.; MANDOU, M. S.; BARA, R. A.-T.; CHOTANGUI, A. H.; SOULEYMANOU, A.; DJONKO, H. B.; TANKOU, C. M. Identifying critical growth stage and resilient genotypes in cowpea under drought stress contributes to enhancing crop tolerance for improvement and adaptation in Cameroon. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 19, n. 6, p. e0304674, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0304674

NELL, F. J.; SIEBRITS, F. K.; HAYES, J. P. Studies on nutritive value of cowpea (*Vigna unguiculata*). **South African Journal of Animal Science**, Pretoria, v. 22, n. 5, p. 157-160, 1992. Disponível em: https://share.google/CYUc4S0cYE4fz7aES. Acesso em: 20 fev. 2025.

NEVES, A. C.; CÂMARA, J. A. S.; CARDOSO, M. J.; SILVA, P. H. S.; SOBRINHO, C. A. **Cultivo do feijão-caupi em sistema agrícola familiar**. Teresina-PI: Embrapa Meio-Norte, 2011. 15p. (Embrapa Meio-Norte. Circular Técnica, 51). Disponível em: https://share.google/kmGAjxxXSgGb5W5h0. Acesso em: 23 set. 2024.

NUNES, C.; MOREIRA, R.; PAIS, I.; SEMEDO, J.; SIMÕES, F.; VELOSO, M. M.; SCOTTI-CAMPOS, P. Cowpea Physiological Responses to Terminal Drought-Comparison between Four Landraces and a Commercial Variety. **Plants**, Basel, v. 11, n. 5, p. 593, 2022. Disponível em: 10.3390/plants11050593.

OECD. **Novel Food and Feed Safety:** Safety Assessment of Foods and Feeds Derived from Transgenic Crops; Common Bean, Rice, Cowpea and Apple Compositional Considerations. Paris, França: OECD Publishing; 2020. Disponível em: https://www.oecd-ilibrary.org/agriculture-and-food/novel-food-and-feed-safety_9789264309482-en. Acesso em: 29 jan. 2026.

OLIVEIRA, A. P. S.; MELO, Y. L.; ALENCAR, R. S.; VIÉGAS, P. R. A.; DIAS, G. F.; FERRAZ, R. L. S.; SÁ, F. V. S.; DANTAS NETO, J.; MAGALHÃES, I. D.; GHEYI, H. R.; LACERDA, C. F.; MELO, A. S. Osmoregulatory and Antioxidants Modulation by Salicylic Acid and Methionine in Cowpea Plants under the Water Restriction. **Plants**, Basel, v. 12, n. 6, p. 1341, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants12061341.

OGBAGA, C. C.; ATHAR, H. R.; AMIR, M.; BANO, H.; CHATER, C. C. C.; JELLASON, N. P. Clarity on frequently asked questions about drought measurements in plant physiology. **Scientific African**, [S. l.], v. 8, p. e00405, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2020.e00405. Acesso em: 29 jan. 2026.

OGUZ, M. C.; AYCAN, M.; OGUZ, E.; POYRAZ, I.; YILDIZ, M. Drought Stress Tolerance in Plants: Interplay of Molecular, Biochemical and Physiological Responses in Important Development Stages. **Physiologia**, [S.l.], v. 2, n. 4, p. 180-197, 2022. Disponível: https://doi.org/10.3390/physiologia2040015.

OKE, D. B.; TEWE, O. O.; FETUGA, B. L. The nutrient composition of some cowpea varieties. **Nigerian Journal of Animal Production**, v. 22, n. 1, p. 32–36, 2015. Disponível em: https://doi.org/10.51791/njap.v22i1.2024.

OUILI, A. S.; NIKIEMA, M.; COMPAORÉ, C. O. T.; DUBE, Z. P.; KINORE, M.; MAIGA, Y.; ILBOUDO, I.; OUATTARA, A. S. Postharvest practices and aflatoxin content of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) grain in Burkina Faso. **Journal of Stored Products Research**, v. 111, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jspr.2024.102528.

OWADE, J. O.; ABONG', G.; OKOTH, M.; MWANG'OMBE, A. W. A review of the contribution of cowpea leaves to food and nutrition security in East Africa. **Food Science & Nutrition**, v. 8, p. 36-47, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1002/fsn3.1337.

PHAM THI, A. T.; PIMENTEL, C.; SILVA, V. Effects of Water Stress on Photosynthesis and Photorespiration of Atriplex nummularia, a C4 plant. Photosynthetica, **Prague**, v. 16, n. 3, p. 334-342, 1982.

