

**AMANDA DE ARAUJO LIMA**

**SAZONALIDADE E CONDIÇÕES DE ESTRESSE SOBRE O COMPORTAMENTO  
FISIOQUÍMICO DE ESPÉCIES LENHOSAS DA CAATINGA EM AMBIENTE  
NATURAL E CONTROLADO**

**RECIFE-PE  
FEVEREIRO/2019**

**AMANDA DE ARAUJO LIMA**

**SAZONALIDADE E CONDIÇÕES DE ESTRESSE SOBRE O COMPORTAMENTO  
FISIOQUÍMICO DE ESPÉCIES LENHOSAS DA CAATINGA EM AMBIENTE  
NATURAL E CONTROLADO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal Rural de Pernambuco, para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais, Área de Concentração: Tecnologia de Produção de Espécies Nativas e Exóticas

**Orientadora:**

Profa. Dra. Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira – DB/UFRPE

**RECIFE-PE  
FEVEREIRO/2019**

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

L732s Lima, Amanda de Araujo.  
Sazonalidade e condições de estresse sobre o comportamento  
Fisioquímico de espécies lenhosas da caatinga em ambiente natural  
e controlado / Amanda de Araujo Lima. – Recife, 2019.  
97 f.: il.

Orientador(a): Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira.  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de  
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais,  
Recife, BR-PE, 2019.  
Inclui referências.

1. Recursos hídricos 2. Meio ambiente 3. Stress oxidativo  
4. Semiárido 5. Solutos orgânicos I. Nogueira, Rejane Jurema Mansur  
Custódio, orient. II. Título

CDD 574

**AMANDA DE ARAUJO LIMA**

**SAZONALIDADE E CONDIÇÕES DE ESTRESSE SOBRE O COMPORTAMENTO  
FISIOQUÍMICO DE ESPÉCIES LENHOSAS DA CAATINGA EM AMBIENTE  
NATURAL E CONTROLADO**

**APROVADA em 28/02/2019**

**Banca Examinadora:**

---

**Profa. Dra. Suzene Izídio da Silva (UFRPE)**

---

**Profa. Dra. Lúcia de Fátima de Carvalho Chaves (UFRPE)**

---

**Profa. Dra. Margareth Ferreira Sales (UFRPE)**

---

**Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque (UFPB)**

**Orientadora:**

---

**Profa. Dra. Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira (UFRPE)**

**RECIFE-PE  
FEVEREIRO/2019**

Aos meus pais, Aginaldo Lima e Zenaide  
Lima, exemplos de dedicação e amor.

A minha avó, Maria das Dores (*in memoriam*).

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por me conceder sabedoria e força para enfrentar todos os obstáculos, e pela concretização de mais um sonho.

Aos meus pais, Aguinaldo Lima e Zenaide Lima, e irmão Alex Lima, por todo apoio, confiança, incentivo e amor incondicional em todos os momentos.

Ao meu noivo Victor Amorim, por todo amor, cumplicidade, incentivo e força nos momentos de dificuldades.

A minha orientadora, Rejane Mansur, pela orientação e ensinamentos durante esses anos.

Aos membros da banca avaliadora, pela disponibilidade e contribuições feitas para melhoria deste trabalho.

Ao proprietário rural, Humberto Silva, pelo acolhimento, atenção, disponibilidade e cessão da área para realização da coleta de material, em Ouricuri-PE.

À professora Cláudia Ulisses, à equipe do Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas e Laboratório de Fisiologia e Cultivo *in vitro* de Plantas, e ao técnico Wellington Carneiro, pelo acolhimento e apoio durante a realização da pesquisa.

À professora Josabete Carvalho e ao aluno João Pedro da Silva, pelo acolhimento e disponibilidade para realização do experimento em Garanhuns-PE na UFRPE/UAG.

Aos que fazem parte da equipe do Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV) da UFRPE, Cibele Alves, Elaine Silva, Leonardo Modesto e Lucas Moura; e às amigas Fabiana Estigarribia, Jéssica Cunha e Alice Suntuana pela colaboração, amizade e apoio na realização deste trabalho.

A Cathylen Almeida e Évio Galindo, pela amizade, apoio, acolhimento e carinho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais (PPGCF) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), pela oportunidade concedida de fazer parte deste programa, e suporte disponibilizado para realização do doutorado; à Juliana Pereira, pela disponibilidade em sempre ajudar na secretaria do PPGCF e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa. Agradeço ainda aos professores do Departamento de Ciência Florestal da UFRPE pelos ensinamentos ao longo do curso.

A todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

**Minha gratidão.**

*“Minha vida é andar por esse país  
Pra ver se um dia descanso feliz  
Guardando as recordações  
Das terras onde passei  
Andando pelos sertões  
E dos amigos que lá deixei  
Chuva e sol  
Poeira e carvão  
Longe de casa  
Sigo o roteiro  
Mais uma estação  
E a alegria no coração”*

LUIZ GONZAGA

LIMA, AMANDA DE ARAUJO. **Sazonalidade e condições de estresse sobre o comportamento fisiológico de espécies lenhosas da Caatinga em ambiente natural e controlado.** 2019. Orientadora: Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira.

## RESUMO GERAL

A região do semiárido brasileiro é um ambiente com grande variabilidade climática sobretudo com relação a longos períodos de déficit hídrico. A baixa disponibilidade hídrica acarreta diferentes estratégias nas plantas, como a restrição do crescimento, mudanças fisiológicas, que a depender da espécie atingida, estado fenológico, duração e intensidade, afetam não somente no sistema radicular, como promove também a redução da produção da área foliar, aceleração da senescência e abscisão das folhas, acúmulo de solutos como carboidratos, aminoácidos (principalmente prolina) ou proteínas solúveis, que reduzem o potencial osmótico da célula. Além disso, redução na disponibilidade hídrica também pode levar o vegetal a um estresse oxidativo, devido ao aumento desordenado da formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Entender os mecanismos que promovem maior estabilidade de espécies em ambientes semiáridos como a Caatinga é fundamental para um uso sustentável dos recursos naturais. Com isso, o objetivo da pesquisa foi avaliar a sazonalidade do déficit hídrico na produção de solutos compatíveis e de enzimas oxidativas, em espécies da Caatinga, na região do Sertão do Araripe - Pernambuco. Foram realizadas coletas de amostras de matéria fresca da parte aérea das espécies *Myracrodruon urundeuva*, *Spondias tuberosa*, *Aspidosperma pyriforme*, *Cynophalla flexuosa*, *Neocalyptocalyx longifolium*, *Cnidioscolus bahianus*, *Anadenanthera colubrina*, *Poincianella pyramidalis*, *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Zizyphus joazeiro*, em uma área localizada no município de Ouricuri-PE, nos períodos seco e chuvoso, durante 2016, 2017 e 2018. Foram realizadas medições das características foliares, através de estimativas da área foliar, área foliar específica, massa foliar específica e razão área foliar, além de quantificado os teores de solutos orgânicos (aminoácidos solúveis totais, proteínas solúveis, carboidratos totais e prolina livre) e atividade de enzimas antioxidantes (ascorbato peroxidase, catalase e superóxido desmutase). Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. A área foliar apresentou grande variação entre as espécies, entre o período chuvoso e seco. Aroeira, canafístula e favela brava reduziram sua área foliar em 43%, 22% e 30%, respectivamente, durante o período seco. No período chuvoso, a catingueira apresentou o maior acúmulo de carboidrato, seguido pelo angico e icó. Porém no período seco, a canafístula, a catingueira, o feijão bravo, o juazeiro e o pereiro apresentaram redução do teor de carboidrato. Observa-se uma redução significativa do teor de proteína durante o período seco em todas as espécies, exceto na canafístula e no icó. Houve aumento nos teores de aminoácidos durante o período de seca em todas as espécies, exceto o icó, que não alterou teor de aminoácido. O aumento na atividade das enzimas antioxidativas, SOD, CAT e APX, nas espécies favela brava, icó, umbuzeiro, angico, canafístula, catingueira e pereiro, entre os períodos seco e chuvoso é uma eficiente estratégia de defesa antioxidativa para a eliminação de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs). A ocorrência de variações das características foliares, acúmulo de solutos e atividade das enzimas antioxidativas entre as espécies, indicam uma diversificação de estratégias na aquisição dos recursos disponíveis durante o período de seca no semiárido.

**Palavras-chave:** Estresse hídrico, estresse ambiental, estresse oxidativo, semiárido, solutos orgânicos.

LIMA, AMANDA DE ARAUJO. **Seasonality and stress conditions on the physio-chemical behavior of woody species of the Caatinga in a natural and controlled environment.** 2019. Advisor: Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira.

### GENERAL ABSTRACT

The Brazilian semi-arid region is an environment with great climatic variability, especially in relation to long periods of water deficit. The low water availability entails different plant strategies, such as growth restriction, physiological changes, depending on the species affected, phenological status, duration and intensity, affect not only the root system, but also the reduction of leaf area production, acceleration of senescence and leaf abscission, accumulation of solutes such as carbohydrates, amino acids (proline) or soluble proteins, which reduce the osmotic potential of the cell. In addition, reduction in water availability may also lead the plant to oxidative stress, due to the disordered increase in the formation of reactive oxygen species (ROS). Understanding the mechanisms that promote greater stability of species in semi-arid environments such as the Caatinga is fundamental for a sustainable use of natural resources. Therefore, the objective of the research was to evaluate the seasonality of the water deficit in the production of compatible solutes and oxidative enzymes in Caatinga species, in region Sertão do Araripe, Pernambuco. Samples of fresh matter were collected from the aerial part of the species *Myracrodruon urundeuva*, *Spondias tuberosa*, *Aspidosperma pyriformis*, *Cynophalla flexuosa*, *Neocalyptocalyx longifolium*, *Cnidocolus bahianus*, *Anadenanthera colubrina*, *Poincianella pyramidalis*, *Senna spectabilis* var. *excelsa* and *Zizyphus joazeiro* in an area located in the Ouricuri-PE, during the dry and rainy period, during 2016, 2017 and 2018. Measurements of leaf characteristics were carried out by means of estimates of leaf area, specific leaf area, (total soluble amino acids, soluble proteins, total carbohydrates and free proline) and activity of antioxidant enzymes (ascorbate peroxidase, catalase and superoxide desmutase). The data were submitted to analysis of variance and the means were compared by Tukey the 5% level of significance. The leaf area showed great variation among the species during the rainy and dry period. Aroeira, canafístula and favela brava reduced its leaf area in 43%, 22% and 30%, respectively, during the dry period. In the rainy season, the catingueira presented the largest accumulation of carbohydrate, followed by the angico and icó. However, in the dry period, canafístula, catingueira, feijão-bravo, juazeiro and pereiro presented a reduction in the carbohydrate content. A significant reduction in protein content during the dry period is observed in all species, except for the canafístula and icó. There was an increase in amino acid contents during the dry season in all species, except for icó, which did not alter amino acid content. The increase in the activity of the antioxidative enzymes, SOD, CAT and APX, in the favela brava, icó, umbuzeiro, angico, canafístula, catingueira and pereiro, between dry and rainy periods is an efficient antioxidative defense strategy for the elimination of Reactive Species of Oxygen (ROS). The occurrence of variations of foliar characteristics of solutes accumulation and activity of antioxidative enzymes among the species indicate a diversification of strategies in the acquisition of available resources during the period of drought in the semiárido.

**Keywords:** Water stress, environmental stress, oxidative stress, semiarid, organic solutes.

## LISTA DE FIGURAS - REVISÃO DE LITERATURA

<b>Figura 1.</b>	Respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse hídrico em plantas .....	24
------------------	---	----

### LISTA DE FIGURAS - CAPÍTULO I

<b>Figura 1.</b>	Detalhe do local de coleta de material vegetal em fragmento de Caatinga, no Sítio Abobreira, Ouricuri - Pernambuco.....	57
<b>Figura 2.</b>	Valores médios de precipitação pluviométrica e temperatura média ocorridas no período de 2016 a 2018 no município de Ouricuri, Pernambuco .....	58

### LISTA DE FIGURAS - CAPÍTULO II

<b>Figura 1.</b>	Localização da casa de vegetação da Unidade Acadêmica de Garanhuns, Universidade Federal Rural de Pernambuco, em Garanhuns -PE.....	82
<b>Figura 2.</b>	Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) em plantas de <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> e <i>Moringa oleifera</i> Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega.....	86
<b>Figura 3.</b>	Teor relativo de água (TRA) em plantas de <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> e <i>Moringa oleifera</i> Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega.....	87
<b>Figura 4.</b>	Trocas gasosas em plantas de <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> e <i>Moringa oleifera</i> Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega .....	88
<b>Figura 5.</b>	Teores de pigmentos fotossintetizantes em plantas de <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> e <i>Moringa oleifera</i> Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega .....	89
<b>Figura 6.</b>	Análise de crescimento em plantas de <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> e <i>Moringa oleifera</i> Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega.....	91
<b>Figura 7.</b>	Massa seca em plantas de <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> e <i>Moringa oleifera</i> Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega .....	91

## LISTA DE TABELAS - REVISÃO DE LITERATURA

<b>Tabela 1.</b>	Principais espécies reativas de oxigênio e seus locais de ação.....	33
<b>Tabela 2.</b>	Sistemas enzimáticos antioxidantes e sua ação biológica .....	35

## LISTA DE TABELAS - CAPÍTULO I

<b>Tabela 1.</b>	Caracterização química do solo da área do fragmento de Caatinga, no município de Ouricuri, Pernambuco .....	58
<b>Tabela 2.</b>	Espécies no fragmento de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco .....	59
<b>Tabela 3.</b>	Área foliar média (AFM) em dez espécies da Caatinga durante a estação chuvosa e seca, no período de 2018, no município de Ouricuri - PE.....	63
<b>Tabela 4.</b>	Área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE) em dez espécies da Caatinga durante a estação chuvosa e seca, no período de 2018, no município de Ouricuri - PE .....	64
<b>Tabela 5.</b>	Teores de carboidratos totais de dez espécies de Caatinga durante a estação chuvosa e seca, no período de 2016 e 2017, no município de Ouricuri - PE .....	65
<b>Tabela 6.</b>	Teores de proteínas solúveis de dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2016 e 2017.....	66
<b>Tabela 7.</b>	Teores de aminoácidos solúveis totais de dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2016 e 2017.....	67
<b>Tabela 8.</b>	Teores de prolina livre de dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2016 e 2017.....	68
<b>Tabela 9.</b>	Atividade da superóxido dismutase (SOD) em dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2018 .....	69
<b>Tabela 10.</b>	Atividade da catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) em dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2018 .....	70

## SUMÁRIO

Página

### LISTA DE TABELAS

### LISTA DE FIGURAS

<b>1. INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	14
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	16
2.1 Caatinga .....	16
2.2 Considerações sobre as espécies estudadas .....	17
2.2.1 Aroeira ( <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão.) .....	17
2.2.2 Umbuzeiro ( <i>Spondidas tuberosa</i> Arr. Cam.) .....	18
2.2.3 Pereiro ( <i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.).....	18
2.2.4 Feijão bravo ( <i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl) .....	19
2.2.5 Icó ( <i>Neocalyptocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Iltis) .....	19
2.2.6 Favela-brava ( <i>Cnidocolus bahianus</i> (Ule) Pax & K. Hoffm) .....	20
2.2.7 Angico ( <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan.) .....	20
2.2.8 Catingueira ( <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz) .....	21
2.2.9 Canafístula ( <i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby) .....	21
2.2.10 Juazeiro ( <i>Zizyphus joazeiro</i> Mart.) .....	22
2.2.11 Moringa ( <i>Moringa oleifera</i> Lam.) .....	22
2.3 Deficiência hídrica .....	23
2.4 Estratégias adaptativas das plantas ao estresse hídrico .....	25
2.4.1 Efeitos no desenvolvimento da planta .....	25
2.4.2 Alterações nas relações hídricas e trocas gasosas .....	27
2.4.3 Déficit hídrico e solutos orgânicos .....	30
2.5 Espécies Reativas de Oxigênio (ERO) .....	31
2.5.1 Sistema enzimático de defesa antioxidante .....	35
<b>3. REFERÊNCIAS</b> .....	37
<b>CAPÍTULO I. AVALIAÇÃO SAZONAL DE ESTRATEGIAS BIOQUÍMICAS E ESTRESSE OXIDATIVO EM ESPÉCIES EM ÁREA DE CAATINGA</b>	
RESUMO .....	53
ABSTRACT .....	54
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	55
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	57
2.1 Caracterização da área de estudo .....	57
2.2 Espécies florestais do fragmento .....	59
2.3 Medição da área foliar média .....	60
2.4 Análises bioquímicas .....	60
2.5 Análise Estatística .....	62
<b>3. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	63
<b>4. CONCLUSÕES</b> .....	72
<b>5. REFERÊNCIAS</b> .....	73

**CAPÍTULO II. RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS NO CRESCIMENTO INICIAL DE *Senna spectabilis* var. *excelsa* E *Moringa oleifera* Lam SUBMETIDAS A RESTRIÇÃO HÍDRICA**

RESUMO .....	78
ABSTRACT .....	79
1. INTRODUÇÃO .....	80
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	82
2.1 Caracterização da área de estudo .....	82
2.2 Análises de crescimento .....	83
2.3 Relações hídricas .....	84
2.4 Trocas gasosas .....	84
2.5 Teores de pigmentos fotossintetizantes .....	84
2.6 Análise Estatística .....	85
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	86
4. CONCLUSÕES .....	93
5. REFERÊNCIAS .....	94
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	97

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

A região do semiárido Nordestino compreende uma área de, aproximadamente, 900.000 km<sup>2</sup>, abrangendo os estados do Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e o norte de Minas Gerais (BRASIL, 2005).

O semiárido apresenta, como fator de destaque, o clima, responsável pela variação dos outros elementos que compõem as paisagens. Ao clima, estão adaptados a vegetação e os processos de formação do relevo, com predomínio de um processo sobre outro e de acordo com a época do ano, período seco ou chuvoso; os solos, em geral, pouco desenvolvidos em função das condições de escassez das chuvas, tornando os processos químicos mitigados (ARAÚJO, 2011). Segundo este autor, geralmente o balanço hídrico dessa região apresenta deficiência hídrica, pois o potencial de evapotranspiração é maior do que as precipitações.

A microrregião do Araripe em Pernambuco, encontra-se no semiárido brasileiro, é composta pelos municípios de Araripina, Bodocó, Exu, Granito, Ipubi, Moreilândia, Ouricuri, Santa Cruz, Santa Filomena e Trindade. O sertão do Araripe tem por característica chuvas sazonais, torrenciais e concentradas em um curto de tempo (APAC, 2018). Dessa forma, ao longo do ano, a vegetação da Caatinga responde as mudanças na precipitação pluviométrica com alterações drásticas na paisagem por meio da perda de folhas.

A Caatinga, cuja distribuição é restrita ao semiárido brasileiro, apresenta uma formação vegetal com características bem definidas para resistência a seca, com estrato herbáceo presente no período chuvoso, espécies que apresentam caducifolia durante o período seco e diferentes ajustes fisiológicos e anatômicos para capturar e armazenar o máximo de água durante a estação chuvosa (SANTOS et al., 2011; ALVAREZ et al., 2012).

Devido às variações climáticas ao longo do ano e distribuição irregular das chuvas, as plantas apresentam restrições no crescimento e, conseqüentemente, em sua produtividade. A intensidade desses efeitos afeta a fenologia e capacidade genética das plantas se adaptarem às mudanças ambientais (NEPOMUCENO et al., 2001).

Para suportar o déficit hídrico, diversas estratégias foram desenvolvidas pelas plantas, tais como, uma abertura estomática mínima, com a transpiração baixa, para assim poder assimilar uma quantidade suficiente de CO<sub>2</sub> que possa dar continuidade aos processos fotossintéticos, mesmo que reduzidos, o que ocasiona em uma maior e melhor eficiência do uso da água (MEDRANO et al., 2009). Além disso, as plantas tendem a reduzir a fotossíntese, diminuindo o conteúdo de amido da célula e aumentando os açúcares solúveis, que participam

da ativação das respostas das plantas frente à indisponibilidade hídrica, participando do ajustamento osmótico (PIMENTEL, 2005).

A maioria das plantas da Caatinga é caducifólia, com perda das folhas no período de seca, estratégia que reduz a área de transpiração através da perda das folhas ao longo da estação seca e mantém altas taxas fotossintéticas durante as chuvas (BARROS; SOARES, 2013).

Uma outra estratégia utilizada pelas plantas inclui a maior atividade de enzimas do sistema de defesa oxidativo, como superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT). O estresse oxidativo pode ocorrer devido ao fechamento estomático, o que resulta na limitação da fotossíntese, no entanto, este fechamento, não impede que os fótons sejam absorvidos pelos pigmentos localizados no complexo antena. Com isso, a energia proveniente da excitação das moléculas de clorofila que não foi utilizada na fotossíntese nem eliminada em forma de calor, provoca uma produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) (ASSADA, 1999). Estas ERO são altamente prejudiciais ao vegetal, uma vez que podem reagir com qualquer molécula da célula, tais como, proteínas, ácidos desoxirribonucléicos e peroxidação de lipídeos provocando uma desordem celular (SOARES; MACHADO, 2007).

Tendo em vista que o conhecimento da fisiologia e dos diferentes mecanismos de ajustes fisiológicos utilizados pelas espécies da Caatinga são importantes para compreender os mecanismos de defesa utilizados para sua adaptação e sobrevivência no semiárido, buscou-se avaliar os parâmetros bioquímicos e fisiológicos em espécies lenhosas em resposta às variações na disponibilidade de água durante o período chuvoso e seco em Caatinga.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Caatinga

A Caatinga, é o principal ecossistema do semiárido brasileiro, apresenta uma formação vegetal com características bem definidas para resistência à seca, com arbustos geralmente espinhosos (SANTOS et al., 2011). Estende-se por todos os estados da região Nordeste e norte de Minas Gerais, apresentando área total de aproximadamente 900.000 Km<sup>2</sup>, constitui um rico ambiente com grande diversidade de espécies e elevada incidência de endemismo (ANDRADE et al., 2005; ALBUQUERQUE et al., 2012). Em um levantamento florístico de todo o território brasileiro, a vegetação da Caatinga apresentou o total de 4.322 espécies de plantas com sementes, sendo 744 endêmicas, o que corresponde a 17,2% do total de táxons registrados (FORZZA et al., 2012).

Caracterizada pela irregularidade das chuvas, o semiárido apresenta ainda altas temperaturas, com um período curto de condições favoráveis para a reprodução das plantas (SANTOS et al., 2014). O ambiente da Caatinga possui um alto poder de resiliência, refletido pela ocorrência de chuvas, que mesmo em baixas intensidades, produzem uma rápida resposta na vegetação nativa, o que acontece devido às adaptações evolutivas que as espécies vegetais adquiriram ao longo do tempo, para sobreviver em um ambiente de condições tão adversas (SILVA et al., 2011). Em geral, as plantas da Caatinga exibem padrões fenológicos variados, abrangendo desde espécies totalmente caducifólias para espécies sempre verdes ou perenifólias, de porte médio a baixo, onde muitas espécies apresentam espinhos e algumas características xerofíticas, como por exemplo a favela-brava, juazeiro, icó e feijão bravo (LIMA; RODAL, 2010; SAMPAIO, 2010; ALBUQUERQUE et al., 2012).

A biodiversidade da Caatinga ampara diversas atividades econômicas voltadas para fins agrosilvopastoris e industriais, especialmente nos ramos farmacêutico, de cosméticos, químico e de alimentos que, se bem explorados, podem ser decisivos para o desenvolvimento da região e do país. A vegetação da Caatinga inclui espécies com alto potencial de uso como madeira, fornecendo cerca de 30% da matriz energética da região semiárida, além de produtos florestais não madeireiros, fundamentais na geração de renda da população (BESSA et al., 2017). Além disso, diversas comunidades rurais da Caatinga utilizam os recursos naturais no tratamento de doenças por meio do uso de plantas medicinais, através de conhecimentos empíricos sobre a vegetação local, que é repassado de geração para geração (CORDEIRO et al., 2017).

Apesar da sua importância socioambiental, e embora seja uma área prioritária para a conservação da biodiversidade, a degradação ambiental na Caatinga do Araripe é um retrato do que ocorre ao longo do semiárido, onde quase 50% da sua vegetação original foi desmatada, perdendo mais de 30% de sua área para a agricultura, abertura de estradas e retirada da madeira para lenha e carvão, e apenas cerca de 8% do território da Caatinga está protegido por Unidades de Conservação Federais (MARTINELLI; MORAES, 2013; BRASIL, 2018). O uso insustentável dos recursos naturais tem acelerado a alteração de processos ecológicos chave, perda de espécies endêmicas e desertificação ambiental, sendo necessário estudos e ações voltados para o conhecimento e conservação da Caatinga.

## **2.2 Considerações sobre as espécies estudadas**

Para estudo da sazonalidade e condições de estresse, foram selecionadas as espécies descritas a baixo em função da disponibilidade de material entre o período seco e chuva.

### **2.2.1 Aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão.)**

*Myracrodruon urundeuva* Allemão, pertencente à família Anacardiaceae, conhecida popularmente como aroeira ou aroeira-do-sertão, é uma espécie decídua, heliófita e seletiva xerófila, podendo chegar de 15 a 30 m de altura, conforme a sua região de ocorrência (LORENZI, 1998; ANDRADE et al., 2000). No Brasil, a aroeira está presente em diversas formações vegetais, sendo um importante componente da vegetação arbórea da Caatinga (RIBEIRO et al., 1983; GUEDES et al., 2011).

A aroeira se destaca por suas várias utilizações: na arborização urbana; na apicultura, funcionando como atrativa de polinizadores, favorecendo a polinização; na indústria civil, pois sua madeira destaca-se por ser praticamente imputrescível, muito durável e apresentar grande resistência a decompositores e intempéries; na indústria de curtume de couro, pois suas cascas são ricas em tanino (15%); na farmacologia e medicina popular, para o tratamento de hemorragias, doenças estomacais, infecções respiratórias e urinárias, além de também ter efeitos anti-inflamatório e cicatrizantes (ANDRADE et al., 2000; KILL et al., 2010; GUEDES et al., 2011; CORDEIRO; FÉLIX, 2014; CAMPOS FILHO; SARTORELLI, 2015). O óleo essencial é o principal responsável por vários benefícios desta planta, especialmente a ação antimicrobiana contra vários tipos de bactérias e fungos, e contra vírus encontrados em plantas,

bem como atividade repelente contra mosca doméstica (PEREIRA et al., 2014; DAIO et al., 2017).

Em decorrência da sua ampla utilização, a aroeira vem sofrendo um processo de exploração intensa, de forma predatória, causando a devastação de suas populações naturais, por esse motivo, a espécie foi incluída na lista oficial da flora brasileira ameaçada de extinção, na categoria vulnerável (NUNES et al., 2008; BRASIL, 2008). Em estudos voltados para a conservação da diversidade vegetal em regiões da Caatinga, a aroeira foi incluída no grupo de espécies com prioridade para a conservação local no Nordeste brasileiro (LUCENA et al., 2013).

### **2.2.2 Umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.)**

O umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.), também pertencente à família Anacardiaceae, é uma espécie xerófita, caducifólia, originária das zonas menos chuvosas da região Nordeste do Brasil e do norte do Estado de Minas Gerais, adaptada a períodos longos de seca devido aos xilopódios presentes no seu sistema radicular que possuem alta capacidade de armazenamento de água (LORENZI, 1998; NEVES et al., 2004; PAULA et al., 2007).

O extrativismo de seu fruto é bastante significativo na geração de emprego e renda para a população do Semiárido. Seus frutos são explorados comercialmente, para o consumo *in natura* ou industrial, para elaboração de suco, polpa congelada, sorvete, licores, geleia e/ou doces (CAVALCANTI et al., 2000; BORGES et al., 2011), podendo ser utilizados para suplementação alimentar de caprinos e ovinos (NASCIMENTO et al., 2016). Suas folhas e frutos também podem ser utilizadas na medicina popular, no tratamento de afecções da garganta, e o extrato das folhas possui atividade antimicrobiana contra bactérias associados à infecção endodôntica (ROCHA et al., 2013).

### **2.2.3 Pereiro (*Aspidosperma pyrifolium* Mart.)**

*Aspidosperma pyrifolium* Mart., da família Apocynaceae, conhecida popularmente como pereiro, pau-pereiro, pau-de-coaru, é uma espécie que ocorre em todos os estados da região Nordeste e norte de Minas Gerais, sendo considerada endêmica da Caatinga (MAIA, 2012).

O pereiro apresenta porte regular, podendo atingir até 8 m de altura, cuja sua madeira possui elevada importância por ser muito resistente a fungos xilófagos, com grande estabilidade

térmica, apresentando elevado potencial energético (PAES et al., 2009; CARNEIRO et al., 2013; SANTOS et al., 2013b). É bastante empregado na medicina tradicional por apresentar propriedades neuroprotetora, antioxidante e anti-inflamatória (NOGUEIRA et al., 2014; ARAUJO et al., 2018). Além disso, possui propriedades inseticidas (TRINDADE et al., 2008).

O pereiro também pode ser utilizado na recuperação de áreas degradadas, inclusive em matas ciliares, sendo uma das poucas espécies indicadas para a recuperação de áreas em processo de desertificação, por sua importância ecológica e adaptação às mais severas condições de seca e solos rasos ou pedregosos (SOUSA et al., 2014).

#### **2.2.4 Feijão bravo (*Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl)**

*Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl, pertencente à família Capparaceae, anteriormente conhecida como *Capparis flexuosa* L., é conhecida popularmente como feijão-bravo ou feijão de boi, é uma espécie de porte arbustivo-arbóreo, com altura de 2 - 5 m, folhas perenes e ampla distribuição no Brasil, ocorrendo em muitas regiões do Semiárido Nordeste, desde a Caatinga até floresta decidual (ALMEIDA NETO et al., 2009; ALMEIDA NETO et al., 2011; SOARES NETO; JARDIM, 2015).

Por manter-se verde durante todo o ano e apresentar grande palatabilidade, o feijão-bravo é uma das espécies com alto potencial para ser utilizada como forrageira na alimentação animal na região Semiárida (ALMEIDA NETO et al., 2011; SILVA et al., 2014). A espécie possui uso veterinário, sendo empregada para abrir o apetite do animal e baixar a febre, e a madeira é utilizada para o fornecimento de estacas e lenhas (ALMEIDA NETO et al., 2009; SILVA et al., 2014). Além disso, o feijão-bravo é indicado para a recuperação de solos altamente salinizados, além de ser uma planta ornamental (PACHECO et al., 2012).

#### **2.2.5 Icó (*Neocalyptrocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo & Iltis)**

*Neocalyptrocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo & Iltis (Capparaceae), conhecido como icó, incó ou icó-preto, é uma espécie exclusiva do nordeste do Brasil, em vegetações de Caatinga, além de Matas seca e úmida (LOIOLA; SOUZA, 2014). A espécie apresenta hábito arbustivo, podendo atingir até 5 m de altura, (SOARES NETO; JARDIM, 2015; SILVA; ABRÃO-OLIVEIRA, 2016).

O icó é bastante utilizada como forrageira para a alimentação de caprinos, podendo ser utilizado para consumo humano (LUCENA et al., 2012; SILVA; ABRÃO-OLIVEIRA, 2016).

Na medicina popular, a casca do caule é utilizada para combater tosses e coqueluches, e as raízes para uso abortivo (AGRA et al., 2007a; SILVA; ABRÃO-OLIVEIRA, 2016).

### **2.2.6 Favela-brava** (*Cnidoscolus bahianus* (Ule) Pax & K. Hoffm.)

A favela-brava (*Cnidoscolus bahianus* Pohl ex Baill), pertencente à família Euphorbiaceae, conhecida também como favela-de-galinha e favela-branca, é uma espécie endêmica da Caatinga, encontrada em diversos Estados, principalmente no nordeste brasileiro, destacando-se por sua resistência a intempéries climáticas e antrópicas e apresentando-se como uma opção para ser introduzida nas áreas em processo de desertificação e utilização em processos de reflorestamento de áreas degradadas (SÁTIRO; ROQUE, 2008; CAVALCANTI; BORA, 2010; MEDEIROS, 2013; OLIVEIRA et al., 2014).

A favela-brava é uma planta arbórea, podendo chegar a 7 m de altura, possui raízes tuberculares e ramos com tricomas urticantes aculeiformes (MELO; SALES, 2008; SOUZA et al., 2012). A favela-brava apresenta grande importância para o desenvolvimento da região do semiárido em virtude do seu potencial forrageiro e melífero, além de seus múltiplos usos, alta disseminação e completa adaptação as condições adversas dessa região (SILVA et al., 2010a; CAVALCANTI et al., 2011; MATOS et al., 2011). Na medicina popular, a casca e a entrecasca do caule possuem propriedades anti-inflamatória, antibiótica, cicatrizante, analgésica e diurética (MORAIS et al., 2016).

### **2.2.7 Angico** (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan.)

*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. (Fabaceae), comumente conhecida como angico, é uma espécie que se apresenta estabelecida em fragmentos de distintas fitofisionomias, ocorrendo em quase todas as regiões do Brasil (SANTOS et al., 2013a). O angico é uma espécie de porte arbóreo, perenifólia a semicaducifólia, com altura de 12-15 m, podendo atingir até 35 m de altura (OLIVEIRA et al., 2017).

O angico apresenta potencial para restauração de áreas degradadas, sendo classificada como secundária inicial na vegetação de recuperação (BISPO et al., 2017; NERY et al., 2018). Representa uma das principais leguminosas exploradas em propriedades rurais no interior do Nordeste brasileiro, com potencial para ser utilizada em consórcios com espécies de interesse econômico (MARTINOTTO et al., 2012; SILVA et al., 2012). Sua madeira é útil para

construção civil, obras hidráulicas, confecção de dormentes, tabuado, podendo ainda ser utilizada na arborização urbana (OLIVEIRA et al., 2017).

Possui grande importância na medicina popular pelas propriedades hemostática, adstringente, antinociceptivas, anti-inflamatória e antifúngico (SANTOS et al., 2013b; LIMA et al., 2014; MEDEIROS et al., 2017).

### **2.2.8 Catingueira (*Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz)**

Popularmente conhecida como catingueira, a *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz pertence à família Fabaceae, é uma espécie de porte arbustivo, podendo chegar a 12 m, endêmica da Caatinga com ampla distribuição no semiárido Nordestino (OLIVEIRA et al., 2014; MATIAS et al., 2017). Na estação seca, a catingueira, perde suas folhas para evitar a perda de água por evapotranspiração e, logo após iniciarem as primeiras chuvas, rebrotam e frutificam (OLIVEIRA et al., 2014).

Dentre as utilidades da catingueira, destacam-se o uso madeireiro, medicinal, para recuperação de áreas degradadas e alimentação para animais (MAIA, 2012). Possui propriedades anti-inflamatória, antinociceptiva, antioxidante, antimicrobiana e antibacteriana (SARAIVA et al., 2012; MORAES et al., 2013; OLIVEIRA et al., 2014).

A espécie é considerada como colonizadora de áreas antropizadas, podendo ocupar nichos mais inóspitos, proporcionando melhorias nas condições do solo que permitem a continuidade da sucessão na Caatinga (SANTANA et al., 2011; MAIA, 2012).

### **2.2.9 Canafístula (*Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby)**

*Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby (Fabaceae), conhecida como canafístula, canafístula de besouro e cássia-do-nordeste, possui porte médio, podendo atingir até 6 m de altura, sendo bastante empregada no paisagismo, devido à grande beleza das suas flores amarelas (SILVA et al., 2010b; SILVA et al., 2011).

Apresenta grande potencial para recomposição de áreas degradadas (SILVA et al., 2010b). Sua madeira é moderadamente pesada, mole, pouco compactada e durável, quando protegida, sendo empregada para caixotaria, lenha e carvão (SILVA et al., 2011). Importante recurso medicinal, a canafístula possui propriedades antimicrobiana, antiulcerogênica, anti-inflamatória e antioxidativa (JOTHY et al., 2012; SILVA et al., 2012; BAPTISTEL et al.,

2014). Além disso, o extrato de canafístula possui efeito no sistema nervoso central ligado a atividades depressoras e anticonvulsivas (SILVA et al., 2011).

#### **2.2.10 Juazeiro (*Zizyphus joazeiro* Mart.)**

Popularmente conhecido como juazeiro e juá, o *Zizyphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae) é uma espécie endêmica da Caatinga, largamente distribuída em toda região Nordeste (MELO et al., 2012). Caracteriza-se por ser de médio porte, podendo alcançar até 16 m de altura, copa grande e raízes pivotantes, que possibilitam a obtenção de água do subsolo, o que permite que a planta permaneça verde mesmo em períodos de longas secas (LORENZI; MATOS, 2002; DANTAS et al., 2014; SILVA et al., 2016).

Seus frutos, apresentam níveis consideráveis de vitamina C, são muito consumidos *in natura*, por humanos e animais, ou processados como doces e geleias; o suco do fruto é utilizado para tratar a pele acneica e para limpar e amaciar a pele do rosto (SILVA et al., 2016).

Possui madeira resistente, de considerável durabilidade e qualidade, sendo bastante utilizada para a construção de currais, cercas, em marcenaria e utilizado como lenha e carvão, além disso, suas cinzas são utilizadas como complemento na fabricação de sabão caseiro e industrial (DANTAS et al., 2014). As folhas e casca apresentam atividade antimicrobiana, sendo bastante utilizada na medicina tradicional (AGRA et al., 2007b; MELO et al., 2012; BRITO et al., 2015).

#### **2.2.11 Moringa (*Moringa oleifera* Lam.)**

A moringa (*Moringa oleifera* Lam.) é uma espécie arbórea pertencente à família Moringaceae, nativa da Índia, que apresenta diversas aplicabilidades, como utilização na alimentação, prevenção e tratamento de doenças, purificação de água e em indústrias de cosméticos (SILVA et al., 2017). Por ser uma espécie adaptada a diferentes ambientes, vem sendo apontada como alternativa para a região do semiárido, podendo ser uma opção de cultivo para geração de renda para a população.

### 2.3 Deficiência hídrica

As plantas estão expostas a diversos estresses bióticos e abióticos, que limitam vários processos metabólicos responsáveis pelo seu desenvolvimento (SILVA et al., 2010b; MARAGHNI et al., 2011). Os estresses abióticos, como seca, resultante da escassez de chuvas ou má distribuição ao longo dos meses, são comuns na região do Semiárido Nordeste.

Qualquer alteração significativa nas condições ótimas à vida pode ser definida como estresse, e seus efeitos podem induzir alterações em todos os níveis funcionais do organismo, podendo ser reversíveis ou permanentes, em função da severidade e tempo de exposição ao agente estressor e natureza do estresse (LARCHER, 2006).

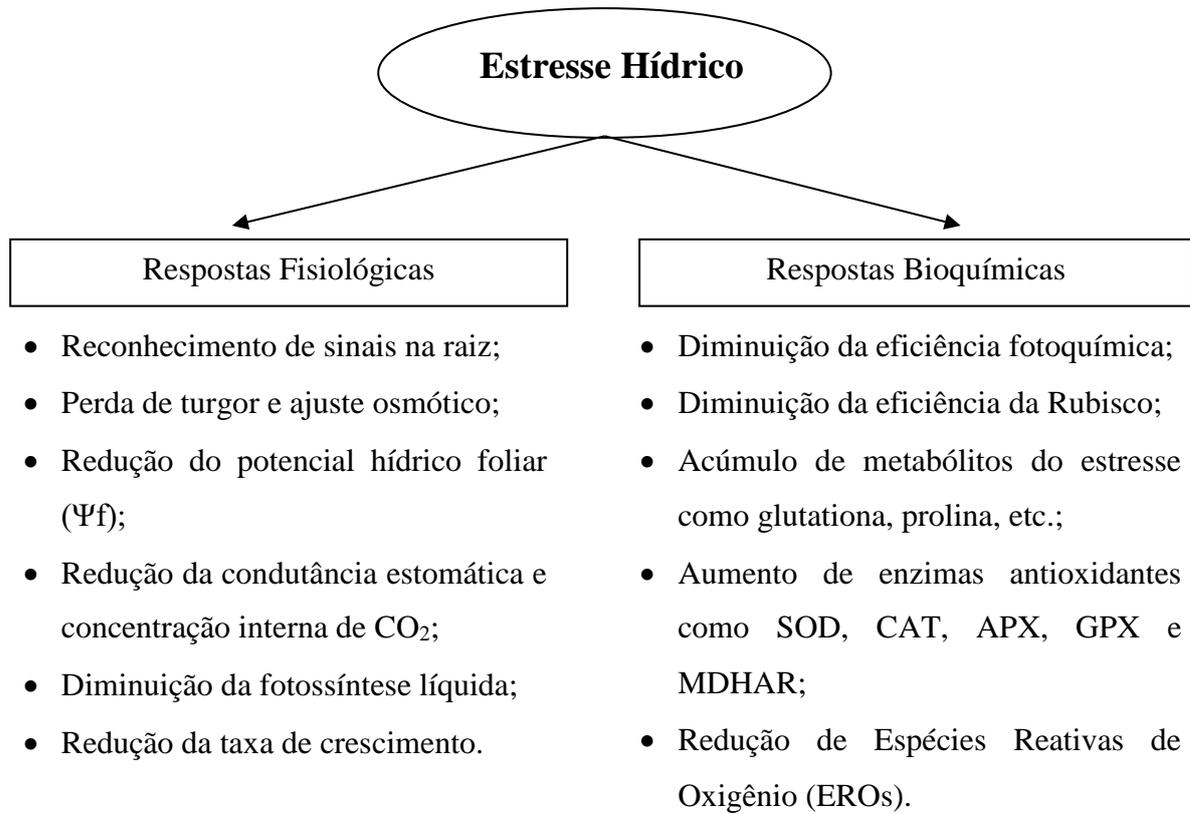
A seca, como um estresse abiótico, é de natureza multidimensional e afeta a plantas em vários níveis de organização, podendo ser definida como uma circunstância na qual a planta sofre redução no seu crescimento e produtividade devido à escassez de água no solo, ou a um grande déficit de umidade do ar (PASSIOURA, 1997).

A baixa disponibilidade hídrica é, atualmente, o principal fator ambiental que limita o crescimento e a produtividade de plantas. Após a percepção, podem ser observadas algumas respostas das plantas ao estresse hídrico (Figura 1), como perda da turgescência foliar, redução do potencial hídrico.

Além disso, a deficiência hídrica afeta também a abertura estomática, altera as trocas gasosas, reduz a transpiração foliar e a taxa fotossintética, devido a menor captação de CO<sub>2</sub> pelos estômatos (LISAR et al., 2012, MEDEIROS et al., 2013). O estresse hídrico também provoca alterações no status hídrico do vegetal, através da redução do potencial hídrico foliar e do teor relativo de água da planta (MANSUR; BARBOSA, 2000; BINKS et al., 2016). Além disso, podem ocorrer alterações nos teores de pigmentos fotossintéticos, como as clorofilas e os carotenóides (NOGUEIRA et al., 2005; MIBEI et al., 2017).

A limitação no desenvolvimento das plantas imposta pelo estresse ocorre principalmente devido à quebra no balanço de carbono, que é dependente das taxas de fotossíntese e respiração. Mais da metade do total de CO<sub>2</sub> assimilado é consumido no processo respiratório para manutenção e crescimento, porém, esse equilíbrio é perdido durante a falta de água (FLEXAS et al., 2006). Para Marengo e Lopes (2005) a taxa de crescimento de uma espécie é determinada não apenas pela capacidade de assimilação de carbono, mas por uma série de outros fatores como a taxa de respiração, a eficiência na translocação de assimilados e a superfície foliar da planta, que interagem de forma complexa, e cujo resultado final é o acúmulo de biomassa.

**Figura 1.** Respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse hídrico em plantas.



Fonte: Shao et al., 2008. (Adaptado)

De acordo com Ashraf (2010), o fechamento estomático afeta o crescimento da planta, uma vez que promove a redução das taxas fotossintéticas limitando a produção de fitomassa, em função da pouca oferta de  $\text{CO}_2$ . Ao perceber a redução do potencial de água do solo, a planta, gera um sinal para as folhas via ácido abscísico (ABA) pela corrente transpiratória, induzindo ao fechamento dos estômatos, de modo a reduzir a perda de água através da transpiração (SOUZA; BARBOSA, 2015). No entanto, ao mesmo tempo em que ocorre a redução da perda de água, também ocorre a redução na assimilação do  $\text{CO}_2$  atmosférico, causando redução nas taxas fotossintéticas, devido à menor disponibilidade de  $\text{CO}_2$  intercelular, e refletindo-se na “eficiência do uso da água” (EUA) pela planta, isto é, a quantidade de água gasta para assimilar uma certa quantidade de carbono (LISAR et al., 2012; SOUZA; BARBOSA, 2015).

O fechamento dos estômatos bloqueia o fluxo de  $\text{CO}_2$  para as folhas afetando o acúmulo de fotoassimilados, conseqüentemente, o crescimento das raízes será limitado pela quantidade de fotoassimilados translocados para suas regiões meristemáticas, onde as mesmas crescerão até que as suas necessidades se igualem à quantidade de fotoassimilados produzidos na parte aérea (TAIZ; ZEIGER, 2013).

O fechamento estomático é um dos primeiros mecanismos de defesa contra a deficiência hídrica, pois é um processo rápido e flexível em relação a outras alternativas, tais como mudanças no ciclo de vida, crescimento da raiz ou área foliar, nas quais são mais adequadas para uma adaptação a longo prazo, sendo, dessa forma considerado um dos mecanismos mais dinâmico para a manutenção da turgescência celular, permitindo a manutenção da abertura estomática e da fotossíntese sob condições de baixo potencial hídrico no solo (SILVA et al., 2010b).

A manutenção da expansão radicular e a diminuição na condutância estomática melhoram o desempenho de espécies cultivadas durante a seca, entretanto, nesses casos ocorre queda nas taxas fotossintéticas devido à menor captação de CO<sub>2</sub> pelos estômatos, e o crescimento das raízes requer energia que é desviada de tecidos fotossintéticos e reprodutivos. Além disso, com o prolongamento do estresse, esses mecanismos para evitar a perda de água não oferecem mais proteção contra os efeitos do baixo potencial hídrico (VERSLUES et al., 2006).

Algumas espécies florestais tendem a aumentar o crescimento das raízes após serem submetidas à deficiência hídrica. Em situações adversas, o crescimento radicular pode ser superior ao da parte aérea, principalmente em situações de seca, uma vez que as mesmas ampliam suas raízes para regiões mais profundas do solo à procura de água, aumentando a relação raiz/parte aérea (LARCHER, 2006). Tal característica proporciona uma maior capacidade das plantas em manter o potencial hídrico foliar elevado, mesmo sob deficiência hídrica, o que pode garantir a sobrevivência da planta (SILVA et al., 2010a; NASCIMENTO et al., 2011).

Algumas medidas funcionais são desencadeadas pelas plantas para sobreviverem em condições de estresse hídrico ocasionado pela seca, como modificações na anatomia e morfologia, incluindo aprofundamento do sistema radicular, diminuição no tamanho da folha, expansão caulinar e perda de folhas, e modificações fisiológicas (TROVÃO et al. (2007).

## **2.4 Estratégias adaptativas das plantas ao estresse hídrico**

### **2.4.1 Alterações no desenvolvimento da planta**

O estresse hídrico é frequentemente sentido pelas plantas, por longos ou curtos períodos. Contudo, as plantas possuem mecanismos adaptativos, em resposta ao estresse, capazes de

reduzir ou evitar possíveis danos, garantindo seu crescimento e/ou sobrevivência durante a escassez de água e sua posterior recuperação (ARVE et al., 2011).

Uma das respostas visíveis à deficiência hídrica é a restrição do alongamento celular e diferenciação celular, frequentemente relacionado à diminuição da turgência das folhas, o que ocasiona redução do desenvolvimento da área foliar (NOGUEIRA et al., 2005; SILVA et al., 2010a; MARAGHNI et al., 2011).

A folha é o órgão que mais responde de forma plástica à variabilidade de condições ambientais. Algumas espécies perdem, parcialmente ou totalmente, suas folhas durante os períodos de seca, e após as primeiras chuvas ocorre uma rápida recuperação da área foliar. Por essa razão, a regulação do crescimento da área foliar pode ser vista como uma aptidão de sobrevivência à seca, considerando-se importantíssima para a manutenção dos ciclos biogeoquímicos dos ecossistemas naturais (LARCHER, 2006).

As características foliares (área foliar, área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar) são importantes ferramentas para prever e/ou explicar a resposta das espécies às condições ambientais (WESTOBY et al. 2002; REICH et al. 2003). A área foliar está relacionada ao equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas da planta (CORNELISSEN et al., 2003). Aumento nos valores de área foliar sugerem uma maior exposição à luz, maior perda de água por evaporação e maior custo energético e nutricional (LAMBERS et al., 2008).

A área foliar específica está associada com o crescimento ou potencial relativo de taxas fotossintéticas, enquanto que o conteúdo de matéria seca foliar está associado com a dureza e a resistência aos riscos físicos (PÉREZ-HARQUINDEGUY et al., 2013). Estas características são fortes marcadores de estratégias de utilização de recursos pela planta (JUNG et al., 2010).

Em relação ao crescimento radicular, algumas espécies tendem a incrementar o crescimento das raízes após serem submetidas à restrição hídrica. Larcher (2006) afirma que, em situações adversas, o crescimento radicular pode ser superior ao da parte aérea, principalmente em situações de seca, uma vez que as mesmas ampliam suas raízes para regiões mais profundas do solo à procura de água, aumentando assim a Relação Raiz/Parte Aérea. Essa característica propicia uma maior capacidade das plantas em manter o potencial hídrico foliar elevado mesmo sob deficiência hídrica, o que pode garantir a sobrevivência da espécie (NOGUEIRA et al, 2005; SILVA et al., 2010a; NASCIMENTO et al., 2011).

## 2.4.2 Alterações nas relações hídricas e trocas gasosas

O potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) é uma característica da planta que influencia enormemente os processos fisiológicos, pois representa o potencial químico da água, ou seja, sua energia livre, cujos gradientes explicam os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera, de maneira que, variações no potencial hídrico da folha ( $\Psi_f$ ) podem afetar a assimilação do carbono da planta (BERGONCI et al., 2000; TAIZ; ZEIGER, 2013). À medida que o potencial hídrico decresce, a atividade fotossintética diminui, podendo este efeito estar relacionado à redução da condutância estomática e, ao aumento da temperatura das folhas (LARCHER, 2006). Se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte, o potencial hídrico da folha diminui, levando ao fechamento dos estômatos e redução da fotossíntese (COSTA; MARENCO, 2007).

A determinação do potencial hídrico é uma forma de entender o estado energético da água no interior da planta, cujo gradiente depende do fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera, constituindo a principal forma de se avaliar as relações hídricas de um vegetal (PIMENTEL, 2004). De acordo com Mansur e Barbosa (2000), o  $\Psi_f$  é diretamente influenciado pela disponibilidade de água no solo, ocorrendo um declínio quando o balanço hídrico das plantas torna-se negativo, o que promove a redução da turgescência celular, com consequente redução da quantidade de água existente no xilema (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Uma forma de avaliar a influência do estresse hídrico sobre as relações hídricas nos vegetais é a determinação do teor relativo de água (TRA), que consiste na medida da deficiência de água nas folhas em função do peso e da quantidade de água nos tecidos foliares, podendo ser utilizada como uma variável de avaliação do status hídrico, bem como do nível de estresse hídrico enfrentado pelo vegetal, pois expressa o déficit existente no momento da amostragem, sendo facilmente quantificado e extremamente confiável (NOGUEIRA et al., 2005; MARAGHNI et al., 2011).

O potencial hídrico foliar e o teor relativo de água na folha são as variáveis que melhor possibilitam saber de que forma se encontra o estado hídrico da planta. Trovão et al. (2007) estudaram os aspectos fisiológicos de algumas espécies da Caatinga e afirmaram que o potencial hídrico dessas espécies é bastante sensível à variação da quantidade de água no solo, uma vez que as espécies apresentaram aumento do potencial hídrico do período seco para o chuvoso, demonstrando sensibilidade à variação do teor de água no solo.

O potencial hídrico foliar é influenciado por fatores edafoclimáticos como o déficit de pressão de vapor (DPV), principal causa da elevação das taxas de transpiração e redução da

disponibilidade de água do solo por diminuir o  $\Psi_f$  (PIMENTEL, 2004). O DPV depende da umidade relativa do ar e da temperatura, e quando elevado pode diminuir a taxa fotossintética e aumentar a fotorrespiração devido ao efeito do DPV no controle do fechamento estomático, o que acarreta a diminuição da quantidade de carbono interno (SANTOS et al., 2014). Segundo Santos et al. (2015), em ecorregiões como Agreste e Sertão, devido às altas temperaturas e baixa umidade relativa do ar, o DPV mantém-se elevado durante quase todo o dia, sendo mais baixo no início da manhã e final da tarde.

Costa e Marengo (2007), estudando a correlação entre potencial hídrico e condutância estomática ( $g_s$ ) observaram que a baixa correlação entre fotossíntese ( $A$ ) e  $g_s$ , e entre  $g_s$  e  $\Psi_f$  está relacionada ao fato de que, tanto a fotossíntese como a condutância estomática são parâmetros da planta que respondem, simultaneamente, a um conjunto de fatores que interagem de forma coordenada e complexa. Para plantas de juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Mart.), Santos et al. (2014) atribuíram a queda da condutância estomática e da fotossíntese, ao longo do dia, ao aumento do DPV, uma vez que as plantas submetidas ao déficit hídrico além de terem redução na abertura estomática também reduzem o tempo em que os estômatos permanecem abertos.