PATANÈ, CRISTINA; SCORDIA, DANILO; TESTA, GIORGIO; COSENTINO, SALVATORE L. Physiological screening for drought tolerance in Mediterranean long-storage tomato. **Plant Science**, v. 249, p. 25-34, 2016. Disponível: https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.05.006.

PEOPLES, M. B.; GILLER, K. E.; JENSEN, E. S.; HERRIDGE, D. F. Quantifying country-to-global scale nitrogen fixation for grain legumes: I. Reliance on nitrogen fixation of soybean, groundnut and pulses. **Plant and Soil**, [S. l.], v. 469, n. 1–2, p. 1–14, 2021. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-021-05167-6. Acesso em: 29 jan. 2026.

PETROV, P; PETROVA, A; DIMITROV, I; TASHEV, T; OLSOVSKA, K; BRESTIC, M; MISHEVA, S. Relationships between leaf morpho-anatomy, water status and cell membrane stability in leaves of wheat seedlings subjected to severe soil drought. **Journal of Agronomy and Crop Science**, [S. l.], v. 204, p. 219–227, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.1111/jac.12255.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris* L. **Physiology Plantarum**, Scandinavica, v. 106, p. 184-198, 1999. Disponível em: https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.106206.x.

PIMENTEL, C.; COSTA, E. S.; SANTOS, M. G. dos; GUIMARÃES, V. F. Leaf protoplasmatic tolerance to water stress in bean genotypes. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 6, p. 15-20, 2000. Disponível em: https://share.google/I4BaQbILhDg2nbsXm. Acesso em: 18 de jan. 2025.

PIMENTEL, C.; SARR, B.; DIOUF, O.; ABBOUD, A. C. de S.; ROY-MACAULEY, H. Tolerância protoplasmática foliar à seca, em dois genótipos de caupi cultivados em campo. **Revista Universidade Rural, Série Ciências da Vida**, v. 22, n. 1, p. 7-14, 2002. Disponível em: https://share.google/ib2tcmmtEanYDD6GD. Acesso em: 15 de dez. 2025.

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

POLANIA, J. A.; POSCHENRIEDER, C.; BEEBE, S.; RAO, I. M. Effective Use of Water and Increased Dry Matter Partitioned to Grain Contribute to Yield of Common Bean Improved for Drought Resistance. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 7, p. 660, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00660.

POUDEL, S.; SANKARAPILLAI, L. V.; ADHIKARI, B.; REDDY, K. R.; BHEEMANAHALLI, R. Tolerance of Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) Genotypes to Drought Stress During Vegetative and Reproductive Stages. **Journal of Agronomy and Crop Science**, [S.l.], v. 211, n. 4, p. e70086, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1111/jac.70086.

PRASAD, P. V. V.; STAGGENBORG, S. A.; RISTIC, Z. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. In: AHUJA, L. R.; REDDY, V. R.; SASEENDRAN, S. A.; YU, Q. (Eds.). **Response of crops to limited water**. 2008. Disponível em: https://doi.org/10.2134/advagricsystmodel1.c11.

PUSHPAVALLI, R.; ZAMAN-ALLAH, M.; TURNER, N. C.; BADDAM, R.; RAO, M. V.; VADEZ, V. Higher Flower and Seed Number Leads to Higher Yield Under Water Stress Conditions Imposed During Reproduction in Chickpea. **Functional Plant Biology**, [S. l.], v. 42, n. 2, p. 162-174, 2014. Disponível em: https://doi.org/10.1071/FP14135.

QIAO, M.; HONG, C.; JIAO, Y.; HOU, S.; GAO, H. Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. **Plants** (Basel), v. 13, n. 13, p. 1808, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants13131808.

RASHEED, F.; MARKGREN, J.; HEDENQVIST, M.; JOHANSSON, E. Modeling to understand plant protein structure-function relationships—implications for seed storage proteins. **Molecules**, v. 25, n. 4, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.3390/molecules25040873.

RIVAS, R.; FALCÃO, H. M.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; PIMENTEL, C.; SANTOS, M. G. Drought tolerance in cowpea species is driven by less sensitivity of leaf gas exchange to water deficit and rapid recovery of photosynthesis after rehydration. **South African Journal of Botany**, v. 103, p. 101-107, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.08.008.

RIZZO, G.; MONZON, J. P.; TENORIO, F. A.; HOWARD, R.; CASSMAN, K. G.; GRASSINI, P. Climate and agronomy, not genetics, underpin recent maize yield gains in favorable environments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 119, n. 4, e2113629119, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.1073/pnas.2113629119.