A queda da condutância estomática ao longo do dia pode ser atribuída ao aumento do DPV, à diminuição do potencial hídrico da folha ou ao efeito combinado de ambos fatores, sem excluir o efeito da irradiância (COSTA; MARENCO, 2007). Com relação aos efeitos do  $\Psi_f$  e DPV, ainda não é claro se a condutância estomática é mais responsiva ao potencial hídrico da folha ou se a condutância estomática responde mais rapidamente à variação na umidade do ar (que determina o DPV) como um mecanismo de resposta antecipada, para evitar a perda excessiva de água (RASCHKE, 1979).

Valores elevados de concentração interna de  $CO_2$ , associado ao aumento na condutância estomática, indicam um acréscimo na eficiência instantânea de carboxilação, ocorrido em função da disponibilidade de ATP e NADPH, e do substrato para a rubisco (SILVA et al., 2015). Enquanto, a baixa concentração de  $CO_2$  e a alta irradiância estimulam diretamente abertura dos estômatos, a baixa umidade e a transpiração excessiva causam diminuição no potencial hídrico foliar, o que pode levar ao fechamento dos estômatos (HSIAO, 1973; MARENCO et al., 2006). Dessa forma, é esperado encontrar uma baixa correlação entre a taxa de fotossíntese ( $A$ ) e condutância estomática, em condições naturais de luminosidade e umidade do ar. Além disso, uma baixa correlação entre fotossíntese e condutância estomática pode indicar ausência de uniformidade na abertura dos estômatos na superfície da folha (manchas estomáticas).

O comportamento estomático determina a demanda transpirativa a que as folhas estão potencialmente sujeitas, controlando sua perda de água para o ambiente, na forma de vapor de

água (LIMA et al., 2010). Em situações de ótima disponibilidade hídrica (capacidade de campo), as plantas geralmente apresentam altas taxas transpiratórias de modo que, à medida que a água do solo se torna escassa, a planta começa a reduzir sua taxa transpiratória para reduzir a perda de água e economizar a disponível no solo (SILVA et al., 2015).

Assim como as relações hídricas, a transpiração também é diretamente proporcional ao DPV de água na atmosfera, e em alguns casos, atribui-se ao mesmo o controle do movimento estomático e a absorção de água (PIMENTEL, 2004). Além do DPV, a taxa de transpiração pode variar ao longo do dia, em função da quantidade de radiação absorvida pela folha, do fluxo de energia dissipada, assim como a dimensão da folha e velocidade do vento (ANGELOCCI, 2002).

De acordo com Taiz e Zeiger (2013), quando as plantas estão submetidas ao estresse por seca, as células-guardas percebem essa escassez hídrica no mesofilo, antes de ocorrer qualquer redução na turgência foliar, e os estômatos fecham, provavelmente, por influência do ácido abscísico (ABA). A redução na taxa de transpiração e condutância estomática pode ocorrer devido à redução do potencial da água na folha, o que ocasiona o fechamento dos estômatos, diminuindo a condutância estomática e conseqüentemente redução na transpiração (LIMA et al., 2007).

A perda de água para a atmosfera também pode ser estimada através da quantificação do movimento hídrico nas plantas, pela determinação do fluxo de seiva do xilema (ANGELOCCI, 2002). A relação entre a taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  pela fotossíntese (A) e a taxa de perda de água pela transpiração (E) pode ser expressa, numericamente, pela razão A/E resultando em um índice denominado “eficiência do uso da água” (EUA) (KRAMER; BOYER, 1995).

Com o fechamento estomático, a condutância é reduzida, afetando as taxas de fotossíntese líquida. Entretanto, no início do estabelecimento da deficiência hídrica, a eficiência instantânea do uso da água (A/E) pode ser incrementada, uma vez que o fechamento parcial dos estômatos vai afetar mais a saída de molécula de água que a quantidade de  $\text{CO}_2$  fixado (POMPELLI et al., 2010; SILVA et al., 2010b). No entanto, se os efeitos da seca persistirem a A/E vai diminuir drasticamente em função da baixa concentração de  $\text{CO}_2$  intracelular ( $C_i$ ) e da inibição do metabolismo foliar (AHMED, 2009; TURKAN, 2011).

De acordo com Silva et al. (2015), o incremento nos valores de  $C_i$  é acompanhado de acréscimos na  $g_s$ ; dessa forma, a limitação estomática seria o fator principal da limitação do desempenho fotossintético, uma vez que, quanto maior a abertura estomática, maior a difusão de  $\text{CO}_2$  para a câmara subestomática.

O fechamento estomático e a consequente redução do fluxo normal de CO<sub>2</sub> em direção ao sítio de carboxilação constituem um dos fatores responsáveis pela redução da fotossíntese, sendo a água responsável por ajudar na manutenção da turgidez das células-guarda, o que promove uma maior abertura estomática e, conseqüentemente, a entrada de CO<sub>2</sub> para a fotossíntese (BOSCO et al., 2009; SANTOS et al., 2015).

A água e o CO<sub>2</sub> são alguns dos fatores limitantes da fotossíntese, ressaltando-se que a maior resistência difusiva dos estômatos reduz a fotossíntese, principalmente pela restrição da condução gasosa da folha (SILVA et al., 2015). Como resistência à deficiência de água, as plantas produzem alterações metabólicas juntamente com características funcionais e estruturais, como rearranjos de aparelhos de fotossintetização (LISAR et al., 2012).

A redução na taxa de fotossíntese é um efeito usual do estresse hídrico nas plantas e sendo atribuído, principalmente, à limitação estomática e secundariamente ao comprometimento metabólico (LISAR et al., 2012). Campelo et al. (2015) verificaram que as reduções da taxa fotossintética podem ser explicadas, em grande parte, pelo fechamento estomático provocado pelo estresse hídrico. No entanto, segundo os autores, as reduções nas taxas de fotossíntese nem sempre foram acompanhadas de reduções na concentração interna de CO<sub>2</sub>, o que evidenciaria a existência de limitações estomáticas.

De acordo com Anjum et al. (2011), o estresse hídrico contribui para a degradação da clorofila, reduzindo os teores de pigmentos fotossintéticos. Para Nunes et al. (2017), o teor relativo de clorofila é reduzido quando as plantas estão submetidas ao déficit hídrico. A diminuição do teor relativo de clorofila observada em plantas estressadas, mesmo após o restabelecimento da irrigação, sugere que a seca causa não apenas danos substanciais aos pigmentos fotossintéticos, mas também levam à deterioração das membranas de tilacóides (ANJUM et al., 2011; KANNAN; KULANDAIVELU, 2011).

### **2.4.3 Déficit hídrico e solutos orgânicos**

Os solutos orgânicos são compostos que apresentam baixo peso molecular, não apresentam toxicidade em altas concentrações na célula, são altamente solúveis e não inibem as reações bioquímicas (LIU et al., 2011). Entre os principais compostos estão os carboidratos, as proteínas e os aminoácidos, que além da ação na osmoregulação, podem exercer funções eficazes em outros processos vitais em plantas sob estresses abióticos, como o aumento da eficiência fotossintética através da proteção de macromoléculas celulares, no armazenamento de nutrientes, na manutenção do pH celular, na desintoxicação celular e na minimização dos

efeitos de espécies reativas de oxigênio (ERO) (ASHRAF; HARRIS, 2004; DAWOOD, 2016; ROYCHOUDHURY; BANERJEE, 2016; SAMI et al., 2016).

Os carboidratos apresentam papel importante na fotossíntese e respiração, pois regulam a taxa de fixação de CO<sub>2</sub> e/ou a síntese ou hidrólise do amido, ambos no cloroplasto (GORAI, 2010). De acordo com Lisar et al. (2012), sob deficiência hídrica, parte dos carboidratos dispostos no citoplasma, são utilizados na ativação dos mecanismos de tolerância à seca, promovendo a hidrólise de amido (reserva), após o fechamento estomático e a inibição da fotossíntese, convertendo-o em açúcares solúveis para exportação às regiões de interesse. Além disso, os carboidratos desempenham importante papel no que diz respeito à proteção contra danos causados pelo déficit hídrico, atuando como sinalizadores metabólicos em respostas à alterações ambientais e impedindo danos celulares causados por ERO (CHAVES; OLIVEIRA, 2004; BARNABY et al., 2013).

O estresse hídrico tem um efeito profundo sobre o metabolismo da planta, e resulta em uma redução na síntese de proteínas. Após o fechamento estomático, dá-se início a proteólise, promovendo um aumento no conteúdo de aminoácidos livres, com consequente diminuição da concentração de proteínas, que possuem papel osmoprotetor (TURKAN, 2011). O processo de biossíntese de proteína é um dos primeiros eventos metabólicos paralisados após a percepção do estresse hídrico (NOGUEIRA et al., 2005; MARAGHNI et al., 2011). Com a elevação da proteólise, ocorre o incremento no conteúdo de aminoácidos livres, que também está atribuído à redução da sua oxidação e à diminuição da sua utilização para a produção de novas proteínas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Dentre os vários aminoácidos encontrados no vegetal, a prolina é mencionada como indicadora de sensibilidade ao estresse hídrico, sendo considerada uma variável fisiológica confiável para se avaliar os níveis de tolerância à seca de plantas, já que pode ser acumulada em plantas sujeitas a estresses osmóticos (KHAN et al., 2015). Além do papel na regulação osmótica, a prolina atua na proteção das membranas e proteínas, contra os efeitos nocivos das temperaturas extremas e elevadas concentrações de íons inorgânicos e por ser um aminoácido, serve como fonte de carbono e nitrogênio após sua degradação (TURKAN, 2011; KHAN et al., 2015).

## **2.5 Espécies Reativas de Oxigênio (ERO)**

O organismo possui um complexo sistema de proteção antioxidante, como mecanismo de defesa contra os radicais livres, que são formados constantemente no metabolismo celular

normal e em vários eventos patológicos e, quando em excesso, podem ocasionar a oxidação de moléculas biológicas (BARBOSA et al., 2010). O desequilíbrio entre a geração de compostos oxidativos e a capacidade de defesa antioxidante do organismo é denominado de estresse oxidativo (MACHADO et al., 2009). A oxidação é parte fundamental da vida aeróbica e do metabolismo celular, produzindo radicais livres de forma natural em vários compartimentos como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos (BARREIROS et al., 2006). Esses radicais livres, cujo elétron desemparelhado encontra-se centrado nos átomos de oxigênio, são denominados de espécies reativas de oxigênio (ERO), formadas a partir da redução parcial ou da excitação do oxigênio atmosférico, o que as torna reativas e com potencial para causar oxidação em moléculas e componentes celulares como proteínas, ácidos nucleicos e membranas (OLIVEIRA; SCHOFFEN, 2010; CAVERZAN et al., 2016).

A formação da ERO é normalmente referida como subproduto de reações redox, que se apresentam tanto como radicais livres, como na forma molecular de um não radical (KOVALCHUK, 2010; INUPAKUTIKA et al., 2016). O excesso destes compostos pode causar danos celulares e levar à disfunções metabólicas, resultando em um estresse secundário conhecido como estresse oxidativo, que ocorre como resultado do desequilíbrio entre o acúmulo de ERO e sua eliminação pela ação de sistemas de defesa antioxidante (DEMIDCHIK, 2015; CAVERZAN et al., 2016; INUPAKUTIKA et al., 2016).

As principais ERO distribuem-se em dois grupos, os radicalares: hidroxila ( $\text{HO}^\cdot$ ), superóxido ( $\text{O}_2^{\cdot-}$ ), peroxila ( $\text{ROO}^\cdot$ ) e alcoxila ( $\text{RO}^\cdot$ ); e os não-radicalares: oxigênio ( $\text{O}_2$ ), peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) e ácido hipocloroso ( $\text{HClO}$ ) (Tabela 1).

O radical hidroxila ( $\text{HO}^\cdot$ ) é considerado a mais oxidante dentre as ERO e mais reativa em sistemas biológicos, sendo o mais deletério ao organismo devido a sua meia-vida muito curta, onde dificilmente pode ser sequestrado *in vivo*, (FERREIRA; MATSUBARA, 1997; BARBOSA et al., 2014). Estes radicais frequentemente atacam as moléculas por abstração de hidrogênio e por adição a insaturações, causando danos ao DNA, RNA, às proteínas, lipídios e membranas celulares do núcleo e mitocondrial (BARREIROS et al., 2006). Alguns estudos sobre  $\text{HO}^\cdot$  evidenciam o papel regulatório no crescimento radicular e alongamento foliar, bem como no afrouxamento da parede celular, possivelmente decorrente da degradação de polissacarídeos, induzida pelo  $\text{HO}^\cdot$  (MYLONA; POLIDOROS, 2010; FAURE et al., 2012).

O radical superóxido ( $\text{O}_2^{\cdot-}$ ) ocorre em quase todas as células aeróbicas e apesar de ser considerado pouco reativo em soluções aquosas, tem sido observada lesão biológica secundária a sistemas geradores de  $\text{O}_2^{\cdot-}$  (FERREIRA; MATSUBARA, 1997). Reduções univalentes

subsequentes convertem o  $O_2$  em  $H_2O_2$  e  $H_2O$ , em um processo chamado de redução tetravalente do oxigênio (BARBOSA et al., 2014). Uma vez protonado, o  $O_2^{\cdot-}$  forma o radical peroxila ( $HO_2^{\cdot}$ ), uma ERO mais reativa que o próprio  $O_2^{\cdot-}$ , mas presente em pequenas proporções a pH fisiológico. A dismutação do  $O_2^{\cdot-}$  a  $H_2O_2$  é muito rápida e pode ocorrer tanto de forma espontânea como catalisada pela enzima superóxido dismutase (SOD) (BHATTACHARJEE, 2010). Segundo Locato et al. (2010), o  $O_2^{\cdot-}$  pode reduzir quinonas e metais de transição, como cobre e ferro, afetando a atividade de enzimas que contêm metal.

**Tabela 1.** Principais espécies reativas de oxigênio e seus locais de ação.

Espécies	Estrutura química	Descrição	Ocorrência	Ação
Radical superóxido	$O_2^{\cdot-}$	Radical mais potente na indução de dano celular	Aproximadamente em todas as células aeróbicas	Na maioria das reações atua como agente redutor
Radical hidroxila	$HO^{\cdot}$	Altamente reativo	Formado a partir da homólise da água	DNA, proteínas, carboidratos e lipídeos
Radical hidroperoxil	$HO_2^{\cdot}$	Protonado a partir do $O_2^{\cdot-}$	Através do peróxido de hidrogênio	Membranas Biológicas
Peróxido de hidrogênio	$H_2O_2$	Não é um radical livre, porque não possui elétrons desemparelhados na última camada Molécula de oxigênio excitada; não é um radical livre, porque não possui elétrons desemparelhados na última camada	Reações para produção de $HO^{\cdot}$	Proteínas e lipídios
Oxigênio singleto	$^1O_2$	Não é um radical livre, porque não possui elétrons desemparelhados na última camada	Produzidos pelos fagócitos, indução luminosa e reações catalisadas pelas peroxidases	Mutações no DNA

Fonte: Garcez et al. (2004); Oliveira e Schoffen (2010). (Adaptado)

A forma mais deletéria do oxigênio ao organismo é o oxigênio singleto ( $^1O_2$ ), pois é a causa ou o intermediário da toxicidade fotoinduzida do  $O_2$  em organismos vivos (BARREIROS et al., 2006). Apesar de ser menos reativo do que o radical  $OH^{\cdot}$ , o  $^1O_2$  é mais reativo do que o  $O_2^{\cdot-}$  e o  $H_2O_2$ , e foi considerado durante muitos anos como uma molécula altamente tóxica, com difusão muito limitada (BARBOSA et al., 2014). Triantaphylides e Havaux (2009) demonstraram que o  $^1O_2$  pode se difundir a distâncias significativas a partir do seu sítio de produção e que a peroxidação lipídica nos cloroplastos é decorrente da ação do  $^1O_2$ .

Apesar de não ser um radical livre, pela ausência de elétrons desemparelhados na última camada, o peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) é uma ERO moderadamente reativa frente às moléculas orgânicas, na ausência de metais de transição (FERREIRA; MATSUBARA, 1997; BARREIROS et al., 2006). Devido ao pequeno tamanho, exerce papel importante no estresse oxidativo por ser capaz de transpor as membranas celulares facilmente e migrar em compartimentos diferentes, difundindo os danos e atuando como um mensageiro da condição de estresse (BARBOSA et al., 2014).

### **2.5.1 Sistema enzimático de defesa antioxidante**

Sob estresse ambiental, o equilíbrio entre a produção de ERO e a atividade antioxidante é rompida a favor dos compostos oxidantes, ocorrendo danos oxidativos nas estruturas celulares (KIM; KWAK, 2010). Para se proteger contra os efeitos deletérios do estresse oxidativo, as plantas procuram manter baixos níveis de ERO, através da ativação dos sistemas de defesa antioxidante, que podem ser ou não de natureza enzimática (BHATTACHARJEE, 2010; KIM; KWAK, 2010).

O sistema celular de defesa antioxidante começa com uma cascata enzimática, envolvendo também componentes não enzimáticos, dentre os quais se destacam o ácido ascorbato (AsA), a glutathiona (GSH), o  $\beta$ -caroteno e o  $\alpha$ -tocoferol (vitamina E) (BARBOSA et al., 2014). Tais antioxidantes podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo a ocorrência de danos às células das plantas (SERKEDJIEVA, 2011). Porém, o equilíbrio entre a produção e a neutralização pode ser alterado, aumentando significativamente os níveis intracelulares de ERO, ocasionando o estresse oxidativo (APEL; HIRT, 2004).

O sistema de defesa enzimático inclui as enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) (Tabela 2). Essas enzimas atuam por meio de mecanismos de prevenção, impedindo e/ou controlando a formação de radicais livres e espécies não- radicais, envolvidos com a iniciação das reações em cadeia que culminam com propagação e amplificação do processo e, conseqüentemente, com a ocorrência de danos oxidativos (BARBOSA et al., 2010).

As superóxido dismutase (SODs) são enzimas importantes no combate as EROs, sendo consideradas a primeira linha de defesa e que catalisam a dismutação de dois radicais  $O_2^{\cdot-}$ , convertendo-o em oxigênio e peróxido de hidrogênio (BARBOSA et al., 2014; TALBI et al.,

2015). Uma vez que dismutam o  $O_2^-$ , agem indiretamente na redução do risco de formação do  $OH^\cdot$  a partir do  $O_2^-$  (DUBEY, 2011; DINAKAR et al., 2012).

**Tabela 2.** Sistemas enzimáticos antioxidantes e sua ação biológica nos vegetais.

<b>Enzima</b>	<b>Ação biológica</b>
Superóxido dismutase (SOD)	SOD-Cu/Zn (citoplasma), SOD-Mn (mitocôndria). Catalisa a conversão do radical superóxido ( $O_2^-$ ) em peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ )
Catalase (CAT)	Catalisa a conversão de $H_2O_2$ em $O_2$ e $H_2O$
Ascorbato peroxidase (APX)	Catalisa a redução do $H_2O_2$

Fonte: Oliveira e Schoffen (2010). (Adaptado)

A catalase (CAT) é uma das principais enzimas na eliminação do  $H_2O_2$  gerado durante a fotorrespiração e a  $\beta$ -oxidação dos ácidos graxos, pois converte duas moléculas de  $H_2O_2$  a  $H_2O$  e oxigênio molecular (DUBEY, 2011). A CAT atua nos peroxissomos e glioxissomos, podendo ser encontrada também em mitocôndrias (GILL; TUTEJA, 2010). A catalase e o ciclo do ascorbato-glutationa são importantes na eliminação do  $H_2O_2$  e, apesar de suas propriedades e requisitos serem diferentes, podem funcionar efetivamente em paralelo (BARBOSA et al., 2014). Devido a CAT operar sem agente redutor, ela fornece às plantas uma forma energeticamente eficiente para remoção do  $H_2O_2$  (SHARMA et al., 2012). A atividade da CAT é efetiva, principalmente, em altas concentrações de  $H_2O_2$  (mM), por isso são consideradas indispensáveis para a desintoxicação de EROs, principalmente em condições de estresse severo, quando os níveis de  $H_2O_2$  estão maiores (DUBEY, 2011).

A Ascorbato peroxidase (APX) pode ser encontrada no citosol, mitocôndrias, peroxissomos, cloroplastos (estroma e ligadas às membranas dos tilacoides) e parede celular (DABROWSKA et al., 2007). A APX exige o ácido ascórbico como redutor, e tem alta afinidade com o  $H_2O_2$ , permitindo a eliminação mesmo em baixas concentrações (LOCATO et al., 2010; SHARMA et al., 2012). Nos cloroplastos e mitocôndrias, a APX atua no ciclo ascorbato-glutationa, onde o  $H_2O_2$  formado pela ação da SOD é reduzido pelo ascorbato (LOCATO et al., 2010).

A regulação das enzimas do sistema antioxidante está relacionada com a tolerância a estresses abióticos, como a seca, e pode garantir a proteção contra estresse oxidativo estabilizando processos metabólicos, como a fotossíntese em várias espécies e variedades de plantas tolerantes (SIMOVA-STOILOVA et al., 2016).

O estresse hídrico pode levar o vegetal a um estresse oxidativo, devido ao aumento desordenado da formação de espécies reativas de oxigênio (ERO), que são subprodutos do metabolismo celular (RAO; CHAITANYA, 2016). A atividade da CAT é comumente induzida diante do estresse hídrico em diferentes espécies (HU et al., 2013). Dessa forma, o aumento da sua atividade sob balanço hídrico mais negativo previne e protege o tecido foliar contra um possível estresse oxidativo durante os períodos secos (MAFAKHERI et al., 2011). A APX e a CAT são as duas enzimas mais importantes dentre os componentes de desintoxicação do H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (BHATT; TRIPATHI, 2011).

Alguns estudos demonstram ocorrer mudanças nas atividades das enzimas antioxidantes de plantas em resposta à seca, altas temperaturas e salinidade, sugerindo que o aumento dessas atividades possa estar relacionado à tolerância a esses estresses (REIS, 2012; SILVA, 2013).

### 3. REFERÊNCIAS

- AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA (APAC). **Meteorologia**. Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/meteorologia/>>. Acesso em: 02 abr. 2018.
- AGRA, M. F.; BARACHO, G. S.; BASÍLIO, I. J. D.; NURIT, K.; COELHO, V. P.; BARBOSA, D. A. Sinopse da flora medicinal do Cariri paraibano. **Oecologia brasiliensis**, v. 11, n. 3, p. 323-330, 2007b.
- AGRA, M. F.; FREITAS, P. F.; BARBOSA FILHO, J. M. Synopsis of the plants known as medicinal and poisonous in Northeast of Brazil. **Revista Brasileira Farmacognosia**, v. 17, n. 1, p. 114-140, 2007a.
- AHMED, C. B.; BEN ROUINA, B.; SENSOY, S.; BOUKHRIS, M.; BEM ABDALLAH, F. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, p. 345-352, 2009.
- ALBUQUERQUE, U. P.; ARAUJO, E. L.; EL-DEIR, A. C. A.; LIMA, A. L. A.; SOUTO, A.; BEZERRA, B. M.; FERRAZ, E. M. N.; FREIRE, E. M. X.; SAMPAIO, E. V. S. B.; LASCASAS, F. M. G.; MOURA, G. J. B.; PEREIRA, G. A.; MELO, J. G.; RAMOS, M. A.; RODAL, M. J. N.; SCHIEL, N.; LYRA-NEVES, R. M.; ALVES, R. R. N AZEVEDO-JÚNIOR, S. M.; TELINO JÚNIOR, W. R.; SEVERI, W. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. **The Scientific World Journal**, 2012.
- ALMEIDA NETO, J. X.; ANDRADE, A. P.; LACERDA, A. V.; FÉLIX, L. P.; BRUNO, R. L. A. Composição florística, estrutura e análise populacional do feijão-bravo (*Capparis flexuosa* L.) no Semiárido paraibano, Brasil. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 4, p. 187-194, 2009.
- ALMEIDA NETO, J. X.; ANDRADE, A. P.; LACERDA, A. V.; FÉLIX, L. P.; SILVA, D. S. Crescimento e bromatologia do feijão-bravo (*Capparis flexuosa* L.) em área de Caatinga no Curimataú paraibano, Brasil. **Revista Ciência Agronômica**, v. 42, n. 2, p. 488-494, 2011.
- ALMEIDA, S. P.; PROENÇA, C. E. B.; SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F. **Cerrado: espécies vegetais úteis**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 1998. 188p.
- ALVAREZ, I. A.; OLIVEIRA, U. R.; MATTOS, P. P.; BRAZ, E. M.; CANETTI, A. **Arborização urbana no semiárido: espécies potenciais da Caatinga**. Colombo: Embrapa Florestas, 2012.
- ANDRADE, L. A.; PEREIRA, I. M.; LEITE, U. T.; BARBOSA, M. R. V. Análise da cobertura de duas fisionomias de caatinga com diferentes históricos de uso, no município de São João do Cariri, estado da Paraíba. **Cerne**, v. 11, n. 3, p. 253-262, 2005.
- ANDRADE, M. W.; LUZ, J. M. Q.; LACERDA, A. S.; MELO, P. R. A. Micropropagação da aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Fr. All.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 24, n. 1, p. 174-180, 2000.
- ANGELOCCI, L. R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: Introdução ao tratamento biofísico**. Editado pelo autor, Piracicaba. 2002.

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**, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373-399, 2004.

ARAÚJO, D. P.; NOGUEIRA, P. C. N.; SANTOS, A. D. C.; COSTA, R. O.; LUCENA, J. D.; GADELHA-FILHO, C. V. J.; LIMA, F. A. V.; NEVES, K. R. T.; LEAL, L. K. A. M.; SILVEIRA, E. R.; VIANA, G. S. B. *Aspidosperma pyrifolium* Mart: neuroprotective, antioxidant and anti-inflammatory effects in a Parkinson's disease model in rats. **Journal Pharmacy and Pharmacology**, v. 70, n. 6, p. 787-796, 2018.

ARAÚJO, S. M. S. A Região Semiárida do Nordeste do Brasil: Questões ambientais e possibilidades de uso sustentável dos recursos. **Revista Rios Eletrônica**, n. 5, p. 89-98, 2011.

ARVE, L.E.; TORRE, S.; OLSEN, J.E.; TANINO, K.K. Stomatal responses to drought stress and air humidity. In: SHANKER, A.K.; VENKATESWARLU, B (ed.). **Abiotic stress in plants - mechanisms and adaptations**. Rijeka: In Tech, p. 267-280, 2011.

ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: some recent advances. **Biotechnology Advances**, v. 28, p. 169-183, 2010.

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. **Plant Science**, n. 1, v. 6, p. 3-16, 2004.

ASSADA K. The water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 601-639, 1999.

BARREIROS, A. L. B. S.; DAVID, J. M.; DAVID, J. P. Estresse oxidativo: relação entre gerações de espécies reativas e defesa do organismo. **Química Nova**, v. 29, n. 1, p. 113-123, 2006.

BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 44, n. 1, p. 192-198, 2013.

BERGONCI, J.I.; BERGAMASCHI, H.; BERLATO, M.A.; SANTOS, A.O. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.8, p.1531-1540, 2000.

BESSA, M. C.; LACERDA, C. F.; AMORIM, A. V.; BEZERRA, A. M. E.; LIMA, A. D. Mechanisms of salt tolerance in seedlings of six woody native species of the Brazilian semi-arid. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 48, n. 1, p. 157-165, 2017.

BHATT, I.; TRIPATHI, B.N. Plant peroxiredoxins: catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives. **Biotechnology Advances**, v. 29, n. 6, p. 850-859, 2011.

BHATTACHARJEE, S. Sites of generation and physicochemical basis of formation of reactive oxygen species in plant cell. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: **Science Publishers**, p. 1-30, 2010.

BINKS, O.; MEIR, P.; ROWLAND, L.; COSTA, A. C. L.; VASCONCELOS, S. S.; OLIVEIRA, A. A. R.; FERREIRA, L.; CHRISTOFFERSEN, B.; NARDINI, A.; MENCUCCINI, M. Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. **New Phytologist**, v. 211, p. 477-488, 2016.

BISPO, J. S.; COSTA, D. C. C.; GOMES, S. E. V.; OLIVEIRA, G. M.; MATIAS, J. R.; RIBEIRO, R. C.; DANTAS, B. F. Size and vigor of *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan seeds harvested in Caatinga areas. **Journal of Seed Science**, v. 39, n. 4, p. 363-373, 2017.

BORGES, S. V.; MARTINS, M. L. A.; MESQUITA, K. S.; QUEIROZ, F.; CAVALCANTI, N. B. Efeito de aditivos sobre a cor durante o armazenamento de doces de umbu (*Spondias tuberosa* Arr. Câmara) verde e maduro. **Alimentos e Nutrição**, v. 22, n. 2, p. 307-313, 2011.

BOSCO, M. R. O.; OLIVEIRA, A. B.; HERNANDEZ, F. F. F.; LACERDA, C. F. Efeito do NaCl sobre o crescimento, fotossíntese e relações hídricas de plantas de berinjela. **Revista Ceres**, v. 56, p. 296-302, 2009.

BRASIL. **Código Florestal Brasileiro**: Lei 12.651/12. Disponível em: <<http://www.jusbrasil.com.br/legislação/1032082/lei-12651-12>>. Acesso: 06 set. 2018.

BRASIL. Ministério da Integração Nacional. **Nova delimitação do Semiárido brasileiro**. Brasília, DF, 2005. 32 p.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Instrução normativa n.6, de 23 de setembro de 2008**. Reconhece espécies da flora ameaçada de extinção. Diário Oficial da União, Brasília, DF, 24 set. 2008.

BRITO, S. M. O.; COUTINHO, H. D. M.; TALVANI, A.; CORONEL, C.; BARBOSA, A. G. R.; VEJA, C.; FIGUEREDO, F. G.; TINTINO, S. R.; LIMA, L. F.; BOLIGON, A. A.; LATHAYDE, M.; MENEZES, I. R. A. Analysis of bioactivities and chemical composition of *Ziziphus joazeiro* Mart. using HPLC–DAD. **Food Chemistry**, v. 186, n. 1, p. 185-191, 2015.

CAMPELO, D. H.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; CORREIA, D.; BEZERRA, A. M. E.; ARAÚJO, J. D. M.; NEVES, A. A. L. R. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, v.39, n.5, p.973-983, 2015.

CAMPOS FILHO, E. M.; SARTORELLI, P. A. R. **Guia de árvores com valor econômico**. Agroicone, São Paulo, p. 57, 2015.

CANDIDO, L. P.; CAVALCANTI, M. T.; BESERRA, E. B. Bioactivity of plant extracts on the larval and pupal stages of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae). **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 46, n. 4, 2013.

CARNEIRO, A. C. O.; SANTOS, R. C.; CASTRO, R. V. O.; CASTRO, A. F. N. M.; PIMENTA, A. S.; PINTO, E. M.; ALVES, I. C. N. Estudo da decomposição térmica da madeira

de oito espécies da região do Seridó, Rio Grande do Norte. **Revista Árvore**, v. 37, n. 6, p.1153-1163, 2013.

CAVALCANTI, M. T.; BORA, P. S. Análise das proteínas e estudo reológico dos isolados proteicos das amêndoas da faveleira (*Cnidoscolus phyllacanthus* (Mart.) Pax. et K. Hoffm.) com e sem espinhos. **Revista Instituto Adolfo Lutz**, v. 69, n. 2, p.243-51, 2010.

CAVALCANTI, M. T.; SILVEIRA, D. C.; FLORENCIO, I. M.; FLORENTINO, E. R.; MARACAJÁ, P. B. Características físico-químicas do óleo das sementes da faveleira (*Cnidoscolus phyllacanthus* (Mart.) Pax et K. Hoffm.) com e sem espinho. **Revista Verde**, v. 6, n. 1, p. 05-07, 2011.

CAVALCANTI, N. B., RESENDE, G. M.; BRITO, L. T. L. Processamento do fruto do imbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 24, p. 252-259, 2000.

CAVERZAN, A.; CASASSOLA, A.; BRAMMER, S. P. Reactive Oxygen Species and antioxidant enzymes involved in plant tolerance to stress. In: Arun Shanker (Ed.). **Abiotic and biotic Stress in Plants - Recent Advances and Future Perspectives**, InTech, p. 463-480, 2016.

CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 407, 2004.

CORDEIRO, J. M. P.; FÉLIX, L. P. Conhecimento botânico medicinal sobre espécies vegetais nativas da caatinga e plantas espontâneas no agreste da Paraíba, Brasil. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 16, n. 3, p. 685-692, 2014.

CORDEIRO, M. C.; BOTREL, R. T.; HOLANDA, A. C. Levantamento etnobotânico de espécies arbóreas no assentamento Tabuleiro Grande, Apodi, Rio Grande do Norte. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 12, n. 1, p.122-131, 2017.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S. M.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

COSTA, G. F., MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v.37, n.2, p.229-234, 2007.

DABROWSKA, G. KATA, A.; GOC, A.; SZECHYŃSKA-HEBDA, M.; SKRZYPEK, E. Characteristics of the plant ascorbate peroxidase family. **Acta Biologica Cracoviensia**, v. 49, n. 1, p. 7-17, 2007.

DAIO, E. C. S.; SOUZA, A. S.; COELHO, M. F. B.; AMORIM, A. V. Use of medicinal plants in piroás and barra nova, Redenção, Ceará, Brazil. **Journal os Global Biosciences**, v. 6, n. 2, p. 4758-4762, 2017.

DANTAS, F. C. P.; TAVARES, M. L. R.; TARGINO, M. S.; COSTA, A. P.; DANTAS, F. O. *Ziziphus joazeiro* Mart. - Rhamnaceae: características biogeoquímicas e importância no bioma Caatinga. **Revista Principia**, n. 25, p.51-57, 2014.

DAWOOD, M. G. Influence of osmoregulators on plant tolerance to water stress. **Scientia Agriculturae**, v. 13, n. 1, p. 42-58, 2016.

DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 212-228, 2015.

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense. **Plant Science**, v. 182, p. 29-41, 2012.

DUBEY, R.S. Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: **Science Publishers**, p.178-203, 2011.

FAURE, A. M.; ANDERSEN, M. L.; NYSTRÖM, L. Ascorbic acid induced degradation of betaglucan: Hydroxyl radicals as intermediates studied by spin trapping and electron spin resonance spectroscopy. **Carbohydrate Polymers**, v. 87, p. 2160-2168, 2012.

FERREIRA, A. L. A.; MATSUBARA, L. S. Radicais livres: conceitos, doenças relacionadas, sistema de defesa e estresse oxidativo. **Revista de Associação Médica Brasileira**, v. 43, n. 1, p. 61-68, 1997.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBO, M.; BOTA, J.; GALMES, J.; HENKLE, M.; MARTINEZ-CANELLAS, S.; MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO<sub>2</sub> concentration. **New Phytologist**, v.172, p.73-82, 2006.

FORZZA, R. C.; BAUMGRATZ, J. F. A.; BICUDO, C. E. M.; CANHOS, D. A. L.; CARVALHO JR., A. A.; COELHO, M. A. N.; COSTA, A. F.; COSTA, D. P.; HOPKINS, M. G.; LEITMAN, P. M.; LOHMANN, L. G.; LUGHADHA, E. N.; MAIA, L. C.; MARTINELLI, G.; MENEZES, M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L.; PIRANI, J. R.; PRADO, J.; QUEIROZ, L. P.; SOUZA, S.; SOUZA, V. C.; STEHMANN, J. R.; SYLVESTRE, L. S.; WALTER, B. M. T.; ZAPPI, D. C. New Brazilian Floristic List Highlights Conservation Challenges. **BioScience**, v. 62, n. 1, p. 39-45, 2012.

GARCEZ, M.; BORDIN, D.; PERES, W.; SALVADOR, M. Radicais livres e espécies reativas. In: SALVADOR, M.; HENRIQUE, J. A. P. Radicais livres e a resposta celular ao estresse oxidativo. **Ulbra**, p. 13-33, 2004.

GIL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 909-930, 2010.

GORAI, M., MARAGHNI, M.; NEFFATI, M. The relationship between phenological traits and water potential patterns of the wild jujube *Ziziphus lotus* in southern Tunisia. **Plant Ecology & Diversity**, v. 3, p. 273-280, 2010.

GUEDES, R. S.; ALVES, E. U.; GONÇALVES, E. P.; COLARES, P. N. Q.; MEDEIROS, M. S.; VIANA, J. S. Germinação e vigor de sementes de *Myracrodruon urundeuva* Allemão em diferentes substratos e temperaturas. **Revista Árvore**, v. 35, n. 5, p. 975-982, 2011.

HSIAO, T. C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.24, p.519-570, 1973.

HU, W.; HUANG, C.; DENG, X.; ZHOU, S.; CHEN, L.; LI, Y.; WANG, C.; MA, Z.; YUAN, Q.; WANG, Y.; CAI, R.; LIANG, X.; YANG, G.; HE, G. TaASR1, a transcription factor gene in wheat, confers drought stress tolerance in transgenic tobacco. **Plant Cell Environ**, v. 36, n. 8, p.1449-1464, 2013.

INUPAKUTIKA, M. A.; SENGUPTA, S.; DEVIREDDY, A. R.; AZAD, R. K.; MITTLER, R. The evolution of reactive oxygen species metabolism. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 21, p. 5933-5943, 2016.

JOTHY, S. L.; TOREY, A.; DARAH, I.; CHOONG, Y. S.; SARAVANAN, D.; CHEN, Y.; LATHA, L. I.; DEIVANAI, S.; SASIDHARAN, S. Cassia spectabilis (DC) Irwin et Barn: uma erva tradicional promissora na melhoria da saúde. **Molecules**, v. 17, n. 9, p. 10292-10305, 2012.

JUNG, V.; VIOLLE, C.; MONDY, C.; HOFFMANN, L.; MULLER, S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. **Journal Ecology**, v.98, p.1134-1140, 2010.

KANNAN, N. D.; KULANDAIVELU, G. Drought induced changes in physiological, biochemical and phytochemical properties os *Withania somnifera* Dun. **Journal of Medicinal Plants Research**, v.5, p.3929-3935, 2011.

KHAN, M.S.; AHMAD, D.; KHAN, M.A. Utilization of genes encoding osmoprotectants in transgenic plants for enhanced abiotic stress tolerance. **Electronic Journal of Biotechnology**, v. 18, p. 257-266, 2015.

KIILL, L. H. P.; MARTINS, C. T. V. D.; SILVA, P. P. Biologia reprodutiva de duas espécies de Anacardiaceae da caatinga ameaçadas de extinção. In: ALBUQUERQUE, U.P.; MOURA, E.L.; ARAÚJO, E.L. (Org.). **Biodiversidade, potencial econômico e processos ecológicos em ecossistemas nordestinos**. Bauru, Canal6, v. p. 337-364, 2010.

KIM, Y.H.; KWAK, S.S. The role of antioxidant enzymes during leaf development. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, p.129-150, 2010.

KOVALCHUK, I. Multiple roles of radicals in plants. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: **Science Publishers**, p.31-44, 2010.

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

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.; PONS, T. L. **Plant physiological Ecology**. 2 ed. 605p, 2008.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos, São Paulo. Editora Rima, 2006, 531p.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, p.1363-1373, 2010.

LIMA, A. P.; LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; ALMEIDA, C. M.; GOUVÊA, D. D. S.; MARQUES, L. C.; CUNHA, R. L. M.; COSTA, R. C. L. Transpiração e condutância estomática em folhas de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King R.A) submetidas ao estresse hídrico e à reidratação. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, supl. 2, p. 933-935, 2007.

LIMA, M. A.; BEZERRA, M. A.; GOMES FILHO, E.; PINTO, C. M.; ENÉAS FILHO, J. Trocas gasosas em folhas de sol e sombreadas de cajueiro anão em diferentes regimes hídricos. **Revista Ciência Agronômica**, v.41, p.654-663, 2010.

LIMA, R. F.; ALVES, E. P.; ROSALEN, P. L.; RUTZ, A. L. T. G.; DUARTE, M. C. T.; GÓES, V. F. F.; MEDEIROS, A. C. D.; PEREIRA, J. V.; GODOY, G. P.; BRITO, E. M. M. Antimicrobial and Antiproliferative Potential of *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. **Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine**, p. 1-7, 2014.

LISAR, S. Y. S.; MOTAFAKKERAZAD, R.; HOSSAIN, M. M.; RAHMAN, I. M. M. **Water stress in plants: Causes, effects and responses**, Water Stress, Prof. Ismail Md. Mofizur Rahman (Ed.), InTech, 2012.

LIU, C., LIU, Y., GUO, K., FAN, D., LI, G., ZHENG, Y., YU, L. AND YANG, R. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 174-183, 2011.

LOCATO, V.; PINTO, M. C.; PORADISO, A.; GARA, L. Reactive oxygen species and ascorbate glutathione interplay in signaling and stress responses. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, p.45-64, 2010.

LOIOLA, M. I. B.; SOUZA, S. S. G. Ampliando o conhecimento sobre a flora fanerogâmica do Ceará. **Boletim do Museu Biológico Mello Leitão**, n. 36, p.137-148, 2014.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 2ª edição. Nova Odessa, SP: Editora Plantarum, 1998.

LORENZI, H.; MATOS, F. J. A. Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas. Nova Odessa - SP: Ed. Plantarum, p. 238-241, 2002.

LUCENA, C. M.; LUCENA, R. F. P.; COSTA, G. M.; CARVALHO, T. K. N.; COTA, G. G. S.; ALVES, R. R. N.; PEREIRA, D. D.; RIBEIRO, J. E. S.; ALVES, C. A. B.; QUIRINO, Z. G. M.; NUNES, E. N. Use and knowledge of Cactaceae in northeastern Brazil. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 9, n. 62, 2013.

LUCENA, R. F. P.; SOARES, T. C.; C. VASCONCELOS NETO, F. A.; CARVALHO, T. K. N.; LUCENA, C. M.; ALVES, R. R. N. Uso de recursos vegetais da Caatinga em uma comunidade rural no Curimataú Paraibano (Nordeste do Brasil). **Polibotânica**, n. 34, p. 237-258, 2012.

MACHADO, L. P.; KOHAYAGAWA, A.; SAITO, M. E.; SILVEIRA, V.F. da; YONEZAWA, L. A. Lesão oxidativa eritrocitária e mecanismos antioxidantes de interesse em Medicina Veterinária. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v. 8, n. 1, p. 84-94, 2009.

MAFAKHERI, A.; SIOSEMARDEH, A.; BAHRAMNEJAD, B.; STRUIK, P. C.; SOHRABI, Y. Effect of drought stress and subsequent recovery on protein, carbohydrate contents, catalase and peroxidase activities in three chickpea (*Cicer arietinum*) cultivars. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 10, p.1255-1260, 2011.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**, 2ª Edição, Fortaleza: Printcolor Gráfica e Editora, 2012. 413 p.

MALLICK N., MOHN F.H. Reactive oxygen species: response of algal cells. **Journal of Plant Physiology**, n.157, p.183-193, 2000.

MANSUR, R. J. C. N.; BARBOSA, D. C. A. Comportamento fisiológico em plantas jovens de quatro espécies lenhosas da Caatinga submetidas a dois ciclos de estresse hídrico. **Phyton**, v. 68, p. 97-106, 2000.

MARAGHNI M.; GORAI M.; NEFFATI M. The influence of water-deficit stress on growth, water relations and solute accumulation in wild jujube (*Ziziphus lotus*). **Journal of Ornamental and Horticultural Plants**, v.1, n.2, p.63-72, 2011.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**, Editora UFV, 2005. 451p.

MARENCO, R. A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G. D., BALL, M. C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. **Functional Plant Biology**, v.33, n.12, p.1103-1113, 2006.

MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. **Livro vermelho da flora do Brasil**. 1. ed. - Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2013. 1100p.

MARTINOTTO, F.; MARTINOTTO, C.; COELHO, M. D. F. B.; AZEVEDO, R. A. B.; FIGUEIREDO, M. C. Sobrevivência e crescimento inicial de espécies arbóreas nativas do cerrado em consórcio com mandioca. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, n. 1, p. 22-29, 2012.

MATIAS, F. R.; SILVA, F. F. S.; DANTAS, B. F. Catingueira-verdadeira *Poincianella pyramidalis* [Tul.] L.P.Queiroz. **Informativo ABRATES**, Londrina, n. 6, p. 7, 2017.

MATOS, F. J. A.; LORENZI, H.; DOS SANTOS, L. F. L.; MATOS, M. E. O.; SILVA, M. G. V.; SOUSA, M. P.; **Plantas Tóxicas: Estudo de Fitotoxicologia Química de Plantas Brasileiras**, 1ª. ed., Instituto Plantarum de Estudos da Flora: Nova Odessa, 2011.

MEDEIROS, A. C. S. **Comportamento fisiológico, conservação de germoplasma a longo prazo e previsão de longevidade de sementes de aroeira (*Astronium urundeuva* (Fr. All.) Engl.** 1996. 127f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual de São Paulo, Jaboticabal, 1996. Disponível em: <https://www.bdpa.cnptia.embrapa.br/consulta/busca?b=ad&id=304401&biblioteca=vazio&busca=autoria:%22MEDEIROS,%20A.%20C.%22&qFacets=autoria:%22MEDEIROS,%20A.%20C.%22&sort=&paginacao=t&paginaAtual=1>. Acesso em: 25 set. 2018.

MEDEIROS, D. B.; SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; TEIXEIRA, M. M.; BUCKERIDGE, M. S. Physiological limitations in two sugarcane varieties under water suppression and after recovering. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v.25, n.3, p.213-222, 2013.

MEDEIROS, J. A. Introdução da favela (*Cnidoscolus Phyllacanthus*) em meio à caatinga no núcleo de desertificação seridó, na seca de 2012. **Revista OKARA: Geografia em debate**, v.7, n.2, p. 241-254, 2013.

MEDEIROS, R. L. S.; SILVA, J. J. R.; SOUZA, V. C.; NASCIMENTO, R. G. S.; ANJOS, F. Fenologia de *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan em fragmento de Floresta Ombrófila Aberta na Paraíba. **Revista Agropecuária Científica no Semiárido**. v. 13, n. 1, p. 35-40, 2017.

MEDRANO, H.; FLEXAS, J. GALMÉS, J. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms. **Plant Soil**, v. 317, p. 17-19, 2009.

MELO, M. S. F.; ROCHA, C. Q.; SANTOS, M. H.; CHAVASCO, J. M.; CHAVASCO, J. K. Pesquisa de bioativos com atividade antimicrobiana nos extratos hidroetanólicos do fruto, folha e casca de caule do *Zizyphus joazeiro* Mart. **Revista da Universidade Vale do Rio Verde**, v. 10, n. 2, p. 43-51, 2012.

MELO; A. L.; SALES, M. F. O gênero *Cnidoscolus* Pohl (Crotonoideae-Euphorbiaceae) no Estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 3, p. 806-827, 2008.

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

MORAES, J. P.; PEREIRA, D. S.; MATOS, A. S.; SANTANA, D. G.; SANTOS, C. A.; ESTEVAM, C. S.; FAKHOURI, R.; LUCCA JUNIOR, W.; CAMARGO, E. A. The ethanol extract of the inner bark of *Caesalpinia pyramidalis* (Tul.) reduces urinary bladder damage during cyclophosphamide-induced cystitis in rats. **Scientific World Journal**, v. 20, p. 694-710, 2013.

MORAIS, N. R. L.; OLIVEIRA NETO, F. B.; MELO, A. R.; BERTINI, L. M.; SILVA, F. F. M.; ALVES, L. A. Prospecção fitoquímica e avaliação do potencial antioxidante de *Cnidoscolus phyllacanthus* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm. Oriundo de Apodi – RN. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v.18, n.1, p.180-185, 2016.

MYLONA, P.V.; POLIDOROS, A.N. ROS regulation of antioxidant genes. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, p.101-128, 2011.

NASCIMENTO, H. H. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, E. C.; SILVA, M. A. Análise do crescimento de mudas de Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água do solo. **Revista Árvore**, v.35, n.3, Edição Especial, p.617-626, 2011.

NASCIMENTO, T. V. C.; NOGUEIRA, D. M.; CAVALCANTE, N. B. Desempenho produtivo e controle parasitológico de caprinos suplementados com frutos de umbu ("*Spondias tuberosa*" Arruda). **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, v.17, n.3, p.520-528, 2016.

NEPOMUCENO, A. L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J. R. B.; OYA, T. Tolerância à seca em plantas: mecanismos fisiológicos e moleculares. **Biotecnologia Ciência & Desenvolvimento**, v. 4, n. 23, p. 12-18, 2001.

NERY, F. C.; NERY, M. C.; PRUDENTE, D. O.; ALVARENGA, A. A.; PAIVA, R. Morphological and Physiological Germination Aspects of *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 46, n. 2, p. 593-600, 2018.

NEVES, O. S. C.; SÁ, J. R.; CARVALHO, J. G. Crescimento e sintomas visuais de deficiências de micronutrientes em umbuzeiros. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 26, n. 2, p. 306-309, 2004.

NOGUEIRA, P. C. N.; ARAÚJO, R. M.; VIANA, G. S. B.; ARAÚJO, D. P.; BRAZ FILHO, R.; SILVEIRA, E. R. Plumeran alkaloids and glycosides from the seeds of *Aspidosperma pyrifolium* Mart. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v. 25, n. 11, p. 2108-2120, 2014.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B.; SILVA, E. C. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, p. 22-31, 2005.

NUNES, D. P.; SCALON, S. P. Q.; DRESCH, D. M.; GORDIN, C. R. B. Photosynthetic and enzymatic metabolism of *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings under water deficit. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 41, n. 6, p. 676-682, 2017.

NUNES, Y. R. F.; FAGUNDES, M.; ALMEIDA, H. S.; VELOSO, M. D. M. Aspectos ecológicos da aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão - Anacardiaceae): fenologia e germinação de sementes. **Revista Árvore**, v. 32, n. 2, p. 233-243, 2008.

OLIVEIRA, I. S. S.; SOUZA, V. C.; MEDEIROS, R. L. S.; BARBOSA NETO, M. A.; BARBOSA, A. S.; AZEREDO, G. A. Regeneração Natural de *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan Fabaceae em Brejo de Altitude em Bananeiras, Paraíba. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v.12, n. 4, p. 680-686, 2017.

OLIVEIRA, M. C.; SCHOFFEN, J. P. F. Oxidative stress action in cellular aging. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 53, n. 6, p. 1333-1342, 2010.

OLIVEIRA, T. R.; SANTOS, M. D. S.; FIGUEIREDO, M. F.; FONTENELLE, R. O. S.; ANDRADE, L. B. Enzimas, inibidores de proteases e atividade antibacteriana de extratos aquosos de sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. **Enciclopédia Biosfera**, Centro Científico Conhecer, v. 10, n. 18, 2014.

PACHECO, M. V.; FERRARI, C. S.; BRUNO, R. L. A.; ARAÚJO, F. S.; SILVA, G. Z.; ARRUDA, A. A. Germinação e vigor de sementes de *Capparis flexuosa* L. submetidas ao estresse salino. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 7, n. 2, p. 301-305, 2012.

PAES, J. B.; MORAIS, V. M.; LIMA, C. R.; SANTOS, G. J. C. Resistência natural de nove madeiras do semiárido brasileiro a fungos xilófagos em simuladores de campo. **Revista Árvore**, v. 33, n. 3, p. 511-520, 2009.

PASSIOURA, J. B. Drought and drought tolerance. In: BELHASSEN, E. (Ed.). **Drought tolerance in higher plants: genetical, physiological and molecular biological analysis**. Dordrecht: Kluwer, p.1-5, 1997.

PAULA, L. A.; BOLIANI, A. C.; CORRÊA, L. S.; CELOTO, M. I. B. Efeito do ácido indolbutírico e raizon no enraizamento de estacas herbáceas e lenhosas de umbuzeiro. **Acta Scientia Agrônômica**, v. 29, n. 3, p. 411-414, 2007.

PEREIRA, P. S.; BARROS, L. M.; BRITO, A. M.; DUARTE, A. E.; MAIA, A. J. Uso da *Myracrodruon urundeuva* Allemão (aroeira do sertão) pelos agricultores no tratamento de doenças. **Revista Cubana de Plantas Medicinales**, v. 19, n. 1, p. 51-60, 2014.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica, Rio de Janeiro. EDUR, 2004. 192p.

PIMENTEL, C. Respostas fisiológicas à falta d'água: limitação difusiva ou metabólica? In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 2005. 500p.

POMPELLI, M. F.; BARATA-LUI'S, R.; VITORINO, H. S.; GONÇALVES, E. R.; ROLIM, E. V.; SANTOS, M. G.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERREIRA, V. M.; LEMOS, E. E.; ENDRES, L. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. **Biomass Bioenergy**, p.1-9. 2010.

RAO, D. E.; CHAITANYA, K. V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants. **Biologia Plantarum**, v. 60, n. 2, p. 201-218, 2016.

RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms: Movements of stomata. In: Haupt, W.; Feinleib, M.E. (Ed.). **Encyclopedia of plant physiology**. Springer-Verlag, v.7, p.383-441, 1979.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M. e WALTERS M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, p. 143-164, 2003.