ROCHA, M. M.; FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; CARVALHO, H. W. L.; BELARMINO FILHO, J.; RAPOSO, J. A. A.; ALCÂNTARA, J. P.; RAMOS, S. R. R.; MACHADO, C. F. Adaptabilidade e estabilidade produtiva de genótipos de feijão-caupi de porte semi-ereto na região Nordeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, p. 1283-1289, 2007. Disponível em: https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000900010.

ROCHA, M. de M.; OLIVEIRA, J. T. S.; SILVA, K. J. D. e
FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; BARROS, F. R.; RODRIGUES, E. V. **Seleção de genótipos de feijão-caupi tipo comercial Canapu no semiárido piauiense**. Teresina: Embrapa Meio-Norte, 2011. 33 p. Disponível em: http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/958559. Acesso em: 03 de dez. 2024.

ROCHA, M. de M.; SILVA, K. J. D.; FREIRE FILHO, F. R.; MENEZES JÚNIOR, J. Â. N. de RIBEIRO, V. Q. Melhoramento genético do feijão-caupi no Brasil. *In*: **JORNADA TECNOLÓGICA INTERNACIONAL SOBRE EL FRIJOL CAUPÍ**, 1., 2013, Monteria, Colômbia. [Memorias...]. Montería, Colômbia: Universidade de Córdoba, 2013. Disponível em: http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/958559. Acesso em: 20 de dez. 2024.

ROCHA, M. de M.; SILVA, K. J. D.; FREIRE FILHO, F. R.; MENEZES JUNIOR, J. A. de. Cultivares. In: BASTOS, E. A. (Ed.). **Cultivo de Feijão-Caupi**. 2. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2017. Versão eletrônica. Disponível em: http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1071691. Acesso em: 13 de jan. 2025.

ROCHA, M. M.; SILVA, K. J. D.; MENEZES JUNIOR, J. A. N. de. Cultivo de Feijão-Caupi. In: **Sistemas de Produção Embrapa**. 2. ed. Mar/2017. Disponível em: http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1071691. Acesso em: 15 jun. 2025.

ROLNY, N; COSTA, L; CARRIÓN, C; GUIAMET, J. J. Is the electrolyte leakage assay an unequivocal test of membrane deterioration during leaf senescence? **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, n. 10, p. 1220-1227, out. 2011. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.06.010.

SANTOS, D. P.; LIMA, L. K. S. Avaliação agronômica de variedades de feijão-caupi em cultivo de sequeiro no município de Coremas-PB. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 10, n. 1, p. 218-222, 2015. Disponível em: https://doi.org/10.18378/rvads.v10i1.2950.

SANTOS, M. P.; COGO, A. J. D.; ARAGÃO, F. J. L. Variabilities in water deficit tolerance among cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) genotypes. **South African Journal of Botany**, Pretoria, v. 163, p. 552-560, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.11.015.

SANUSI, B.; MUTALIB, M. O; MAIWADA, F. S.; MANNAN, U. S.; BASHIR, M.; SADIQ, I. Z.; ADEJOR, J.; LEMA, A. A.; UMAR, M. Z. Drought stress induces alterations in photosynthesis, hormonal balance, water potential, and metabolomic profiles in cowpea (*Vigna unguiculata*). **Discovering Plants**, v. 2, n. 285, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s44372-025-00368-0.

SCOTTI-CAMPOS, P.; PHAM-THI, A. T. Correlation between total lipids, linolenic acid and membrane injury under PEG-induced dehydration in leaves of *Vigna* genotypes differing in drought resistance. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, Sofia, v. 28, n. 7, p. 485-492, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.9755/ejfa.2016-04-342.

SCHOLANDER, P. F. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 52, p. 119, 1964. Disponível em: https://doi.org/10.1073/pnas.52.1.119. Acesso em: 25 set. 2024.

SELEIMAN, M. F.; AL-SUHAIBANI, N.; ALI, N.; AKMAL, M.; ALOTAIBI, M.; REFAY, Y.; DINDAROGLU, T.; ABDUL-WAJID, H. H.; BATTAGLIA, M. L. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 259, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.3390/plants10020259.

SEHGAL, A.; SITA, K.; KUMAR, J.; KUMAR, S.; SINGH, S.; SIDDIQUE, K. H. M.; NAYYAR, H. Effects of drought, heat and their interaction on the growth, yield and

photosynthetic function of lentil (*Lens culinaris* Medikus) genotypes varying in heat and drought sensitivity. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 8, 1776, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01776

SHARMA, P.; LAKRA, N.; GOYAL, A.; AHLAWAT, Y. K.; ZAID, A.; SIDDIQUE, K. H. M. Drought and heat stress mediated activation of lipid signaling in plants: a critical review. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 14, p. 1216835, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1216835.