REIS, R. C. R. **Tolerância a estresses abióticos em sementes de *Erythrina velutina* Willd, (Leguminosae - Papilionoideae) nativa da caatinga**. 2012. 132f. Tese (Doutorado em Botânica), Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana - BA, 2012. Disponível em: [www.ppgbot.uefs.br/teses-dissertacoes/downloads/70/tolerancia-a-estresses-abioticos-em-sementes-de-erythrina-velutina-willd-leguminosae-papilionoideae-nativa-da-caatinga.pdf](http://www.ppgbot.uefs.br/teses-dissertacoes/downloads/70/tolerancia-a-estresses-abioticos-em-sementes-de-erythrina-velutina-willd-leguminosae-papilionoideae-nativa-da-caatinga.pdf). Acesso em: 26 set. 2018.

RIBEIRO, J. F.; SANO, S. M.; MACÊDO, J.; SILVA, J. A. **Os principais tipos fitofisionômicos da região dos Cerrados**. Planaltina: Embrapa/CPAC, 1983. 28p.

ROCHA, E. A. L. S. S.; CARVALHO, A. V. O. R.; ANDRADE, S. R. A.; MEDEIROS, A. C. D.; TROVÃO, D. M. B. M.; COSTA, E. M. M. B. Potencial antimicrobiano de seis plantas do semiárido paraibano contra bactérias relacionadas à infecção endodôntica. **Revista de Ciências Farmacêuticas Básica e Aplicada**, v. 34, n. 3, p. 351-355, 2013.

ROYCHOUDHURY, A.; BANERJEE, A. Endogenous glycine betaine accumulation mediates abiotic stress tolerance in plants. **Tropical plant research**, v. 3, n. 1, p. 105-111, 2016.

SAMI, F.; YUSUF, M.; FAIZAN, M.; FARAZ, A.; HAYAT, S. Role of sugars under abiotic stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 109, p. 54-61, 2016.

SAMPAIO, E. V. S. B. Características e potencialidades. In: GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. (Org.). **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga**. Ministério do Meio Ambiente. Serviço Florestal Brasileiro, 2010. 368p.

SANTANA, J. A. S.; VIEIRA, F. A.; PACHECO, M. V.; OLIVEIRA, P. R. S. Padrão de distribuição e estrutura diamétrica de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Catingueira) na Caatinga do Seridó. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 11, n. 1, 2011.

SANTOS, J. C., LEAL, I. R., ALMEIDA-CORTEZ, J. S., FERNANDES, G. W., TABARELLI, M. Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 3, p. 276-286, 2011.

SANTOS, J. N. B.; MEDEIROS, R. L. S.; OLIVEIRA, E. J. B., BARBOSA, A. S. **Estrutura populacional e análise da regeneração natural de *Anadenanthera colubrina* (vell.) Brenan em um remanescente de floresta ombrófila densa, em Bananeiras-PB**. In: SEABRA, G. (Org.). Terra: Qualidade de Vida, Mobilidade e Segurança nas Cidades. 1ed. João Pessoa - PB: Editora Universitária da UFPB, v. 3, p. 470-483, 2013a.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Análise preliminar das trocas gasosas, fluorescência da clorofila e potencial hídrico de plantas de juazeiro em uma região semi-árida de Sergipe, Brasil. *Revista Scientia Plena*, v.10, n.2, p.1-10, 2014.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Avaliação comparativa da ecofisiologia do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Martius) em duas ecorregiões do estado de Sergipe em resposta à sazonalidade. **Revista Biologia Neotropical**, v.12, n.1, p.8-19, 2015.

SANTOS, M. G.; OLIVEIRA, M. T.; FIGUEIREDO, K. V.; FALCÃO, H. M.; ARRUDA, E. C. P.; ALMEIDA-CORTEZ, J.; SAMPAIO, E. V. S. B.; OMETTO, J. P. H. B.; MENEZES, R. S. C.; OLIVEIRA, A. F. M.; POMPELLI, M. F.; ANTONINO, A. C. D. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 83-99, 2014.

SANTOS, R. C.; CARNEIRO, A. C. O.; PIMENTA, A. S.; CASTRO, R. V. O.; MARINHO, I. V.; TRUGILHO, P. F.; ALVES, I. C. N.; CASTRO, A. F. N. M. Potencial energético da

madeira de espécies oriundas de plano de manejo florestal no Estado do Rio Grande do Norte. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 2, p. 491-502, 2013b.

SARAIVA, A. M.; SARAIVA, M. G.; GONÇALVES, A. M.; SENA FILHO, J. G.; XAVIER, H. S.; PISCIOTTANO, M. N. C. Avaliação da atividade antimicrobiana e perfil fitoquímico de *Caesalpinia pyramidalis* Tull. (Fabaceae). **Revista de Biologia e Farmácia**, v. 7, n. 2, 2012.

SÁTIRO, L. N.; ROQUE, N. A família Euphorbiaceae nas caatingas arenosas do médio rio São Francisco, BA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 99-118, 2008.

SERKEDJIEVA, J. Antioxidant effects of plant polyphenols: a case study of a polyphenol-rich extract from *Geranium sanguineum* L. In: GUPTA, S. D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, p. 275-293, 2011.

SHAO, H.-B.; CHU, L.-Y.; JALEEL, C. A.; ZHAO, C.-X. Water-deficit stress induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, v. 331, p. 215-225, 2008.

SHARMA, P.; JHA, A.B.; DUBEY, R.S.; PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, n.ID 217037, p. 1-26, 2012. Disponível em: Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/jb/2012/217037/>. Acesso em: 26 set. 2018.

SILVA, E. C. A. **Respostas fisiológicas, bioquímicas e enzimáticas em mudas de *Moringa oleifera* Lam. submetidas a estresses abióticos**. 2013. 102f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife-PE, 2013. Disponível em: <http://www.tede2.ufrpe.br:8080/tede/handle/tede2/5459>. Acesso em: 26 set. 2018.

SILVA, E. C. A.; LUCENA, P. G. C.; NASCIMENTO, R. M.; SANTOS, C. A.; ARAÚJO, R. P. S.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Mecanismos bioquímicos em *Moringa oleifera* Lam. para tolerância à salinidade. **Acta Iguazu**, v. 6, n. 4, p. 54-71, 2017.

SILVA, E. C.; SILVA, M. F. A.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B. Growth evaluation and water relations of *Erythrina velutina* seedlings in response to drought stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 225-233, 2010b.

SILVA, E. M.; ANDRADE, E. M. G.; DANTAS, E. A.; LACERDA, R. R. A.; LOPES, K. P. Diagnóstico do uso de leguminosas em propriedades rurais no município de Aparecida-PB. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v.7, n.3, p.212-217, 2012.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. V.; RIBEIRO, R. V.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, v.167, p.1157-1164, 2010a.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; OLIVEIRA, I. M.; FILGUEIRAS, L. M. B.; MELO, A. S. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.19, n.10, p.946-952, 2015.

SILVA, F. O.; SILVA, M. G. V.; FENG, D.; FREITAS, R. M. Evaluation of central nervous system effects of iso-6-cassine isolated from *Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad) in mice. **Fitoterapia**, v. 82, Issue 2, p. 255-259, 2011.

SILVA, N.; LUCENA, R. F. P.; LIMA, J. R. F.; LIMA, G. D. S.; CARVALHO, T. K. N.; SOUSA JÚNIOR, S. P.; ALVES, C. A. B. Conhecimento e uso da vegetação nativa da caatinga em uma comunidade rural da Paraíba, Nordeste do Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, n. 34, p. 5-37, 2014.

SILVA, T. F. S.; ABRÃO-OLIVEIRA, J. G. **A fauna e a flora na área da Vanádio de Maracás**. Largo Resources Vanádio de Maracás, 2016. 86p.

SIMOVA-STOILOVA, L.; VASSILEVA, V.; FELLER, U. Selection and breeding of suitable crop genotypes for drought and heat periods in a changing climate: which morphological and physiological properties should be considered? **Agriculture**, v. 6, n. 26, p. 1-19, 2016.

SOARES NETO, R. L.; MAGALHÃES, F. Á. L.; TABOSA, F. R. S.; MORO, M. F.; SILVA, M. B. C.; LOIOLA, M. I. B. Flora do Ceará, Brasil: Capparaceae. **Rodriguésia**, v. 65, n. 3, p. 671-684, 2014.

SOARES NETO, R.; JARDIM, J. G. Capparaceae no Rio Grande do Norte, Brasil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 3, p. 847-857, 2015.

SOARES, A. M. S.; MACHADO, O. T. L. Defesa de planta: Sinalização química e espécies reativas de oxigênio. **Revista Tropical**, v.1 n.1, p. 9–20, 2007.

SOUSA, M. A. N.; COSTA, E. L.; MELO, N. J. A.; SILVA FILHO, E. F. Intoxicações naturais e experimentais em *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (pereiro). **Revista Saúde e Ciência**, v. 3, n. 3, p. 229-239, 2014.

SOUZA, B. B.; BATISTA, N. L.; OLIVEIRA, G. J. C. Utilização da faveleira (*Cnidocolus phyllacanthus*) como fonte de suplementação alimentar para caprinos e ovinos no semiárido brasileiro. **Revista Agropecuária Científica no Semiárido**, v. 8, n. 3, p. 01-05, 2012.

SOUZA, G. M.; BARBOSA, A. M. **Fisiologia**. Visão Agrícola, n.13, p.30-34, 2015.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**, 5ª edição Internacional. Ed. Artmed. 954 p., 2013.

TALBI, S.; ROMERO-PUERTAS, M. C.; HERNÁNDEZ, A.; TERRÓN, L.; FERCHICHI, A.; SANDALIO, L. M. Drought tolerance in a Saharian plant *Oudneya africana*: Role of antioxidant defences. **Environmental and Experimental Botany**, v. 111, p. 114–126, 2015.

TRANTAPHYLIDES C.; HAVAUX, M. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. **Trends in Plant Science**, v. 14, n. 4, p. 219-229, 2009.

TRINDADE, R. C. P.; SILVA, P. P.; ARAÚJO-JÚNIOR, J. X.; LIMA, I. S.; PAULA, J. E.; SANT'ANA, A. E. G. Mortality of *Plutella xylostella* larvae treated with *Aspidosperma pyrifolium* ethanol extracts. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 12, p. 1813-1816, 2008.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; DANTAS NETO, J. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.11, n.3, p.307-311, 2007.

TURKAN, I. Plant responses to drought and salinity stress: Developments in post-genomic era. **Advances in Botanical Research**, v. 57, p. 593, 2011.

VERSLUES, P. E.; AGARWAL, M.; KATIYAR-AGARWAL, S.; ZHU, J.; ZHU, J. K. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **The Plant Journal**, v. 45, p. 523-539, 2006.

WESTOBY M.; FALSTER D.S.; MOLES A.T.; VESK P.A.; WRIGHT I.J. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125-159, 2002.

## **CAPÍTULO I**

### **ESTRATÉGIAS BIOQUÍMICAS E ATIVIDADE DAS ENZIMAS ANTIOXIDATIVAS DE ESPÉCIES DA CAATINGA EM FUNÇÃO DA SAZONALIDADE**

## RESUMO

Estudos fisiológicos de espécies nativas podem fornecer uma melhor compreensão dos mecanismos de defesa aplicados pelas plantas que sobrevivem a ambientes semiáridos, e alguns parâmetros bioquímicos e fisiológicos podem contribuir como ferramenta para o entendimento da fisiologia dessas espécies. Com isso, o objetivo da pesquisa foi avaliar a sazonalidade do déficit hídrico na produção de solutos compatíveis e de enzimas oxidativas, em espécies da Caatinga na região do Sertão do Araripe, Pernambuco. Foram realizadas coletas de amostras de matéria fresca da parte aérea das dez espécies em uma área da Caatinga, localizada no município de Ouricuri-PE, no período seco e chuvoso, durante 2016, 2017 e 2018. Foram realizadas medições das características foliares, através de estimativas da área foliar, área foliar específica, massa foliar específica e razão área foliar, além de quantificado os teores de solutos orgânicos (aminoácidos solúveis totais, proteínas solúveis, carboidratos totais e prolina livre) e atividade de enzimas antioxidantes (ascorbato peroxidase, catalase e superóxido desmutase). A área foliar apresentou grande variação entre as espécies, entre o período chuvoso e seco. Aroeira, canafístula e favela brava reduziram sua área foliar em 43%, 22% e 30%, respectivamente, durante o período seco. A catingueira, feijão bravo, icó, juazeiro, pereiro e umbuzeiro não apresentaram mudanças da área foliar entre os períodos seco e chuvoso. No período chuvoso, a catingueira apresentou o maior acúmulo de carboidrato, seguido pelo angico e icó. Porém no período seco, canafístula, catingueira, feijão bravo, juazeiro e pereiro apresentaram redução do teor de carboidrato. Observa-se uma redução significativa do teor de proteína durante o período seco em todas as espécies, exceto a canafístula e o icó. Houve aumento nos teores de aminoácidos durante o período de seca em todas as espécies, exceto o icó, que não alterou teor de aminoácido. O aumento na atividade das enzimas antioxidativas, SOD, CAT e APX, nas espécies favela brava, icó, umbuzeiro, angico, canafístula, catingueira e pereiro, entre os períodos seco e chuvoso é uma eficiente estratégia de defesa antioxidativa para a eliminação de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs). A ocorrência de variações das características foliares, acúmulo de solutos e atividade das enzimas antioxidativas entre as espécies, indicam uma diversificação de estratégias na aquisição dos recursos disponíveis durante o período de seca no semiárido.

**Palavras-chave:** Estresse hídrico, enzimas, estresse oxidativo, solutos orgânicos.

## ABSTRACT

Physiological studies of native species may provide a better understanding of the defense mechanisms applied by plants that survive semi-arid environments, and some biochemical and physiological parameters may contribute as a tool for understanding the physiology of these species. Therefore, the objective of the research was to evaluate the seasonality of the water deficit in the production of compatible solutes and oxidative enzymes in Caatinga species in the region Sertão do Araripe, Pernambuco. Samples of fresh matter from the aerial part of the ten species were collected in an area of the Caatinga, located in the municipality of Ouricuri-PE, during the dry and rainy period, during 2016, 2017 and 2018. Measurements of leaf characteristics were carried out through (total soluble amino acids, soluble proteins, total carbohydrates and free proline) and the activity of antioxidant enzymes (ascorbate peroxidase, catalase e superoxide desmutase). The leaf area showed great variation among the species, between the rainy and dry periods. Aroeira, canafístula and favela brava reduced leaf area by 43%, 22% and 30%, respectively, during the dry period. The catingueira, feijão-bravo, icó, juazeiro, pereiro and umbuzeiro did not present changes of the leaf area between dry and rainy periods. In the rainy season, the catingueira presented the largest accumulation of carbohydrate, followed by the angico and icó. However, in the dry period, canafístula, catingueira, feijão-bravo, juazeiro and pereiro presented a reduction in the carbohydrate content. A significant reduction in protein content during the dry period is observed in all species, except for the canafístula and icó. There was an increase in amino acid contents during the dry season in all species, except for icó, which did not alter amino acid content. The increase in the activity of the antioxidative enzymes, SOD, CAT and APX, in the favela brava, icó, umbuzeiro, angico, canafístula, catingueira and pereiro, between dry and rainy periods is an efficient antioxidative defense strategy for the elimination of Reactive Species of Oxygen (ROS). The occurrence of variations of foliar characteristics of solutes accumulation and activity of antioxidative enzymes among the species indicate a diversification of strategies in the acquisition of available resources during the period of drought in the semiarid.

**Keywords:** Water stress, enzymes, oxidative stress, organic solutes.

## 1. INTRODUÇÃO

A microrregião do Sertão do Araripe em Pernambuco, encontra-se no semiárido brasileiro, está inserida no domínio das florestas tropicais secas, que tem por principal característica climática, períodos prolongados de estiagem, onde as chuvas são irregulares tanto entre anos como dentro de um mesmo ano (ALVARES et al., 2013; GUERREIRO et al., 2013; APAC, 2018). A vegetação da região do semiárido se caracteriza por ser predominantemente xerófila, decídua, que permanece verde durante o período de chuvas e, geralmente, perde as folhas no período de estiagem (GARIGLIO et al., 2010).

As espécies de ambientes áridos e semiáridos, como a Caatinga, constantemente sofrem injúrias dos tipos bióticos e abióticos, sendo este mais pronunciado, devido à periodicidade sazonal do clima (verão e inverno), pela variação da radiação, duração do dia, mudanças constantes de temperatura e da quantidade de precipitação que ocorrem ao longo do ano (LARCHER, 2006).

Um dos estresses abióticos que limitam a capacidade das plantas absorverem água do solo é a seca. A baixa disponibilidade hídrica acarreta restrição do crescimento das plantas e, conseqüentemente, da sua produtividade, principalmente em regiões semiáridas. A folha é o órgão que mais responde, de forma plástica, à variabilidade de condições ambientais. O efeito da falta d'água sobre os vegetais depende da intensidade, duração, estágio fenológico e da capacidade genética das plantas de se adaptarem às mudanças ambientais (NEPOMUCENO et al., 2001).

O estresse hídrico pode ocasionar mudanças fisiológicas não somente no sistema radicular, como também na redução da produção da área foliar, aceleração da senescência e abscisão das folhas (SOUZA et al., 2014). Como resposta frente a essa condição, Costa et al. (2015) relatam o acúmulo de solutos sob condições de déficit hídrico, como carboidratos, aminoácidos (principalmente prolina) ou proteínas solúveis, que reduzem o potencial osmótico da célula. Esse mecanismo, chamado de ajustamento osmótico, possibilita a manutenção da turgência das células, da condutância estomática, taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e expansão dos tecidos (GARCIA et al., 2011). No entanto, a quantidade e o tipo de soluto acumulado dependem da espécie vegetal, da intensidade e da duração do período de restrição hídrica (SLAMA et al., 2015).

A redução na disponibilidade hídrica também pode levar o vegetal a um estresse oxidativo, devido ao aumento desordenado da formação de espécies reativas de oxigênio (ERO), podendo provocar oxidação parcial ou total de componentes celulares, incluindo

lipídios de membranas, danos ao DNA e ao aparelho fotossintético (RAO; CHAITANYA, 2016). Para evitar os danos oxidativos, as plantas desenvolveram um sistema de defesa antioxidante. Componentes enzimáticos, como a superóxido desmutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) fazem parte desse sistema, atuando na prevenção do acúmulo de EROs e garantindo o funcionamento normal das células.

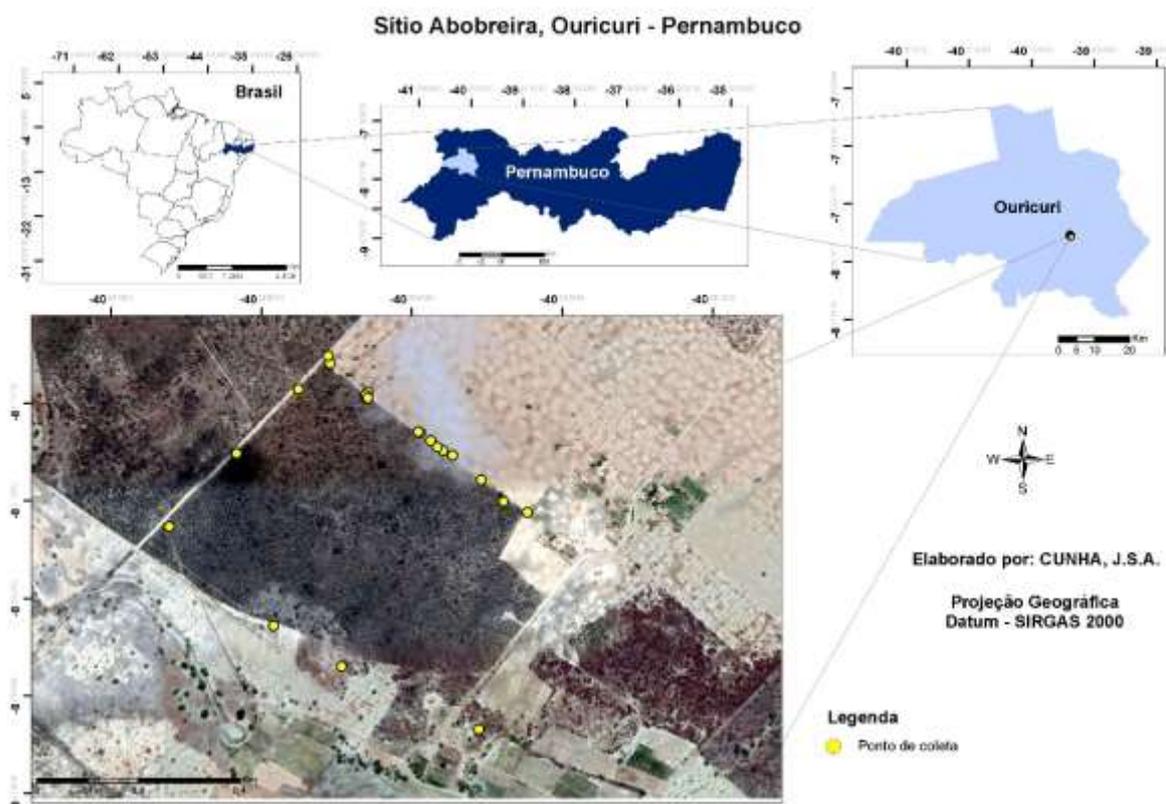
A seca é um dos fatores climáticos de maior importância, pois chega a limitar o crescimento e o desenvolvimento de espécies vegetais. Entender as variáveis que promovem maior estabilidade de espécies em ambientes semiáridos como a Caatinga é fundamental para um uso sustentável dos recursos naturais. Dessa forma, estudos fisiológicos de espécies nativas podem fornecer uma melhor compreensão dos mecanismos de defesa desenvolvidos pelas plantas que sobrevivem a esses ambientes, e alguns parâmetros bioquímicos e fisiológicos podem contribuir para o entendimento da fisiologia dessas espécies. Com isso, o objetivo da pesquisa foi avaliar a sazonalidade do déficit hídrico na produção de solutos compatíveis e de enzimas oxidativas, em espécies da Caatinga na região do Sertão do Araripe, Pernambuco.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Caracterização da área de estudo

As coletas das amostras foram realizadas em um fragmento remanescente de Caatinga no município de Ouricuri - Pernambuco. O município está inserido na microrregião do Araripe, limitando-se a norte com Araripina, Trindade e Ipubi, a sul com Santa Cruz e Santa Filomena, a leste com Parnamirim e Bodocó, e a oeste com Estado do Piauí; localizado a 620,6 km do Recife, a uma altitude de 451 m, abrangendo uma área de 2.422,860 km<sup>2</sup> nas coordenadas 07°52'57" S e 40°04'54" W (BELTÃO et al., 2005). O fragmento de Caatinga está inserido no Sítio Abobreira, na zona rural do município, com sede nas coordenadas 08°01'04 S e 40°03'32" W (Figura 1).

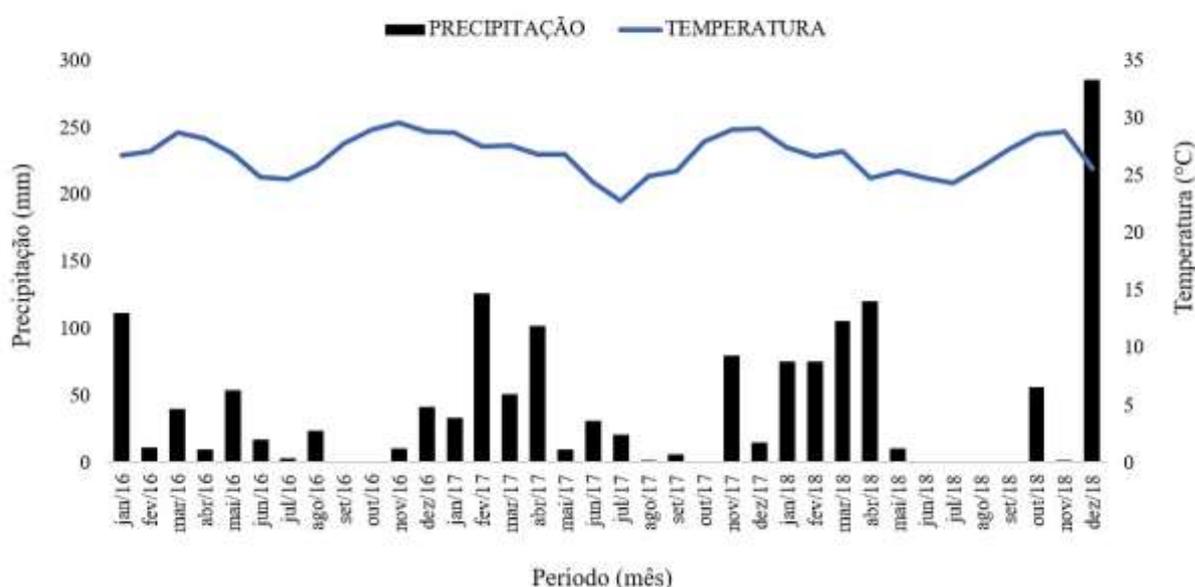
**Figura 1.** Detalhe do local de coleta de material vegetal em fragmento de Caatinga, no Sítio Abobreira, Ouricuri - Pernambuco.



A vegetação é predominantemente de Floresta Caducifólia e Caatinga Hipoxerófila; o clima, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Bsh', caracterizado por ser quente e

semiárido, com temperatura média anual de 26,3°C e precipitação média anual de 650 mm (OLIVEIRA et al., 2003; BELTÃO et al., 2005). O período chuvoso vai de janeiro a maio, com chuvas mal distribuídas. Os valores médios de precipitação e temperatura dos anos de 2016 a 2018 variaram de 0 a 285 mm e 23 a 30 °C, respectivamente (Figura 2).

**Figura 2.** Valores médios de precipitação pluviométrica e temperatura média ocorridas no período de 2016 a 2018 no município de Ouricuri, Pernambuco. Dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET; www.inmet.gov.br).



O solo da região foi classificado como Latossolo Amarelo (SANTOS et al., 2006) e caracterizado quimicamente (Tabela 1). Para análise química do solo, coletaram-se amostras a duas profundidades (0,0-0,20; 0,20-0,40 m) nas quais foram determinados o pH em água, e os teores de P, Na, K, Ca, Mg, Al e H, conforme metodologia descrita por Donagema et al. (2011).

**Tabela 1.** Caracterização química do solo da área do fragmento de Caatinga, no município de Ouricuri, Pernambuco.

Profundidade (m)	pH (H <sub>2</sub> O)	P mg/dm <sup>3</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	(H+Al)
					cmolc/dm <sup>3</sup>			
0,0-0,20	5,53	10,11	0,13	0,014	0,03	0,19	0,17	0,62
0,20-0,40	6,14	7,24	0,01	0,009	0,01	0,24	0,11	1,05

## 2.2 Espécies florestais do fragmento

A partir do levantamento prévio das espécies encontradas na área de estudo, foram selecionadas dez espécies florestais para coleta de matéria fresca da parte aérea de acordo com a disponibilidade de material durante os períodos chuvoso e de seca (Tabela 2).

**Tabela 2.** Espécies no fragmento de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco.

<b>Espécies</b>	<b>Nome popular</b>
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão.	Aroeira
<i>Spondidas tuberosa</i> Arr. Cam.	Umbuzeiro
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	Pereiro
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl	Feijão bravo
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Iltis	Icó
<i>Cnidoscolus bahianus</i> (Ule) Pax & K. Hoffm.	Favela-brava
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan.	Angico
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz	Catingueira
<i>Senna spectabilis</i> var. <i>excelsa</i> (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby	Canafístula
<i>Zizyphus joazeiro</i> Mart.	Juazeiro

Foram realizadas coletas de amostras de matéria fresca da parte aérea das dez espécies durante o período de 2016 a 2018, tanto no período seco (julho a agosto) quanto no chuvoso (janeiro a fevereiro). Durante o período chuvoso, as coletas foram feitas em dias ensolarados e/ou parcialmente nublados. As folhas completamente expandidas, expostas a radiação e posicionadas nas direções dos pontos cardeais: norte, sul, leste e oeste da copa de cada árvore, foram coletadas, envolvidas com papel alumínio e acondicionadas em recipiente de isolante térmico, devidamente refrigerado, e levadas para o Laboratório de Fisiologia Vegetal, na Universidade Federal Rural de Pernambuco, para medição da área foliar, quantificação de solutos orgânicos e da atividade de enzimas antioxidantes.

### 2.3 Medição da área foliar média

Foram coletadas dez folhas totalmente expandidas e expostas ao sol, de cada espécie, no período chuvoso e seco. As folhas foram embaladas em papel alumínio e fechados para permanecerem túrgidas até a medição da área foliar, sendo mantidas em condições refrigeradas e escuras (GARNIER et al. 2001, SILVA et al. 2014).

As estimativas de área foliar média foram realizadas pelo software ImageJ, disponível gratuitamente via internet (<http://rsb.info.nih.gov/ij/download.html>). As folhas de cada espécie foram identificadas e colocadas sobre uma folha de papel de tamanho 21×29,7cm (A4), previamente preparada, que continha impresso um quadrado de cor vermelha, totalmente preenchido, medindo 3×3 cm (9 cm<sup>2</sup>) utilizado para calibração do software. Em seguida, foram fotografadas todas as folhas das espécies com auxílio de uma máquina digital com 8.0 megapixels de resolução, que posteriormente foram submetidas à análise de área através do software ImageJ (MARTIN et al., 2013). Posteriormente, as folhas de cada espécie foram colocadas, separadamente, em sacos de papel devidamente identificados e secas em estufa a 60°C, durante 72 horas. Em seguida, o material foi pesado e determinado o peso da massa seca foliar.

Por meio da utilização dos dados de área foliar média e massa de matéria seca foliar foram calculados a Área Foliar Específica (AFE = área foliar / massa foliar seca) e Massa Foliar Específica (MFE = massa foliar seca / área foliar) (HUNT, 1982).

### 2.4 Análises bioquímicas

Após a coleta, as amostras foram imediatamente congeladas e armazenadas em freezer sob temperatura de -20 °C até o momento do preparo dos extratos. Para preparação dos extratos, utilizou-se 1,0g de matéria fresca do limbo da folha, maceradas em almofariz com 5 mL de solução tampão fosfato de potássio monobásico 100 mM, pH 7,0 contendo EDTA 0,1 mM. Após a maceração e homogeneização, o macerado foi filtrado em tecido do tipo musseline, vertido para tubos plásticos do tipo eppendorff e centrifugado em centrífuga refrigerada a 15.000 rpm por 10 minutos a 4°C. Depois da centrifugação, o sobrenadante foi coletado e armazenado em tubos eppendorff para a realização das análises, enquanto que o precipitado foi descartado, seguindo a metodologia proposta por Azevedo Neto et al. (2010).

Os teores de aminoácidos solúveis totais foram quantificados pelo método da ninhidrina (YEMM; COCKING, 1955), utilizando-se glicina como padrão, com as leituras realizadas em

espectrofotômetro na faixa de 570 nm. A determinação do teor de proteínas solúveis foi feita pelo método da ligação ao corante Coomassie Brilliant Blue, de acordo com Bradford (1976), utilizando-se albumina sérica bovina como padrão, com leitura realizada em espectrofotômetro a 595 nm. Os carboidratos totais foram determinados pelo método do fenol-ácido sulfúrico, utilizando como padrão a D (+) glucose e a leitura foi feita em espectrofotômetro a 490 nm, de acordo com a metodologia de Dubois et al. (1956). O teor da prolina foi avaliado pelo método da ninhidrina ácida (BATES, 1973), com curva de padronização feita a partir de L- prolina e suas leituras foram feitas em espectrofotômetro no comprimento de onda de 520 nm. Todas as leituras foram feitas em espectrofotômetro modelo SP 220 Biospectro.

A atividade enzimática da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi realizada conforme a descrição de Giannopolitis e Ries (1977). A uma mistura de reagentes (1765  $\mu\text{L}$  de tampão fosfato de sódio – 85 mM; 780  $\mu\text{L}$  de metionina – 50 mM; 225  $\mu\text{L}$  de nitro blue tetrazolium – 1 mM; 30  $\mu\text{L}$  de EDTA – 150  $\mu\text{L}$  de riboflavina – 0,1 mM) foi adicionada a 50  $\mu\text{L}$  do extrato das amostras em tubos de ensaio e expostos a iluminação com lâmpadas fluorescentes (30 watts) por 5 minutos. Posteriormente os tubos foram mantidos no escuro até o momento da leitura, a qual foi realizada em espectrofotômetro a 560 nm e os resultados expressos em U SOD  $\text{g}^{-1}$  massa fresca (MF).

A atividade da ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.11) foi determinada seguindo metodologia proposta por Nakano e Asada (1981). Uma alíquota (75  $\mu\text{L}$ ) do extrato recebeu 1335  $\mu\text{L}$  de tampão (fosfato de potássio 0,05 M, com 0,001 M de EDTA, pH 6,0), 75  $\mu\text{L}$  de ascorbato (0,01 M) e 15  $\mu\text{L}$  de peróxido de hidrogênio (0,1 M). As leituras foram realizadas à 290 nm, com intervalos de 60 segundos. A atividade foi calculada a partir do coeficiente de extinção molar para o ascorbato ( $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) e expressa em  $\mu\text{mol AsA g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ .

A atividade da Catalase (CAT, EC 1.11.1.6) foi verificada conforme metodologia proposta por Azevedo et al. (1998). Aos extratos das amostras (50  $\mu\text{L}$ ) foram adicionadas 1390  $\mu\text{L}$  do tampão fosfato de potássio monobásico (50 mM – pH 7,0) e 60  $\mu\text{L}$  de peróxido de hidrogênio (500 mM). O extrato enzimático foi analisado pelo decréscimo na absorbância a 240 nm, em espectrofotômetro, durante 60 segundos, sendo considerado o coeficiente de extinção molar de  $36 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ . Os resultados foram expressos em  $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ . Todas as leituras das enzimas foram feitas em espectrofotômetro modelo Ultrospec 7000 Biospectro.

## 2.5 Análise Estatística

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância, com uso do software SISVAR, versão 5.6 (FERREIRA, 2011).

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A área foliar média apresentou grande variação entre as espécies durante os períodos chuvoso e seco (Tabela 3). A aroeira, canafístula e faveleira reduziram sua área foliar em 43, 22 e 30%, respectivamente, durante o período seco. Já a espécie catingueira, feijão bravo, icó, juazeiro, pereiro e umbuzeiro não apresentaram mudanças significativas da área foliar média entre os períodos seco e chuvoso. Durante o período seco, o angico apresentou maior área foliar média com área de 31,54 cm<sup>2</sup>, um aumento de 51% de área foliar, quando comparado ao período chuvoso. Esse resultado pode estar relacionado ao aparecimento das primeiras folhagens durante o período chuvoso, ainda em início de desenvolvimento.

**Tabela 3.** Área foliar média (AFM) em dez espécies da Caatinga durante a estação chuvosa e seca, no período de 2018, no município de Ouricuri - PE.

Espécie	AFM (cm <sup>2</sup> )	
	Chuva	Seca
Angico	15,31 Be	31,54 Acde
Aroeira	128,65 Aa	73,27 Bb
Canafístula	130,60 Aa	101,17 Ba
Catingueira	37,81 Acd	41,32 Ac
Favela-brava	71,42 Ab	50,09 Bc
Feijão bravo	42,87 Ac	35,85 Acd
Icó	16,58 Ade	17,36 Ade
Juazeiro	25,26 Acde	12,18 Ae
Pereiro	25,14 Acde	28,32 Acde
Umbuzeiro	22,89 Acde	30,40 Acde

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey (p<0,05).

Algumas espécies pertencentes a família Capparaceae, como o feijão bravo e icó, são conhecidas como sempre verdes e a sua produção vegetativa ocorre durante a estação seca, havendo uma alta eficiência do uso da água nessa época, sendo, relativamente, pouco dependente do ciclo de chuvas (SANTOS et al., 2014). O que justifica os resultados obtidos na pesquisa com feijão bravo e icó.

Com relação à área foliar específica, não houve diferença significativa entre os períodos chuvoso e seco, exceto para o juazeiro que apresentou redução da área foliar específica durante o período de seca (Tabela 4). A área foliar é um parâmetro morfológico e fisiológico que expressa a área foliar útil para o crescimento, é a área utilizada para a fotossíntese; enquanto

que a área foliar específica está relacionada à área de superfície com o peso da própria folha (matéria seca) e expressa a produção ou retenção de fotossintatos (BENINCASA, 2003). Dessa forma, uma menor área foliar específica acarretaria em uma menor produção de fotoassimilados. Este fato pode justificar o comportamento do juazeiro durante o período de seca.

**Tabela 4.** Área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE) em dez espécies da Caatinga durante a estação chuvosa e seca, no período de 2018, no município de Ouricuri - PE.

Espécie	AFE (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> MSF)				MFE (g.cm <sup>-2</sup> MSF)			
	Chuva		Seca		Chuva		Seca	
Angico	45,05	Ac	61,02	Da	0,0228	Aa	0,0168	Bb
Aroeira	105,78	Ab	97,12	Ca	0,0120	Ab	0,0104	Ac
Canafístula	115,14	Aab	111,20	BCa	0,0087	Ab	0,0091	Acd
Catingueira	87,40	Bb	119,88	CBa	0,0115	Ab	0,0086	Acd
Favela-brava	118,88	Aba	120,91	BCa	0,0094	Ab	0,0089	Acd
Feijão bravo	38,95	Ac	45,78	Ca	0,0261	Aa	0,0221	Bab
Icó	40,84	Ac	49,29	Ca	0,0251	Aa	0,0239	Aa
Juazeiro	140,40	Aa	119,48	BCb	0,0072	Ab	0,0084	Acd
Pereiro	113,41	Bab	223,53	Aa	0,0089	Ab	0,0046	Bd
Umbuzeiro	109,23	Bab	131,17	Ba	0,0100	Ab	0,0077	Acd

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey (p<0,05).

Catingueira, pereiro e umbuzeiro apresentaram maior área foliar específica no período chuvoso, e juazeiro no período seco. Um investimento maior em AFE está relacionado ao aumento de nitrogênio foliar e da capacidade fotossintética por unidade de biomassa investida, podendo aumentar a eficiência fotossintética da espécie, e reflete uma estratégia dessas espécies para uma maior alocação de recursos proporcionando crescimento e desenvolvimento durante a estação seca (REICH et al., 2003).

Quanto maior a disponibilidade hídrica no solo, maior tende a ser a área foliar (SILVA et al., 2010b). No estudo realizado por Freitas e Silva (2018), as plântulas de pereiro não reduziram sua área foliar em condição de restrição hídrica, mantendo a turgescência de suas células e garantindo a expansão celular. Silva et al. (2010a) avaliando o crescimento de mulungu (*Erythrina velutina* Willd.), verificaram diminuição da área foliar sob estresse hídrico e aumento da área foliar específica, reduzindo a transpiração e auxiliando plantas estressadas a manterem seu estado hídrico.

Com relação à massa foliar específica (MFE), apenas as espécies angico, feijão bravo e pereiro reduziram sua massa foliar específica no período seco (Tabela 4). A MFE é o inverso da AFE e dá uma estimativa da espessura foliar. Folhas mais espessas são mais resistentes a dessecação, sendo uma característica vantajosa em ambientes onde os recursos são limitados, constituindo uma estratégia das plantas para proteger seus sistemas fotossintéticos (TURUNEN et al., 2005; PESCADOR et al., 2015). Além disso, as características de área foliar específica e massa seca foliar são fortes marcadores de estratégias de utilização de recursos pela planta, uma vez que estão associadas com o crescimento de taxas fotossintéticas e dureza de resistência aos riscos físicos (JUNG et al., 2010; PÉREZ-HARQUINDEGUY et al., 2013).

No período chuvoso, a catingueira apresentou o maior acúmulo de carboidrato, seguido pelo angico e icó. Porém no período seco, canafístula, catingueira, feijão bravo, juazeiro e pereiro apresentaram redução do teor de carboidrato (Tabela 5). A catingueira apresentou maior acúmulo de carboidrato nos períodos chuvoso e seco, com 162,68 e 321,80  $\mu\text{mol/g.MF}$ , respectivamente, um aumento de 97,8%. A aroeira, icó e umbuzeiro apresentaram os menores teores de carboidratos durante o período seco. O icó foi a única espécie que reduziu significativamente o teor de carboidrato na seca, e as demais espécies (angico, aroeira, favela brava e umbuzeiro) não apresentaram diferença significativa entre os dois períodos.

**Tabela 5.** Teores de carboidratos totais de dez espécies de Caatinga durante a estação chuvosa e seca, no período de 2016 e 2017, no município de Ouricuri - PE.

Espécie	Teores de carboidratos totais ( $\mu\text{mol/g.MF}$ )	
	Chuva	Seca
Angico	142,93 Aab	153,37 Abc
Aroeira	34,80 Af	48,07 Ae
Canafístula	97,34 Bcd	307,02 Aa
Catingueira	162,68 Ba	321,80 Aa
Favela-brava	98,23 Acd	121,21 Acd
Feijão bravo	77,44 Bcde	183,14 Ab
Icó	103,69 Abc	49,47 Be
Juazeiro	61,23 Bdef	94,59 Ad
Pereiro	52,62 Bef	131,89 Acd
Umbuzeiro	32,14 Af	46,86 Ae

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

O carboidrato, dentre outros compostos, é o substrato necessário para o crescimento do vegetal, e uma redução na concentração deste composto pode afetar o crescimento e

desenvolvimento de outros órgãos, podendo a planta apresentar redução no número de folhas e área foliar durante o período de estresse (PARIDA; DAS, 2005). Porém, a elevação nos teores de carboidratos totais nas folhas, está ligada à finalidade de se manter o nível de água da folha e induzir o ajustamento osmótico na planta, visando o equilíbrio osmótico da célula, o que pode explicar o comportamento de algumas espécies, como a canafístula, feijão bravo, catingueira, juazeiro e pereiro, que apresentaram teores de carboidratos significativamente superiores durante o período de seca.

Segundo Silva et al. (2010b), sob condições de estresse hídrico, algumas espécies de plantas tendem a aumentar a devido à capacidade destas se ajustarem osmoticamente em condições adversas de disponibilidade hídrica.

Com relação ao teor de proteínas, foi observada uma redução significativa do teor de proteína durante o período seco em todas as espécies, exceto canafístula e icó (Tabela 6). Essa redução pode estar relacionada à um desbalanço entre a síntese e a degradação protéica, que pode resultar em diminuição no nível de enzimas no cloroplasto, levando à redução das taxas fotossintéticas (TEREZA et al., 1999). A aroeira e o juazeiro apresentaram os maiores teores de proteína durante o período chuvoso, 10959,94 e 10927  $\mu\text{mol/g.MF}$ , respectivamente, sendo seguida do icó (9631,55  $\mu\text{mol/g.MF}$ ), feijão bravo (9438,31  $\mu\text{mol/g.MF}$ ) e canafístula (9341,11  $\mu\text{mol/g.MF}$ ).

**Tabela 6.** Teores de proteínas solúveis de dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2016 e 2017.

Espécie	Teores de proteínas solúveis ( $\mu\text{mol/g.MF}$ )	
	Chuvoso	Seco
Angico	7698,51 Aabc	3313,53 Bbc
Aroeira	10959,94 Aa	2758,26 Bbc
Canafístula	9341,11 Aab	8226,26 Aa
Catingueira	4780,91 Ac	1755,24 Bc
Favela-brava	6657,80 Abc	3143,58 Bbc
Feijão bravo	9438,31 Aab	6187,61 Bab
Icó	9631,55 Aab	7734,13 Aa
Juazeiro	10927,22 Aa	2958,62 Bbc
Pereiro	7112,23 Aabc	3123,26 Bbc
Umbuzeiro	3857,40 Ac	358,97 Bc

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Os menores teores de proteínas foram obtidos para o umbuzeiro, 3857,40  $\mu\text{mol/g.MF}$  e 358,97  $\mu\text{mol/g.MF}$ , para os períodos seco e chuvoso, respectivamente, com uma redução de 974,6%. Alterações nos teores de proteínas podem representar um grande dano para o crescimento e desenvolvimento das plantas. Sob situação de estresse, normalmente, ocorre uma redução no conteúdo de proteínas das plantas estressadas, conforme observado nas espécies estudadas neste trabalho; essa redução pode ser atribuída à diminuição da síntese de proteínas e aumento da proteólise, que age degradando as proteínas de reserva do vegetal (SILVEIRA et al., 2005; PARIDA; DAS, 2005; LECHINOSKI et al., 2007).

Observou-se um aumento nos teores de aminoácidos durante o período de seca em seis espécies, exceto o umbuzeiro, icó, feijão bravo e canafístula que não alteraram significativamente seu teor de aminoácido entre os períodos chuvoso e de seca (Tabela 7). A catingueira aumentou o acúmulo de aminoácidos em 231,87% e no pereiro em 362,13% durante o período seco. O aumento nas concentrações de aminoácidos pode ser causado pelo aumento na síntese dos mesmos, ou pode ser reflexo do aumento na proteólise ou da inibição da síntese de proteínas (COSTA et al., 2015). Esse acúmulo é bastante importante, pois possibilita que as membranas e macromoléculas celulares não sofram danos em decorrência do dessecação, favorecendo a sobrevivência das estruturas celulares até que seja possível uma reidratação.

**Tabela 7.** Teores de aminoácidos solúveis totais de dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2016 e 2017.

Espécie	Teores de aminoácidos solúveis totais ( $\mu\text{mol/g.MF}$ )	
	Chuvoso	Seco
Angico	158,63 Be	356,25 Ad
Aroeira	31,36 Bh	64,40 Af
Canafístula	551,59 Ab	568,21 Aa
Catingueira	167,68 Be	556,49 Aa
Favela-brava	360,51 Bd	448,55 Abc
Feijão bravo	478,53 Ac	480,43 Ab
Icó	604,89 Aa	548,55 Aa
Juazeiro	108,60 Bf	153,32 Ae
Pereiro	93,71 Bfg	433,06 Ac
Umbuzeiro	53,54 Agh	74,90 Af

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Segundo Anjum et al. (2011), as plantas em condição de deficiência hídrica acumulam em suas células solutos orgânicos, com o objetivo de manter o turgor celular e manter a absorção

de água do solo. Alguns estudos têm mostrado o acúmulo de solutos ativados causados pela deficiência hídrica, como os realizados por Costa et al. (2015) em plantas de aroeira e por Silva et al. (2004) em plantas de catingueira, sendo que a quantidade e o tipo de soluto acumulado dependem da espécie e da duração do período de déficit.

A prolina é apontada como um aminoácido indicador de sensibilidade ao estresse hídrico, que se acumula nas plantas, como uma estratégia de tolerância ao estresse, sendo considerada uma variável confiável para o estudo de contrastes fisiológicos (JALEEL et al., 2007; GILL; TUTEJA et al., 2010). Os maiores teores de prolina livre foram observadas em todas as espécies durante o período de seca, onde apenas a aroeira, a faveleira brava, o icó e o umbuzeiro não apresentaram alterações significativas no teor de prolina acumulado, quando comparado ao período chuvoso (Tabela 8).

O teor de prolina varia de espécie para espécie e pode apresentar valores 100 vezes maiores nas plantas submetidas a estresse abióticos quando comparadas às plantas sob condições ambientais ótimas (VERBRUGGEN; HERMANS, 2008). Para Albuquerque et al. (2013) o acúmulo de prolina durante o período de seca contribui, de forma significativa, na recuperação do status hídrico das plantas após o começo das chuvas. Neste estudo, o aumento mais acentuado no teor de prolina ocorreu na catingueira (648,12%).

**Tabela 8.** Teores de prolina livre de dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2016 e 2017.

Espécie	Teores de prolina livre ( $\mu\text{mol/g.MF}$ )	
	Chuvoso	Seco
Angico	145,30 Bb	237,32 Ac
Aroeira	8,45 Af	18,87 Ag
Canafístula	334,00 Ba	378,89 Ab
Catingueira	102,79 Bc	768,99 Aa
Favela-brava	49,11 Ade	57,60 Aef
Feijão bravo	82,21 Bcd	104,67 Ad
Icó	66,86 Ad	71,56 Ade
Juazeiro	30,84 Bef	68,02 Ae
Pereiro	29,27 Bef	58,35 Aef
Umbuzeiro	9,37 Af	25,01 Afg

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Os maiores teores de prolina, no período chuvoso, em ordem decrescente, foram encontradas em canafístula, angico e catingueira. Já no período seco, a catingueira se destacou,

sendo seguida pela canafístula e pelo angico, uma vez que a catingueira aumentou em mais de seis vezes o teor de prolina.

O acúmulo de prolina pelas espécies estudadas durante o período de seca, pode representar um mecanismo de sobrevivência ao período de estresse, possivelmente, em função do ajustamento osmótico induzido por esse aminoácido. Quando em situação de baixa disponibilidade de água no solo, como ocorre durante a estação seca nas regiões semiáridas, as plantas necessitam reduzir o potencial hídrico de suas células para a manutenção da turgescência celular e esse ajuste se dá, especialmente, através do acúmulo de substâncias orgânicas que ajudam na osmorregulação, sendo a prolina uma dessas substâncias, além disso, a prolina atua na proteção das membranas contra os efeitos nocivos das temperaturas extremas e altas concentrações de íons inorgânicos (SILVA et al., 2004).

No que se refere à atividade das enzimas antioxidantes, foi registado um acréscimo de 784,67%; 160,34%; 100,11% e 97,73% da atividade da SOD nas plantas de favela brava, icó, umbuzeiro e angico, respectivamente, durante o período seco (Tabela 9). As demais espécies não apresentaram diferenças estatísticas entre a atividade da SOD entre os períodos chuvoso e seco. O aumento da atividade da SOD mostra uma resposta antioxidativa relacionada à maior produção de radical superóxido ( $O_2^{\cdot-}$ ) e peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) (OLIVEIRA et al., 2014).

**Tabela 9.** Atividade da superóxido dismutase (SOD) em dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2018.

Espécie	SOD (U SOD g <sup>-1</sup> MF)	
	Chuvoso	Seco
Angico	48,43 Bcd	95,76 Acd
Aroeira	54,82 Abcd	62,55 Acde
Canafístula	118,09 Aa	88,34 Acd
Catingueira	34,36 Ad	25,34 Ae
Favela-brava	16,57 Bd	146,59 Ab
Feijão bravo	87,11 Aabc	57,35 Ade
Icó	103,67 Bab	269,89 Aa
Juazeiro	36,14 Ad	54,08 Ade
Pereiro	20,21 Ad	32,90 Ae
Umbuzeiro	54,22 Bbcd	108,50 Abc

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey (p<0,05).

Com relação à atividade da enzima CAT, as espécies angico, catingueira e juazeiro apresentaram redução da atividade durante o período de seca (Tabela 10). Nas espécies aroeira e umbuzeiro foi observado aumento da atividade durante o período seco, um aumento registrado de 106,8% e 1526%, respectivamente. O aumento na atividade da CAT em plantas de aroeira e juazeiro no período de seca caracteriza a efetiva participação do sistema de defesa antioxidante no controle dos teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, uma vez que o aumento na atividade da CAT, bem como outras enzimas antioxidantes está relacionado a eficiência nos mecanismos de eliminação de EROs em plantas sob estresse (ZANDALINAS et al., 2017).

**Tabela 10.** Atividade da catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) em dez espécies de uma área de Caatinga no município de Ouricuri, Pernambuco, no início da estação seca e chuvosa durante o período de 2018.

Espécie	CAT ( $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ g}^{-1}\text{MF}^{-1}$ )		APX ( $\mu\text{mol AsA g}^{-1}\text{MF}^{-1}$ )	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca
Angico	1,65 Abc	0,46 Bc	9,06 Aabc	9,65 Ab
Aroeira	1,75 Bbc	3,62 Ab	20,60 Aab	11,33 Aab
Canafístula	1,03 Ac	1,68 Ac	7,94 Bbc	18,53 Aa
Catingueira	5,08 Aa	1,98 Bbc	8,04 Bbc	25,98 Aa
Favela-brava	1,25 Ac	0,96 Ac	3,08 Bc	28,63 Aa
Feijão bravo	1,34 Ac	0,71 Ac	14,83 Aabc	17,02 Aab
Icó	2,08 Abc	1,09 Ac	26,37 Aa	18,19 Aa
Juazeiro	3,49 Aab	1,63 Bc	18,12 Aabc	24,43 Aa
Pereiro	0,35 Ac	0,78 Ac	2,53 Bc	16,80 Aab
Umbuzeiro	0,57 Bc	9,27 Aa	6,18 Bbc	26,55 Aa

Letras iguais maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Quanto a atividade da enzima APX, foi registrado um aumento na atividade de 133,37%; 223,13%; 329,61%; 564,03% e 829,54% nas espécies canafístula, catingueira, umbuzeiro, pereiro e favela-brava, respectivamente, durante o período de seca. Essa resposta, maior atividade da enzima APX, é um mecanismo de proteção contra danos oxidativo causados pela alta produção de EROs.

A APX e a CAT são as duas enzimas mais importantes dentre os componentes de desintoxicação do H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (BHATT; TRIPATHI, 2011). O aumento na atividade das enzimas SOD e APX durante o período de seca, nas espécies de favela brava e umbuzeiro, sugerem uma sincronia no controle de EROs, uma vez que a SOD atua na formação de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a APX na eliminação de ERO (ZANDALINAS et al., 2017).

As espécies angico, aroeira, feijão bravo, icó e juazeiro não apresentaram diferença significativa para a atividade da APX, entre o período chuvoso e seco. No entanto, para Sharma et al. (2012), o fato de haver uma redução ou ausência na atividade de enzimas não significa ausência de defesa antioxidante contra as EROS, uma vez que os vegetais contam com componentes enzimáticos e não enzimáticos de proteção, como por exemplo, ascorbato, glutatona e carotenóides.