SILVA, S.; SILVA, C. S.; SOUZA, J. E.; SAUSA, A. C. da P.; ARAÚJO, E. R. Uso econômico da água para o feijão-caupi na região do sertão alagoano. **Revista Brasileira de Agrotecnologia**, v. 9, n.1, p. 7-13, 2019. Disponível em: https://share.google/bZ0hREeR9YHUrVkin.

SILVA, J.; COSTA, R.; MESQUITA, R.; TOMAZ, F. S.; BEZERRA, A. Mechanisms of tolerance to water deficit and physiological responses to rehydration in cowpea. **Revista Ciência Agronômica**, [S. l.], v. 52, n. 1, p. e20210034, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.5935/1806-6690.20210034.

SILVA, A. B.; SOUZA, C. D.; PEREIRA, E. F. Caracterização fisiológica e bioquímica de genótipos contrastantes de feijão-caupi quanto à tolerância à seca. **Revista Agraria Academica**, [S. l.], v. 8, n. 1, p. 1-12, fev. 2025. Disponível em: https://doi.org/10.32406/v8n1/2025/1-12/agrariacad.

SINGINI, M; CHIPETA, M. M.; NJIRA, K; FIWA, L. Dissecting Cowpea Genetic Variability under Moisture Stress Conditions and Implications for Drought Tolerance Breeding. **International Journal of Agronomy**, [S.l.], v. 2024, p. 5358207, 2024. Disponível em: https://doi.org/10.1155/2024/5358207.

SINGH, B. B. Recent progress in cowpea genetics and breeding. **Acta Horticulturae**, v. 752, p. 69-76, 2007. Disponível em: https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.752.7.

SINGH, B. B. Future prospects of cowpea. In: **The Food Legume of the 21st Century**. Madison: Crop Science Society of America, 2014. p. 145-157. Disponível em: https://doi.org/10.2135/2014.cowpea.c7.

SINGH, B. Genetic enhancement for yield and nutritional quality in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, [S. l.], v. 76, n. 4, p. 568-582, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.5958/0975-6906.2016.00073.0.

SINGH, N.; JAIN, P.; UJINWAL, M.; LANGYAN, S. Escalate protein plates from leguminosas para nutrição humana sustentável. **Frontiers in Nutrition**, v. 9, p. 977986, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fnut.2022.977986.

SLEWINSKI, T. L. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 13, p. 4647–4670, 2012. Disponível em: https://doi.org/10.1093/jxb/ers124.

SONG, F; YANG, Q; HUANG, J; GUO, Z; LI, Y; DENG, W. Plant drought stress: physiological, biochemical and molecular mechanisms. **Plant Stress**, [S. l.], v. 19, 101153,

2026. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.stress.2025.101153. Acesso em: 29 jan. 2026.

SOUZA, P. J. O. P.; FARIAS, V. D. S.; LIMA, MARCUS, J. A.; RAMOS, T. F.; SOUSA, A. M. L. Biomass production and productivity under different water regimes in Castanhal, Pará, Brazil. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 3, p. 748-759, 2017. Disponível em: https://doi.org/10.1590/1983-21252017v30n323rc.

SOUSA, D. P.; NUNES, H. G. G. C.; FERREIRA, D. P.; MOURA, V. B.; AVIZ, W. L. C.; SANTOS, H. C. A.; PINTO, J. V. N.; VIEIRA, I. C. O.; FERNANDES, G. S. T.; SILVA, E. R. R.; et al. Performance of Cowpea under Different Water Regimes in Amazonian Conditions. **Horticultura**e, [S. l.], v. 8, n. 4, p. 335, 2022. Disponível em: https://doi.org/10.3390/horticulturae8040335.

SURIYA-ARUNROJ, D.; SUPAPOJ, N.; TOOJINDA, T.; VANAVICHIT, A. Relative leaf water content as an efficient method for evaluating rice cultivars for tolerance to salt stress. **ScienceAsia**, v. 30, p. 411-415, 2004. Disponível em: https://www.scienceasia.org/2004.30.n4/v30_411_415.pdf. Acesso em: 12 jan. 2025.

TANKARI, M.; WANG, C.; MA, H.; LI, X.; LI, L.; SOOTHAR, R. K.; CUI, N.; ALLAH, M. Z.; HAO, W.; LIU, F.; WANG, Y. Drought priming improved water status, photosynthesis and water productivity of cowpea during post-anthesis drought stress. **Agricultural Water Management**, v. 28, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106565.