#### 4. CONCLUSÕES

A ocorrência de variações nas características foliares entre as espécies indica uma diversificação de estratégias na aquisição dos recursos disponíveis durante o período de seca na Caatinga.

As espécies aroeira, canafístula e faveleira reduzem sua área foliar durante o período seco. As espécies catingueira, feijão bravo, icó, juazeiro, pereiro e umbuzeiro não apresentaram mudanças da área foliar entre os períodos seco e chuvoso.

Todas as espécies estudadas, exceto o icó, aumentam a concentração de carboidratos, aminoácidos e prolina durante o período seco em decorrência da desidratação das células, com destaque para a catingueira que aumenta consideravelmente a concentração desses solutos durante o período de restrição hídrica.

O aumento na atividade das enzimas antioxidativas, SOD, CAT e APX, nas espécies favela brava, icó, umbuzeiro, angico, canafístula, catingueira e pereiro, entre os períodos seco e chuvoso é uma eficiente estratégia de defesa antioxidativa para a eliminação de Espécies Reativas de Oxigênio (ERO).

## 5. REFERÊNCIAS

AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA (APAC). **Meteorologia**. Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/meteorologia/>>. Acesso em: 02 abr. 2018.

ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

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**, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.

AZEVEDO, R. A.; ALAS, R. M.; SMITH, R. J.; LEA, P. J. Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. **Physiologia Plantarum**, v.104, p.280-292, 1998.

AZEVEDO NETO, A. D., NOGUEIRA, R. J. M. C., MELO FILHO, P. A., SANTOS, R. C. Physiological and biochemical responses of peanut genotypes to water deficit. **Journal of Plant Interactions**, v. 5, n. 1, p.1-10, 2010.

BATES, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Short communication. **Plant and Soil**, v. 39, p. 205-207, 1973.

BELTÃO, B. A.; MASCARENHAS, J. C.; MIRANDA, J. L. F.; SOUZA JUNIOR, L. C.; GALVÃO, M. J. T. G.; PEREIRA, S. N. **Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: Diagnóstico do município de Ouricuri, Estado de Pernambuco**. Recife: CPRM/PRODEEM, 2005.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas**. 2nd ed. Funep, Jaboticabal, 2003.

BHATT, I.; TRIPATHI, B.N. Plant peroxiredoxins: catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives. **Biotechnology Advances**, v. 29, n. 6, p. 850-859, 2011.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

COSTA, A. S.; FREIRE, A. L. O.; BAKKE, I. A.; PEREIRA, F. H. F. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit hídrico e posterior recuperação. **Irriga**, v. 20, n. 4, p. 705-717, 2015.

DONAGEMA, G. K.; CAMPOS, D. V. B.; CALDERANO, S. B.; TEIXEIRA, W. G.; VIANA, J. H. M. **Manual de Métodos de Análise do Solo**. 2ª ed. Rio de Janeiro: Embrapa, 2011. 230p.

DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, J. K., REBERS, P. A., SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, p. 350-356, 1956.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia (UFLA)**, v. 35, n.6, p. 1039-1042, 2011.

FREITAS, R. S.; SILVA, E. C. Respostas fisiológicas de mudas de *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae) à ciclos de suspensão de rega. **Scientia Plena**, v. 14, n. 5, p. 1-12, 2018.

GARCIA, P. M. A.; ASEGA, M. F.; SILVA, E. A.; CARVALHO, M. A. M.; Effect of drought and re-wetering on fructan metabolism in *Veronica herbacea* (Vell.) Rusby. **Plant physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 664-670, 2011.

GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010. 368p.

GARNIER, E.; LAURENT, G.; BELLMANN, A.; DEBAIN, S.; BERTHELIER, P.; DUCOUT, B.; ROUMET, C.; NAVAS, L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p.69-83, 2001.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutase. I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v.59, p.309-314, 1977.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in a abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 909-930, 2010.

GUERREIRO, M. J. S.; ANDRADE, E. M.; ABREU, I.; LAJINHA, T. Long-term variation of precipitation indices in Ceará State, Northeast Brazil. **International Journal of Climatology**, v. 33, n. 14, p. 2929- 2939, 2013.

HUNT, R. **Plant growth curves**. The functional approach to growth analysis. Edward Arnold: London, 1982.

JALEEL, C. A., MANIVANNAN, P., KISHOREKUMAR, A., SANKAR, B., GOPI, R., SOMASUNDARAM, R., PANNEERSELVAM. Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. **Colloids and Surfaces B. Biointerfaces**, v. 59, p. 150-157, 2007.

JUNG, V.; VIOLLE, C.; MONDY, C.; HOFFMANN, L.; MULLER, S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. **Journal Ecology**, v.98, p.1134-1140, 2010.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. CHBA. Ed. Rima, São Carlos. 531p. 2006.

LECHINOSKI, A.; FREITAS, J. M. N.; CASTRO, D. S.; LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; CUNHA, R. L. M. Influência do estresse hídrico nos teores de proteínas e

aminoácidos solúveis totais em folhas de teca (*Tectona grandis* L. f.). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, supl. 2, p. 927-929, 2007.

MARTIN, T. N.; MARCHESE, J. A.; SOUSA, A. K. F.; CURTI, G. L.; FOGOLARI, H.; CUNHA, V. S. Uso do software ImageJ na estimativa de área foliar para a cultura do feijão. **Revista Interciência**, v. 38, n. 12, p. 843-845, 2013.

NAKANO, Y., ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidases in spinach chloroplast. **Plant Cell Physiology**, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

NEPOMUCENO, A. L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J. R. B.; OYA, T. Tolerância à seca em plantas: mecanismos fisiológicos e moleculares. **Biotecnologia Ciência & Desenvolvimento**, Brasília, v. 4, n. 23, p. 12-18, 2001.

OLIVEIRA, L. B.; RIBEIRO, M. R.; FERRAZ, F. B.; JACOMINE, P. K. T. Classificação de solos planossólicos do Sertão do Araripe (PE). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 27, p. 685-693, 2003.

OLIVEIRA, T. R.; SANTOS, M. D. S.; FIGUEIREDO, M. F.; FONTENELLE, R. O. S.; ANDRADE, L. B. Enzimas, inibidores de proteases e atividade antibacteriana de extratos aquosos de sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. **Enciclopédia Biosfera**, Centro Científico Conhecer, v. 10, n. 18, 2014.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.60, p. 324-349, 2005.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PESCADOR, D. S.; BELLO, F.; VALLADARES, F.; ESCUDERO, A. Plant trait variation along an altitudinal gradient in Mediterranean High Mountain Grasslands: Controlling the species turnover effect. **Plos one**, v. 10, n. 3, p. 1-11, 2015.

RAO, D. E.; CHAITANYA, K. V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants. **Biologia Plantarum**, v. 60, n. 2, p. 201-218, 2016.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, p. 143-164, 2003.

SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A.; OLIVEIRA, J. B.; COELHO, M. R.; LUMBRERAS, J. F.; CUNHA, T. J. F. (Ed.). **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2. ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306 p.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Análise preliminar das trocas gasosas, fluorescência da clorofila e potencial hídrico de plantas de juazeiro em uma região semi-árida de Sergipe, Brasil. **Revista Scientia Plena**, v.10, n.2, p.1-10, 2014.

SHARMA, P., JHA, A. B., DUBEY, R. S., PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, n.ID 217037, p. 1-26, 2012.

SLAMA, I.; ABDELLEY, C.; BOUCHEREAU, A.; FLOWERS, T.; SAVOURÉ, A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. **Annals of Botany**, v. 115, p. 433-447, 2015.

SILVA, A. M. L.; LOPES, S. F.; VITÓRIO, L. A. P.; SANTIAGO, R. R.; MATTOS, E. A.; TROVÃO, D. M. B. M. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, p. 229-237, 2014.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D.; BRITO, J. Z.; CABRAL, E. L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia, Sér. Bot.**, v. 59, n. 2, p. 201-205, 2004.

SILVA, E. C.; SILVA, M. F. A.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B. Growth evaluation and water relations of *Erythrina velutina* seedlings in response to drought stress. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v. 22, n. 4, p. 225-233, 2010a.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. G. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 69, n. 3, p.279-285, 2010b.

SILVEIRA, J. A. G.; LIMA, J. P. M. S.; CAVALCANTI, F. R.; MAIA, J. M.; VIÉGAS, R. A. Salt induced oxidative response in plants: damage or protection? In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L.; CAVALCANTE, U. M. T. (eds). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: MXM Gráfica e Editora. p. 106-117, 2005.

SOUZA, M. T. C.; SILVA, M. E. F.; PAULO, P. F. M.; RIBEIRO, A. B.; ANDRADE, A. P.; CASSUCE, M. R. **Caracterização climática e o efeito do estresse hídrico sob as plantas nativas da caatinga**. PUBVET, v.8, n. 1, Ed. 250, 2014.

TEREZA, W.; MITCHELL, V. J.; DRISCOLL, S. D.; LAWLOR, D. W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, v. 401, 1999.

TURUNEN, M.; LATOLA, K. UV-B radiation and acclimation in timberline plants. **Environ Pollut**, 2005.

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids**, v.35, p.753-759, 2008.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. Determination of amino acids with ninhydrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

ZANDALINAS, S. I.; BALFAGÓN, M.; ARBONA, V.; GÓMEZ-CADENAS, A. Modulation of antioxidant defense system is associated with combined drought and heat stress tolerance in citrus. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 953, 2017.

## CAPÍTULO II

### **RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS NO CRESCIMENTO INICIAL DE *Senna spectabilis* var. *excelsa* E *Moringa oleifera* Lam SUBMETIDAS À RESTRIÇÃO HÍDRICA**

## RESUMO

Entender as variáveis que promovem a estabilidade de espécies em ambientes áridos e semiáridos é essencial para o uso sustentável dos recursos naturais sem perda da biodiversidade. Diante disso, objetivou-se identificar os mecanismos fisiológicos utilizados durante a fase inicial de desenvolvimento de plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby (canafístula) e *Moringa oleifera* Lam. submetidas a períodos de restrição hídrica. Foram realizadas análise de crescimento, relações hídricas, trocas gasosas e pigmentos fotossintetizantes em plantas de canafístula e moringa submetidas aos períodos de 0, 5, 10 e 15 dias de suspensão de rega. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. As plantas de canafístula não apresentaram redução da altura do caule, número de folhas, diâmetro do caule e massa seca da raiz e parte aérea, quando submetidas a restrição hídrica, reduzindo apenas o comprimento das raízes; enquanto que as plantas de moringa reduzem a altura e diâmetro do caule, e mantém o número de folhas e comprimento da raiz. As plantas de canafístula e moringa apresentaram comportamento semelhante com relação ao potencial hídrico e teor relativo de água (TRA), havendo reduções após cinco dias de suspensão de rega. A canafístula e moringa apresentam comportamento semelhante com relação às trocas gasosas, apresentando redução da fotossíntese, transpiração e condutância estomática quando submetidas à deficiência hídrica. Ambas as espécies apresentam redução dos teores de clorofila *a*, *b* e carotenóides quando submetidas a cinco dias de suspensão de rega. A canafístula e a moringa apresentam mecanismos distintos de tolerância ao estresse hídrico.

**Palavras-chave:** Canafístula, estresse hídrico, moringa, potencial hídrico, pigmentos fotossintetizantes.

## ABSTRACT

Understanding the variables that promote species stability in arid and semi-arid environments is essential for the sustainable use of natural resources without loss of biodiversity. The objective was to identify the physiological mechanisms used during the initial phase of development of canafistula and moringa plants submitted to periods of water restriction. Growth analysis, water relations and gas exchange were performed in canafistula and moringa plants submitted to periods of 0, 5, 10 and 15 days of irrigation suspension. The data were submitted to analysis of variance and the means were compared by Tukey test at the 5% of significance. The plant canafistula showed no reduction in stem height, number of leaves, stem diameter, root dry weight and shoot when subjected to water restrictions, reducing only the length of the roots; while the moringa plants reduce the height and diameter of the stem, and maintains the number of leaves and length of the root. The moringa plants and showed similar canafistula comportatemnto with respect to the water potential and relative water content (TRA), there reductions after five days of watering suspension. The canafistula and moringa exhibit similar behavior in relation to gas exchange, down photosynthesis, transpiration and stomatal conductance when subjected to water deficit. Both species present reduced levels of chlorophyll *a*, *b* and carotenoids when submitted to five days of irrigation suspension. The canafistula and the moringa present different mechanisms of tolerance to water stress.

**Keywords:** Canafistula, water stress, moringa, water potential, photosynthetic pigments.

## 1. INTRODUÇÃO

A região do semiárido é caracterizada por apresentar solos rasos com baixa capacidade de retenção de água, irregularidade das chuvas e longo período de seca, com cerca de 8 a 10 meses secos (SANTOS et al., 2017). Devido a estas características, apresenta espécies de plantas adaptadas ao déficit hídrico, cuja vegetação se caracteriza por ser predominantemente xerófila, caducifólia, geralmente perde as folhas no período de estiagem, apresenta sistema radicular bem desenvolvido e fechamento estomático nos períodos mais quentes para reduzir a transpiração (GARIGLIO et al., 2010; MOURA et al., 2016).

A baixa disponibilidade hídrica acarreta restrição ao crescimento das plantas e pode ocasionar mudanças fisiológicas não somente no sistema radicular, como também na redução da produção de folhas novas, aceleração da senescência e abscisão das folhas, além de fechamento dos estômatos nos horários de maior demanda evaporativa para reduzir o potencial hídrico interno das suas células (TAIZ; ZEIGER, 2013; SOUZA et al., 2014).

O potencial hídrico foliar é um parâmetro que descreve o estado energético da água no interior da planta, e junto ao teor relativo de água na folha, são as variáveis que melhor possibilitam saber de que forma se encontra o estado hídrico da planta. À medida que o potencial hídrico decresce, a atividade fotossintética diminui, podendo este efeito estar relacionado à redução da condutância estomática e, ao aumento da temperatura das folhas (LARCHER, 2006). Se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte, o potencial hídrico da folha diminui, levando ao fechamento dos estômatos e redução da fotossíntese (COSTA; MARENCO, 2007).

Canafístula (*Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby), pertencente à família Fabaceae, é uma espécie bastante encontrada na região do semiárido, amplamente utilizada no paisagismo e como recurso medicinal, devido as suas propriedades antimicrobiana, anti-inflamatória e antioxidativa, além disso, apresenta grande potencial para recomposição de áreas degradadas (SILVA et al., 2011; BAPTISTEL et al., 2014).

A moringa (*Moringa oleifera* Lam.) é uma espécie arbórea pertencente à família Moringaceae, nativa da Índia, que apresenta diversas aplicabilidades, como utilização na alimentação, prevenção e tratamento de doenças, purificação de água e em indústrias de cosméticos (SILVA et al., 2017). Por ser uma espécie adaptada a diferentes ambientes, vem sendo apontada como alternativa para a região do semiárido, podendo ser uma opção de cultivo para geração de renda para a população.

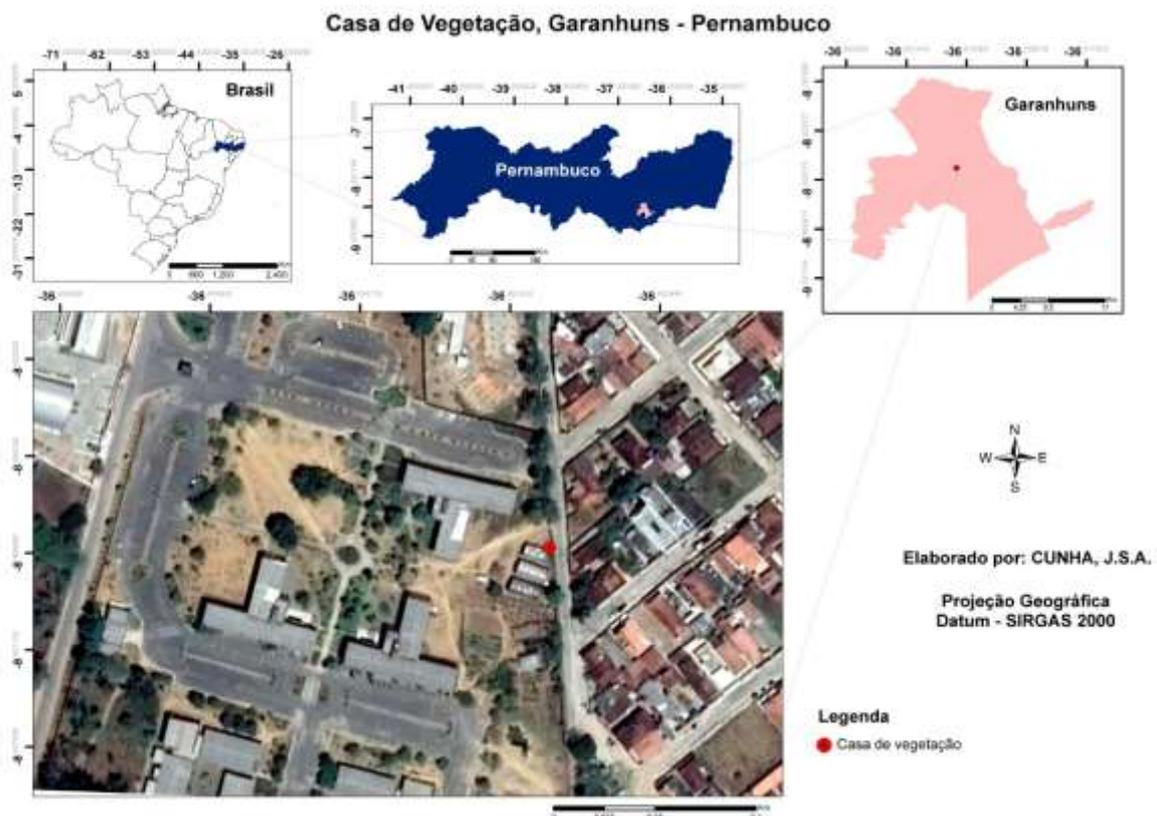
As plantas encontradas na Caatinga apresentam diversas adaptações fisiológicas às condições de estresse hídrico. Entender as variáveis que promovem a estabilidade de espécies em ambientes áridos e semiárido é essencial para o uso sustentável dos recursos naturais sem perda da biodiversidade. Diante disso, objetivou-se identificar os mecanismos fisiológicos utilizados durante a fase inicial de desenvolvimento de plantas de canafístula e de moringa, submetidas a períodos de restrição hídrica.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Caracterização da área de estudo

O experimento foi realizado em casa de vegetação na Unidade Acadêmica de Garanhuns da Universidade Federal Rural de Pernambuco, no município de Garanhuns - Pernambuco (Figura 1). O município está localizado na Mesorregião do Agreste Pernambucano, com área de 472,461 Km<sup>2</sup>, distante 230 Km do Recife, a uma altitude de 842 m e coordenadas 08°53'25" S e 36°29'34" W. A vegetação predominante é de Floresta Subcaducifólia. O clima, segundo a classificação de Köppen, é classificado como tropical de altitude do tipo Cs'a, com temperatura média anual de 21°C e precipitação média anual de 1.038 mm. O período chuvoso vai de abril a agosto. Os valores médios de precipitação e temperatura durante o período de realização do experimento (novembro de 2018 a janeiro de 2019) variaram de 6,2 a 40 mm e 22 a 23°C, respectivamente (INMET, 2019).

**Figura 1.** Localização da casa de vegetação da Unidade Acadêmica de Garanhuns, Universidade Federal Rural de Pernambuco, em Garanhuns -PE.



Utilizou-se sementes de duas espécies, uma nativa, *Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby (canafístula), e uma exótica, *Moringa oleifera* Lam (moringa). A coleta das sementes de canafístula foi realizada na zona rural do município de Ouricuri - Pernambuco, e das sementes de moringa na zona rural do município de Natuba - Paraíba. Foram coletadas sementes da copa de cinco árvores matrizes, das duas espécies, durante os meses de setembro a dezembro de 2017. Após o beneficiamento, as sementes permaneceram armazenadas em sacos de polietileno, sob temperatura de 10°C, até a realização do experimento.

As sementes das duas espécies foram semeadas em bandejas de polietileno com dimensões de 0,40 x 0,30 x 0,10 m de comprimento, largura e profundidade, respectivamente, contendo como substrato areia lavada umedecida com água destilada até 80% da sua capacidade de retenção, com quatro repetições de 25 sementes para cada espécie. As sementes de canafístula foram escarificadas em lixa para madeira nº 80, do lado oposto à emissão da radícula, para superação da dormência física. A irrigação foi realizada diariamente com água potável.

Após 15 dias da emergência, as plântulas foram transplantadas para vasos de polietileno com capacidade de 8 Kg, deixando-se duas plantas por vaso. Como substrato, foi utilizado solo coletado na zona rural do município de Arcoverde - PE. O solo apresentou as seguintes características químicas: pH:7,1, P: 8 mg/dm<sup>3</sup>, K: 0,10 cmolc/dm<sup>3</sup>, Al: 0 cmolc/dm<sup>3</sup>, Ca: 3,35 cmolc/dm<sup>3</sup> e Mg: 0,90 cmolc/dm<sup>3</sup>. Foi realizado o controle de pulgões utilizando o inseticida ACETA<sup>®</sup>, seguindo as recomendações do fabricante, e realizada adubação com 30 e 45 dias após o transplântio utilizando fertilizante foliar UBYVERDE<sup>®</sup>, conforme as recomendações do fabricante.

Após o período de aclimação de 60 dias, as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos hídricos: zero dias de suspensão de rega (com realização de rega continua mantendo a capacidade do pote a 80%), suspensão total da rega por 5 dias, 10 e 15 dias. Ao final do período de estresse, foram realizadas as análises de crescimento, relações hídricas e trocas gasosas.

## 2.2 Análises de crescimento

O crescimento foi avaliado por meio da medição da altura do caule (AC) com o auxílio de régua milimetrada, considerando a distância entre o colo e o ponto de inserção da folha mais jovem completamente expandida; contagem do número de folhas completamente expandidas; diâmetro do caule, mensurado com auxílio de paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, e

comprimento das raízes com o auxílio de régua milimetrada. Em seguida, separadamente, a parte aérea e raízes de cada espécie foram colocadas em estufa de aeração forçada a  $65 \pm 5^\circ\text{C}$ , até peso constante, para determinação da massa seca da raiz e parte aérea.

### **2.3 Relações hídricas**

Para avaliar o comportamento das espécies sob deficiência hídrica foi determinado o potencial hídrico no horário de 12 h, utilizando-se a segunda folha completamente expandida de cada planta, que foi imediatamente envolta em filme plástico e armazenada em recipiente refrigerado e logo em seguida foi realizada a análise em bomba de pressão de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965), no Laboratório de Biologia da Unidade Acadêmica de Garanhuns. Na ocasião da coleta de material em casa de vegetação, para o  $\Psi_f$ , coletou-se o material para analisar o teor relativo de água (TRA). Foi coletada a terceira folha completamente expandida de cada planta e, de cada folha, foram cortados dez discos do limbo foliar, que foram pesados e obtidos o seu peso fresco, túrgido e seco, de acordo com Cairo (1995).

### **2.4 Trocas gasosas**

A fotossíntese líquida ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) foram determinadas na terceira folha completamente expandida a partir do ápice. A análise foi realizada na casa de vegetação, no período da manhã (entre 9:00 e 10:30 h), utilizando-se o analisador de gases a infravermelho portátil (IRGA - LCPro SD, ADC). A partir dos dados de trocas gasosas, foi estimada a eficiência instantânea do uso da água, dada pela razão entre  $A$  e  $E$  (EIUA -  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ).

### **2.5 Teores de pigmentos fotossintetizantes**

Das mesmas folhas que foram avaliadas as trocas gasosas, foi coletado 100 mg do limbo foliar, que foi cortado em pequenos fragmentos e vertidos para tubos rosqueáveis, protegidos da luz, contendo 10 mL de álcool etílico P.A. a 95%, onde permaneceram armazenados em geladeira durante 24 horas. Após esse período, foram realizadas as leituras em espectrofotômetro (modelo SP-220, Biospectro) nos comprimentos de onda de 470 nm, 649 nm

e 664 nm, para a determinação da clorofila *a*, *b*, total e carotenoides. Os teores dos pigmentos foram calculados de acordo com a metodologia de Lichtenthaler e Buschmann (2001).

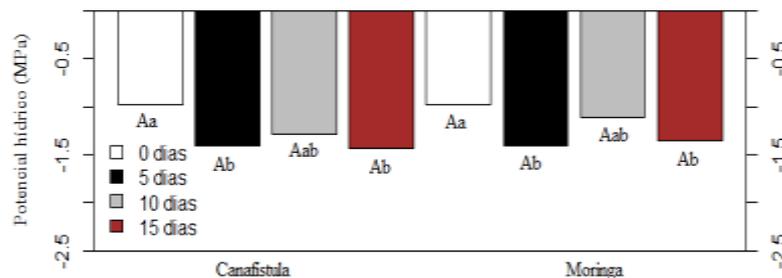
## **2.6 Análise Estatística**

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado no esquema fatorial 2 x 4, sendo duas espécies (canafístula e moringa) e quatro tratamentos de suspensão de rega (0, 5, 10 e 15 dias), com 10 repetições cada tratamento. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância, com uso do software SISVAR, versão 5.6 (FERREIRA, 2011).

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Quando em situações de indisponibilidade hídrica, o potencial pode decrescer devido à diminuição da quantidade de água na folha. As plantas de canafístula e moringa apresentaram comportamento semelhante com relação ao potencial hídrico ( $\Psi_f$ ), não havendo diferença estatística entre as espécies. Com relação aos tratamentos, o potencial hídrico foliar foi reduzido nas plantas submetidas à suspensão das regas diárias, com redução de 45% e 37% para canafístula e moringa, respectivamente, ao final dos 15 dias de suspensão das regas (Figura 2). Níveis menos negativos de potencial hídrico refletem a disponibilidade de água no solo ou adaptações bem-sucedidas às condições estressantes. De acordo com Sanches et al. (2017), valores de potencial hídrico em plantas sob restrição hídrica que ultrapassaram -1,0 MPa evidenciam aspectos visíveis de deficiência hídrica nas plantas.

**Figura 2.** Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) em plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Moringa oleifera* Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega.