TCHIAGAM, J. B. N.; BELL, J. M.; ANTOINE, N. M.; NJINTANG, N.; YOUMBI, E. Genetic analysis of seed proteins contents in cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp). **African Journal of Biotechnology**, v. 10, p. 3077-3086, 2011. Disponível em: https://doi.org/10.5897/AJB10.2469.

TEKA, T. A.; RETTA, N.; BULTOSA, G.; ADMASSU, H.; ASTATKIE, T. Protein fractions, in vitro protein digestibility and amino acid composition of select cowpea varieties grown in Ethiopia. **Food Bioscience**, v. 36, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.fbio.2020.100634.

TIMKO, M. P.; SINGH, B. B. Cowpea, a multifunctional legume. In: MOORE, P. H.; MING, R. (Eds.). Genomics of tropical crop plants. Londres: **Springer Nature**, 2008. p. 227-258. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-0-387-71219-2_10. Acesso em: dez. 2024.

TOSCANO, S.; FARIERI, E.; FERRANTE, A.; ROMANO, D. Physiological and biochemical responses in two ornamental shrubs to drought stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1–12, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00645.

TORRES-FRANKLIN, M. L.; GIGON, A.; DE MELO, D. F.; ZUILY-FODIL, Y.; PHAM-THI, A. T. Drought stress and rehydration affect the balance between MGDG and DGDG synthesis in cowpea leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 131, n. 2, p. 201-210, 2007. Disponível em: https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00943.x.

VASCONCELOS, I. M.; MAIA, F. M. M.; FARIAS, D. F.; CAMPELLO, C. C.; CARVALHO, A. F. U.; AZEVEDO, M. R.; OLIVEIRA, J. T. A. Protein fractions, amino acid composition and antinutritional constituents of high-yielding cowpea cultivars. **Journal**

of Food Composition and Analysis, v. 23, n. 1, p. 54-60, 2010. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jfca.2009.05.008.

VASQUEZ-TELLO, A.; ZUILY-FODIL, Y.; PHAM THI, A.; VIEIRA, S. J. Electrolyte and Pi leakages and soluble sugar content as physiological tests for screening resistance to water stress in phascolus and *Vigna* species. **J. Exp. Bot**., v. 41, p. 827-832, 1990. Disponível em: https://doi.org/10.1093/jxb/41.7.827.

VESSAL, S.; AREFIAN, M.; SIDDIQUE, K. H. M. Proteomic responses to progressive dehydration stress in leaves of chickpea seedlings. **BMC Genomics**, [S.l.], v. 21, n. 1, p. 523, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.1186/s12864-020-06930-2.

VOGELSANG-O'DWYER, M.; PETERSEN, I. L.; JOEHNKE, M. S.; SØRENSEN, J. C.; BEZ, J.; DETZEL, A.; BUSCH, M.; KRUEGER, M.; O'MAHONY, J. A.; ARENDT, E. K.; ZANNINI, E. Comparison of Faba Bean Protein Ingredients Produced Using Dry Fractionation and Isoelectric Precipitation: Techno-Functional, Nutritional and Environmental Performance. **Foods**, Basel, v. 9, n. 3, p. 322, 2020. Disponível em: https://doi.org/10.3390/foods9030322.

WENG, Y.; QIN, J.; EATON, S.; YANG, Y.; RAVELOMBOLA, W. S.; SHI, A. Evaluation of Seed Protein Content in USDA Cowpea Germplasm. **HortScience**, Alexandria, v. 54, n. 5, p. 814-817, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.21273/HORTSCI13929-19.

YAHAYA, D.; DENWAR, N.; BLAIR, M. W. Effects of moisture deficit on the yield of cowpea genotypes in the Guinea Savannah of Northern Ghana. **Agricultural Sciences**, v. 10, p. 577–595, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.4236/as.2019.104046

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acids with ninhydrin. **The Analyst**, [S. l.], v. 80, p. 209-213, 1955. Disponível em: https://doi.org/10.1039/AN9558000209.

YU, J.; ZHANG, R.; LI, X.; DONG, D.; WANG, S. Sugar Metabolism and Transport in Response to Drought–Rehydration in Poa pratensis. **Agronomy**, v. 15, n. 2, p. 320, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.3390/agronomy15020320.

ZHUKOV, A.; POPOV, V. Eukaryotic Cell Membranes: Structure, Composition, Research Methods and Computational Modelling. **International Journal of Molecular Sciences,** [S. l.], v. 24, n. 13, p. 11226, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.3390/ijms241311226.

ZOLQADRI, R.; LI, Y. A Comprehensive Review of Cowpea Proteins: Chemistry, Extraction, Techno-Functionality, Modification, and Food Applications. **Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety**, Chicago, v. 24, e70218, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1111/1541-4337.70218.