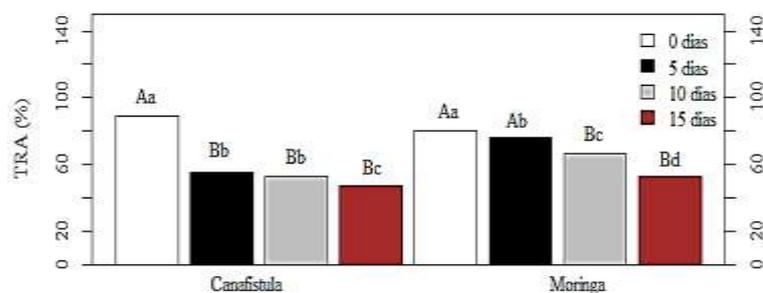


Letras maiúsculas comparam as espécies e minúsculas os tratamentos. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Quanto ao teor relativo de água (TRA), observa-se que em ambas as espécies, após cinco dias de suspensão de rega, houve redução do TRA, chegando a uma redução de 47,5% e 34% ao final dos 15 dias de suspensão de regas nas plantas de canafístula e moringa, respectivamente (Figura 3). As plantas de canafístula e moringa tiveram suas relações hídricas bastante afetadas pela redução do TRA, indicando uma maior sensibilidade ao estresse hídrico dessas espécies.

O potencial hídrico foliar e o teor relativo de água na folha são as variáveis que melhor possibilitam saber de que forma se encontra o estado hídrico da planta. Trovão et al. (2007) estudaram os aspectos fisiológicos de algumas espécies da Caatinga e afirmaram que o potencial hídrico dessas espécies é bastante sensível à variação da quantidade de água no solo, uma vez que as espécies apresentaram aumento do potencial hídrico do período seco para o chuvoso, demonstrando sensibilidade à variação do teor de água no solo.

**Figura 3.** Teor relativo de água (TRA) em plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Moringa oleifera* Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega.



Letras maiúsculas comparam as espécies e minúsculas os tratamentos. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

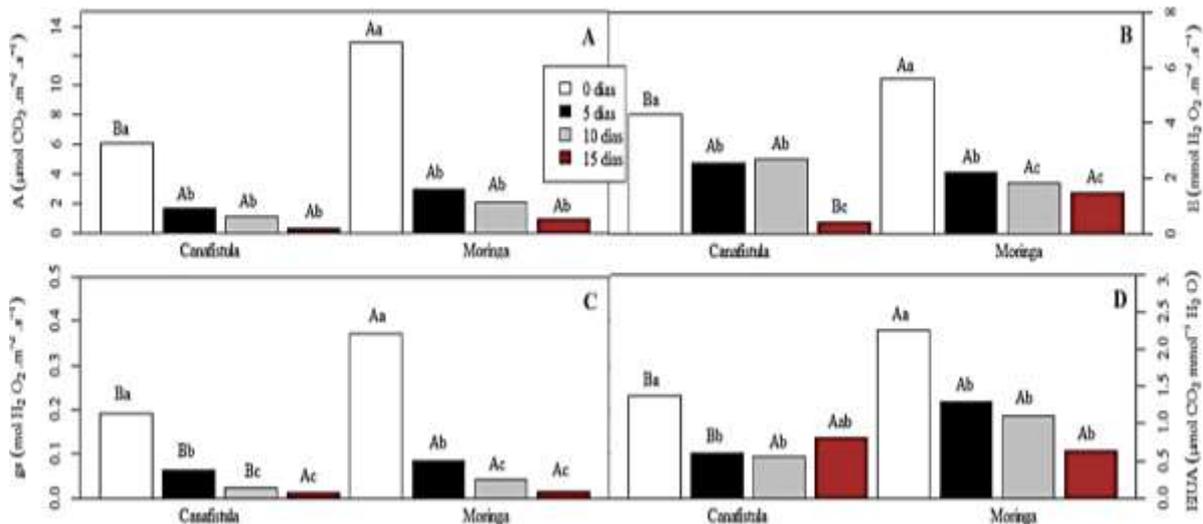
Pode-se verificar que, em ambas as espécies, as trocas gasosas foram afetadas em condições de estresse hídrico. Nas plantas de canafístula, a taxa de fotossíntese líquida foi de  $6,05 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e após 5, 10 e 15 dias de suspensão de regas houveram reduções de aproximadamente 72%, 81% e 94%, respectivamente (Figura 4A). Comportamento semelhante foi verificado para as plantas de moringa, que apresentaram fotossíntese de  $12,96 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e sob estresse tiveram reduções de 77%, 84% e 92%, após 5, 10 e 15 dias de suspensão de rega, respectivamente.

A transpiração das plantas de canafístula e moringa apresentaram comportamento similar ao observado na fotossíntese, ou seja, as plantas submetidas à deficiência hídrica tiveram valores significativamente inferiores às plantas que foram submetidas a rega contínua (Figura 4B). Nas plantas de canafístula houve reduções de aproximadamente 41%, 38% e 90% e na moringa as reduções foram de aproximadamente 60%, 67% e 73% após 5, 10 e 15 dias de suspensão de regas, respectivamente.

Para a condutância estomática ( $g_s$ ), observa-se na Figura 4C, que a menor abertura dos estômatos foi verificada com 15 dias de suspensão de rega, quando as plantas apresentaram condutância estomática de  $0,013 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  e  $0,016 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , nas espécies de canafístula e moringa, respectivamente, enquanto as plantas submetidas a rega contínua (zero dia) tiveram condutância estomática de  $0,192 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  e  $0,372 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Uma das primeiras respostas das plantas a estresse abióticos, como o estresse hídrico, é o fechamento estomático, como uma estratégia para evitar ou limitar a perda de água pelos estômatos. Com isso, a redução da condutância estomática, limita a absorção de  $\text{CO}_2$  para a realização da fotossíntese e reduz a perda de água pela transpiração (TURAN et al., 2010).

**Figura 4.** Trocas gasosas em plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Moringa oleifera* Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega. **A** - Fotossíntese líquida (A), **B** - Transpiração (E), **C** - Condutância estomática (gs), **D** - Eficiência instantânea do uso da água (EIUA).



Letras maiúsculas comparam as espécies e minúsculas os tratamentos. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Com relação à eficiência instantânea do uso da água, houveram reduções de aproximadamente 55%, 59% e 40% para as espécies de canafístula após 5, 10 e 15 dias de suspensão de rega, respectivamente. Já para a moringa, as reduções foram de aproximadamente 42%, 51% e 72% após 5, 10 e 15 dias de suspensão de rega (Figura 4D), indicando que as espécies respondem de maneira similar quando submetidas à deficiência hídrica. No início do estabelecimento da deficiência hídrica, a eficiência instantânea do uso da água (A/E) pode ser incrementada, uma vez que o fechamento parcial dos estômatos vai afetar mais a saída de molécula de água que a quantidade de  $\text{CO}_2$  fixado (SILVA et al., 2010). No entanto, se os efeitos da seca persistirem a A/E vai diminuir drasticamente em função da baixa concentração de  $\text{CO}_2$  intracelular ( $C_i$ ) e da inibição do metabolismo foliar (AHMED, 2009; TURKAN, 2011).

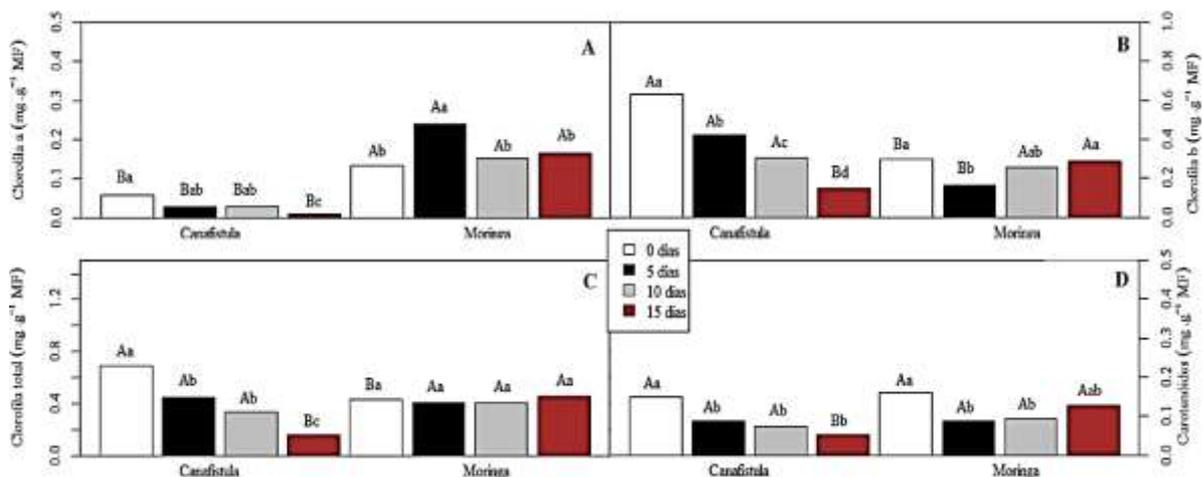
Os valores da transpiração mostraram relação direta com a condutância estomática e com a fotossíntese, sugerindo que o fechamento dos estômatos, durante a suspensão da irrigação, ocasionou uma diminuição na condutância estomática, que, possivelmente, resultou em uma menor difusão do  $\text{CO}_2$  para o interior das folhas e, conseqüentemente, redução da fotossíntese.

A redução da transpiração se dá em decorrência do fechamento estomático, que é uma das primeiras respostas da planta à redução da disponibilidade de água. Segundo Larcher (2006), a transpiração e a resistência difusiva (que é inversamente proporcional à condutância

estomática) são processos que têm sido correlacionados ao déficit hídrico. Em condições normais, a taxa de transpiração nas folhas é determinada especialmente pela radiação, déficit de saturação e pela condutância estomática. Mariano et al. (2009) verificaram que a suspensão da irrigação das plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Fr. All.), por cinco dias, provocou alterações na transpiração, fotossíntese e condutância estomática.

Os teores de pigmentos fotossintéticos foram reduzidos com o aumento do estresse hídrico nas plantas de canafístula, como pode ser observado na Figura 5. O teor de clorofila *a* foi reduzido de 0,059 mg.g<sup>-1</sup>.MF para 0,009 mg.g<sup>-1</sup>.MF, ao final de 15 dias de suspensão de rega, uma redução de aproximadamente 85% (Figura 5A). Enquanto que para as plantas de moringa, foi observado um aumento no teor de clorofila *a* com cinco dias de suspensão de rega (0,241 mg.g<sup>-1</sup>.MF), após 10 dias de suspensão de rega houve redução de aproximadamente 37% do teor de clorofila *a* (0,155 mg.g<sup>-1</sup>.MF).

**Figura 5.** Teores de pigmentos fotossintetizantes em plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Moringa oleifera* Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega. **A** - Clorofila *a*; **B** - Clorofila *b*; **C** - Clorofila total; **D** - Carotenóides.



Letras maiúsculas comparam as espécies e minúsculas os tratamentos. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Para o teor de clorofila *b*, houve redução no teor com aumento do estresse hídrico nas plantas de canafístula, sendo reduzido de 0,632 mg.g<sup>-1</sup>.MF para 0,147 mg.g<sup>-1</sup>.MF, ao final de 15 dias de suspensão de rega (Figura 5B). Para as plantas de moringa houve diferença apenas após cinco dias de suspensão de rega, apresentando teor de clorofila *b* de 0,162 mg.g<sup>-1</sup>.MF, enquanto as plantas submetidas a rega diária tiveram teor de clorofila *b* de 0,298 mg.g<sup>-1</sup>.MF. Para os demais tempos de suspensão de rega nas plantas de moringa não houve diferença significativa.

O teor de clorofila total das plantas de canafístula foi reduzido em cerca de 77% com aumento do tempo de suspensão de rega, até 15 dias (Figura 5C). Enquanto que para a moringa, as plantas mantiveram o teor de clorofila total com aumento do tempo das suspensões de rega, não havendo diferença significativa entre os tratamentos. A redução nos teores de clorofila total durante os períodos de restrição hídrica nas plantas de canafístula pode ser considerada como um mecanismo adaptativo de baixa absorção de energia, de acordo com Blogin et al. (2016).

Para os teores de carotenoides, houve redução com aumento do tempo de estresse, sendo verificado redução de 65% nas plantas de moringa e 41% nas plantas de canafístula, ao final de cinco dias de suspensão de rega (Figura 5D). Após esse período, cinco dias, o teor de carotenóides manteve-se sem alterações significativas nas plantas de canafístula e moringa.

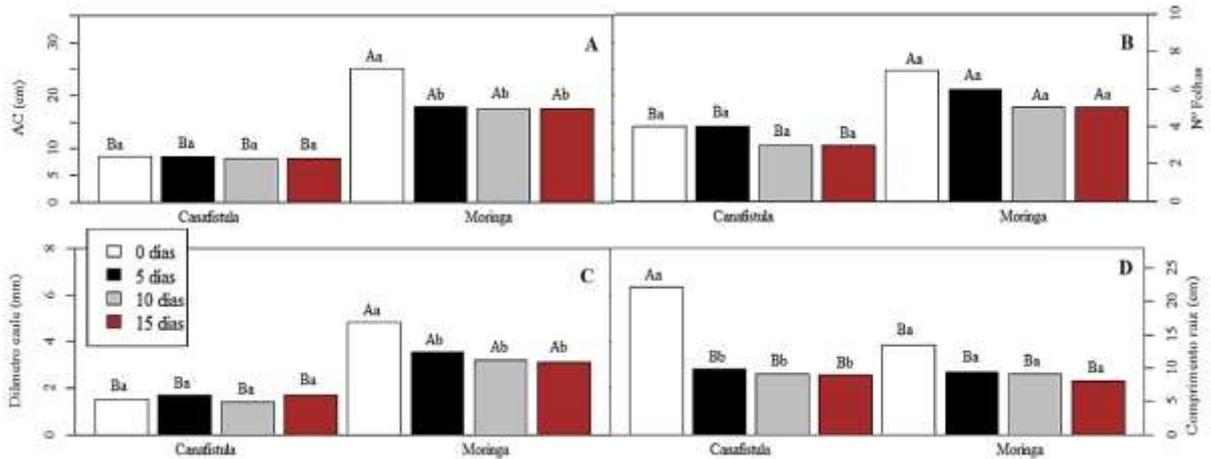
Os carotenóides são pigmentos que atuam na fotoproteção das moléculas de clorofila, dissipando a energia dos fótons capturados na forma de calor ou fluorescência, diminuindo o risco de fotoinibição (LIMA et al., 2004). De acordo com Park e Jung (2016), a manutenção dos níveis de carotenóides em condições de déficit hídrico, indica um mecanismo de tolerância das plantas ao estresse, visto que, em condições ambientais adversas, as mudanças nos teores desses pigmentos compreendem uma das primeiras respostas na linha de defesa das plantas.

A altura do caule, número de folhas, diâmetro do caule e comprimento das raízes de plantas de canafístula e moringa, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega, encontra-se na Figura 6. Para as plantas de canafístula, não houve diferença estatística para a altura do caule, número de folhas e diâmetro do caule, com valores de altura variando de 8,2 a 8,5 cm, 3 a 4 folhas por planta, 1,39 a 1,71 mm para diâmetro do caule. Já para o comprimento da raiz de plantas de canafístula houve redução de 55% do comprimento com início da suspensão das regas (Figura 6A).

O déficit hídrico imposto às plantas de moringa reduziram o crescimento da altura do caule em 32%, com a suspensão de rega por cinco dias, mantendo essa redução para 10 e 15 dias de suspensão de rega (Figura 6A). Comportamento semelhante foi verificado para o diâmetro do caule nas plantas de moringa; enquanto que para o número de folhas e comprimento da raiz não houve diferença significativa, com valores variando de 5 a 7 para o número de folhas e 8 a 13,5 cm para o comprimento da raiz.

O crescimento é um dos processos fisiológicos mais sensíveis a deficiência hídrica, devido a redução da pressão do turgor celular, que afeta a expansão celular limitando o crescimento e desenvolvimento da planta.

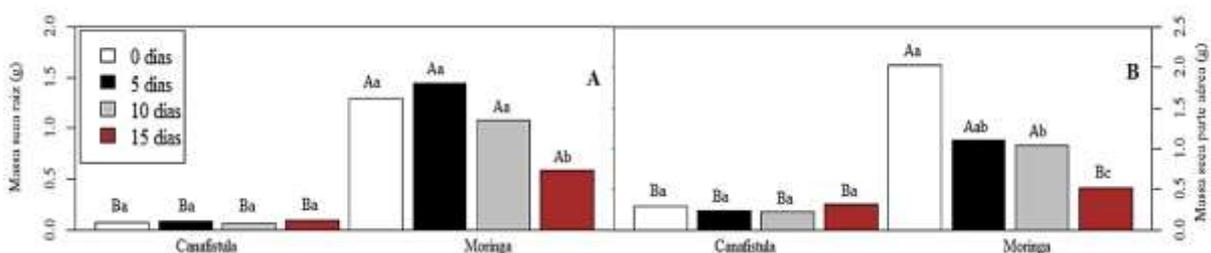
**Figura 6.** Análise de crescimento em plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Moringa oleifera* Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega. **A** - Altura do caule (AC), **B** - Número de folhas, **C** - Diâmetro do caule, **D** - Comprimento da raiz.



Letras maiúsculas comparam as espécies e minúsculas os tratamentos. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

A restrição hídrica imposta não comprometeu o acúmulo de massa seca das raízes e parte aérea das plantas de canafístula (Figura 7A e B). Com relação à massa seca das plantas de moringa, a suspensão de água por 15 dias, reduziu a produção da matéria seca das raízes em 54% e de 75% para a parte aérea.

**Figura 7.** Massa seca em plantas de *Senna spectabilis* var. *excelsa* e *Moringa oleifera* Lam, após 60 dias de cultivo, submetidas a diferentes períodos de suspensão de rega. **A** – Massa seca da raiz, **B** - Massa seca parte aérea.



Letras maiúsculas comparam as espécies e minúsculas os tratamentos. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

A raiz é o primeiro órgão responsável pela captação de água e de nutrientes, e dependendo da espécie, pode haver a inibição no desenvolvimento de novas raízes (ZOLLA et al, 2010). Algumas espécies, como o umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.), investem na diminuição de produção de matéria seca das folhas para investir na produção de matéria seca do sistema radicular, com finalidade de explorar e captar o máximo de recursos do solo (SILVA

et al., 2008). Resultado semelhante também foi verificado por Almeida et al. (2014) em plântulas de cumaru (*Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Smith), observando-se um maior comprimento das raízes e acúmulo de reservas no sistema radicular dessa espécie, quando submetida a algum estresse hídrico.

#### 4. CONCLUSÃO

As plantas de canafístula e moringa tiveram padrão de crescimento diferenciado. As plantas de canafístula não apresentam redução da altura do caule, número de folhas, diâmetro do caule e massa seca da raiz e parte aérea quando submetidas a restrição hídrica, reduzindo apenas o comprimento das raízes. As plantas de moringa, a partir de cinco dias de restrição hídrica, reduzem a altura e diâmetro do caule, e mantém o número de folhas e comprimento da raiz.

As plantas de canafístula e moringa apresentam mecanismo semelhantes de tolerância ao estresse hídrico, com reduções drásticas do potencial hídrico, teor relativo de água, fotossíntese, transpiração, condutância estomática, teores de clorofila *a*, *b* e carotenóides quando submetidas a cinco dias de suspensão de rega.

## 5. REFERÊNCIAS

AHMED, C. B.; BEN ROUINA, B.; SENSOY, S.; BOUKHRIS, M.; BEM ABDALLAH, F. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, p. 345-352, 2009.

ALMEIDA, J. P. N.; PINHEIRO, C. L.; LESSA, B. F. T.; GOMES, F. M.; MEDEIROS FILHO, S. Estresse hídrico e massa de sementes na germinação e crescimento de plântulas de *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Smith. **Revista Ciência Agronômica**, v. 45, n. 4, p. 777-787, 2014.

BAPTISTEL, A. C.; COUTINHO, J. M. C. P.; LINS NETO, E. M. F.; MONTEIRO, J. M. Plantas medicinais utilizadas na Comunidade Santo Antônio, Currais, Sul do Piauí: um enfoque etnobotânico. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v.16, n.2, supl. I, p.406-425, 2014.

BILGIN, A.; ZEREN, Y.; GUZEL, S. Foliar N and P reporption and nutrient (N, P, C, and S) contents of *Vaccinium arctostaphylos* L. and *Vaccinium myrtillus* L. from East Black Sea region of Turkey. **Turkish Journal of Botany**, v. 40, p. 137-146, 2016.

CAIRO, P. A. R. **Curso básico de relações hídricas de plantas**. Vitória da Conquista: Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia. Departamento de Fitotecnia e Zootecnia, 1995, 32 p.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v.37, n.2, p.229-234, 2007.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia (UFLA)**, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, 2011.

GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010. 368p.

INMET – **Instituto Nacional de Meteorologia**. Disponível em: <[www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br)>. Acesso: 01 fev 2019.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos, São Paulo. Editora Rima, 2006, 531p.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. **Current Protocols in Food Analytical chemistry**, p.431-438, 2001.

LIMA, M. G. S.; LOPES, N. F.; BACARIN, M. A.; MENDES, C. R. Efeito do estresse salino sobre a concentração de pigmentos e prolina em folhas de arroz. **Bragantia**, v. 63, n. 3, p. 335-340, 2004.

MARIANO, K. R.; BARRETO, L. S.; SILVA, A. H. B.; NEIVA, G. K. P.; AMORIM, S. Fotossíntese e tolerância protoplasmática foliar em *myracrodruon urundeuva* Fr. All. submetida ao déficit hídrico. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 1, p. 72-77, 2009.

MOURA, M. M. S.; COSTA, G. B. R.; PALÁCIO, H. A. Q.; ARAÚJO NETO, J. R.; BANDEIRA BRASIL, J. Produção de serapilheira e suas frações em área da Caatinga no Semiárido Tropical. **Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade**, v. 3, n. 5, p. 199-208, 2016.

PARK, J. H.; JUNG, S. Perturbations of carotenoid and tetrapyrrole biosynthetic pathways result in differential alterations in chloroplast function and plastid signaling. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, p. 1-6, 2016.

SANCHES, R. F. E.; CATARINO, I. C. A.; BRAGA, M. R.; SILVA, E. A. Influência da alta concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> ( $\uparrow$ [CO<sub>2</sub>]atm)  $\times$  disponibilidade hídrica nas relações hídricas, trocas gasosas e acúmulo de carboidratos em *Coffea arabica* L. **Hoehnea**, v. 44, n. 4, p. 635-643, 2017.

SANTOS, W. M.; SOUZA, R. M. S.; SOUZA, E. S.; ALMEIDA, A. Q.; ANTONINO, A. C. D. Variabilidade espacial da sazonalidade da chuva no semiárido brasileiro. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 2, n. 3, p. 368-376, 2017.

SCHOLANDER, P. F.; BRADSTREET, E. D.; HEMMINGSEN, E. A.; HAMMEL, H. T. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. **Science**, v. 148, n. 3668, p. 339-346, 1965.

SILVA, E. C. A.; LUCENA, P. G. C.; NASCIMENTO, R. M.; SANTOS, C. A.; ARAÚJO, R. P. S.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Mecanismos bioquímicos em *Moringa oleifera* Lam. para tolerância à salinidade. **Acta Iguazu**, v. 6, n. 4, p. 54-71, 2017.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, F. P.; MELO, N. F.; AZEVEDO NETO, A. D. Physiological responses to salt stress in young umbu plants. **Environmental and Experimental Botany**, n. 63, p. 147-157, 2008.

SILVA, E. C.; SILVA, M. F. A.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B. Growth evaluation and water relations of *Erythrina velutina* seedlings in response to drought stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 225-233, 2010.

SILVA, F. O.; SILVA, M. G. V.; FENG, D.; FREITAS, R. M. Evaluation of central nervous system effects of iso-6-cassine isolated from *Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad) in mice. **Fitoterapia**, v. 82, Issue 2, p. 255-259, 2011.

SOUZA, M. T. C.; SILVA, M. E. F.; PAULO, P. F. M.; RIBEIRO, A. B.; ANDRADE, A. P.; CASSUCE, M. R. Caracterização climática e o efeito do estresse hídrico sob as plantas nativas da caatinga. **PUBVET**, v. 8, n. 1, Ed. 250, 2014.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5ª edição Internacional. Ed. Artmed. 954 p., 2013.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; DANTAS NETO, J. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.11, n.3, p.307-311, 2007.

TURAN, M. A.; ELKARIM, A. H. A.; TABAN, N.; TABAN, S. Effect of salt stress on growth and ion distribution and accumulation in shoot and root of maize plant. **African Journal of Agricultural Research**, v. 5, n. 7, p. 584-588, 2010.

TURKAN, I. Plant responses to drought and salinity stress: Developments in post-genomic era. **Advances in Botanical Research**, v.57, p.593, 2011.

ZOLLA, G.; HEIMER, Y. M.; BARAK, S. Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, p. 211–224, 2010.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sob condições de estresse, em ambiente natural, espécies estudadas sofrem variações nas características foliares, indicando uma diversificação de estratégias na aquisição dos recursos disponíveis durante o período de seca na Caatinga.

As espécies aroeira, canfistula e favela brava, em ambiente natural, toleram o período de seca reduzindo sua área foliar e aumentando os teores de solutos orgânicos, carboidratos, aminoácidos e prolina, além de investirem na proteção oxidativa. Enquanto que, as espécies catingueira, feijão-bravo, juazeiro e pereiro não apresentam mudanças na área foliar e investem no acúmulo de solutos orgânicos; já o umbuzeiro não reduz sua área foliar e aumenta a sua proteção oxidativa como estratégia de sobrevivência ao período de seca. O angico, para tolerar o período de seca, aumenta a sua área foliar, o acúmulo de aminoácido e prolina, e investe na proteção antioxidativa através da atividade da superóxido dismutase (SOD).

Dentre as espécies estudadas, o icó é a única espécie que não apresenta alterações das características foliares e concentração de solutos orgânicos, apenas na proteção oxidativa, principalmente, no aumento da atividade da superóxido dismutase para tolerar e sobreviver ao período de seca.

Em ambiente natural, o aumento na atividade das enzimas antioxidativas, SOD, CAT e APX, nas espécies favela brava, icó, umbuzeiro, angico, canafístula, catingueira e pereiro, entre os períodos seco e chuvoso é uma eficiente estratégia de defesa antioxidativa para a eliminação de Espécies Reativas de Oxigênio (ERO).

Em ambiente controlado, as plantas de canafístula e moringa apresentam padrão de crescimento diferenciado. As plantas de canafístula não apresentam redução da altura do caule, número de folhas, diâmetro do caule e massa seca da raiz e parte aérea quando submetidas a restrição hídrica, reduzindo apenas o comprimento das raízes. Já as plantas de moringa, com cinco dias de restrição hídrica, reduzem a altura e diâmetro do caule, e mantêm o número de folhas e comprimento da raiz. Para tolerar o estresse hídrico induzido pela suspensão de rega, ambas as espécies apresentam comportamento semelhante, com reduções das relações hídricas, trocas gasosas e pigmentos fotossintetizantes.

Esses estudos, em ambiente natural e controlado, fornecem uma melhor compreensão dos mecanismos de defesa aplicados pelas plantas para sobreviverem quando submetidas a condições de estresses, contribuindo como ferramenta para o entendimento da fisiologia dessas espécies.