



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

MARIANA SANTOS DE SOUZA GONÇALVES

**DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM *CENOSTIGMA PYRAMIDALE*,
SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE**

RECIFE
2018

MARIANA SANTOS DE SOUZA GONÇALVES

**DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM *CENOSTIGMA PYRAMIDALE*,
SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientador (a): Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos

Recife

2018

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Gonçalves, Mariana Santos de Souza.

DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM CENOSTIGMA
PYRAMIDALE, SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE / Mariana
Santos de Souza Gonçalves. - Recife, 2018.

54 : il.

Orientador(a): Mauro Guida dos Santos

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de
Biotecnologias, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2018.

Inclui anexos.

1. Fisiologia do estresse. 2. Ecofisiologia vegetal. 3. Espécies lenhosas. 4.
Floresta seca. 5. Carboidratos não-estruturais. 6. Ecologia. I. Santos, Mauro
Guida dos. (Orientação). II. Título.

570 CDD (22.ed.)

MARIANA SANTOS DE SOUZA GONÇALVES

**DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM *CENOSTIGMA PYRAMIDALE*,
SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre (a) em Biologia Vegetal.

Aprovada em 23/02/2018.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Gabriella Frosi Albuquerque Figueroa Faria (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Antônio Fernando Morais Silva (Examinador interno)
Universidade Federal de Pernambuco

*À Márcia Santos, Socorro Santos,
João Pedro e amigos, que são meus
amores e minha base,*

dedico.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

Ao Departamento de Botânica da UFPE pela infraestrutura disponibilizada.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brazil) pela bolsa de estudos concedida.

À FACEPE (APQ/PRONEM- FACEPE - 0336-2.03/14) pelo apoio financeiro ao projeto.

Ao meu orientador Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos por toda confiança, suporte e paciência.

Ao Prof. Dr. Marciel Oliveira pelas dúvidas tiradas, paciência e por toda ajuda intelectual.

Aos meus amigos de grupo de pesquisa do Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV) por todo apoio, ajuda braçal e intelectual, por todas as conversas alegres durante os intervalos do café (e fora dele também), tornando a rotina de trabalho mais leve.

Aos meus amigos de vida, dos mais antigos aos recentes, que sempre deram todo o suporte nos momentos difíceis e que me proporcionam tantos momentos alegres.

À minha família, em especial minha mãe, Márcia Santos; minha avó, Socorro Santos; meu irmão, João Pedro; meu pai, Geraldo Gonçalves; meu padrasto Márcio Vilela por toda base, amor e carinho de sempre.

RESUMO

Esse estudo avaliou o comportamento de compostos orgânicos, em folha, caule e raiz de *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae), visando elucidar as estratégias de tolerância da espécie à seca. Foram avaliados parâmetros ambientais e trocas gasosas, bem como teores de compostos orgânicos em plantas sob condição de rega ideal (Controle) e condição estressada (Seca crescente 25, 50 e 100%). O experimento durou 15 dias. Os parâmetros de trocas gasosas, apresentaram reduções significativas para o tratamento de Seca, no final do estresse (13º dia), em relação ao controle. Nas análises bioquímicas, diferenças significativas entre os tratamentos foram percebidas já no 9º dia de experimento. O tratamento de seca apresentou para todas as análises, valores mais altos. Dentre os órgãos analisados, o caule apresentou a menor variação para todas as análises, onde a Seca apresentou valores semelhantes ao Controle. Em relação aos açúcares solúveis totais, sacarose, açúcares redutores, amido e proteína no tratamento de Seca a raiz apresentou valores mais altos em relação ao Controle, nos últimos dias de experimento. Já as análises de frutose, prolina e aminoácidos livres apresentaram, para o tratamento de Seca, maiores valores e atividades nos tecidos foliares, em relação ao Controle. O aumento de compostos nas plantas de seca sugere uma alta resiliência da espécie em fixar carbono durante um período de estresse. Junto a isso, a maior atividade dos açúcares e compostos nas raízes sugerem um aumento da atividade metabólica, visando uma manutenção do crescimento, e investimento no ajuste osmótico desse órgão.

Palavras-chave: Seca. Tolerância. Açúcares. Metabolismo bioquímico.

ABSTRACT

This study evaluated the dynamics of organic compounds, in leaf, stem and root of *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae), to elucidate as the tolerance strategy of the species to the drought. Environmental parameters and gas exchange, as well organic compounds contents in plants under ideal irrigation condition (Control) and stressed condition (Drying increasing 25, 50 and 100%) were evaluated. The experiment lasted 15 days. The gas exchange parameters presented significant reductions for the treatment of Seca, at the end of stress (13th day), compared to the control. In the biochemical analyzes, significant differences between the treatments were perceived already in the 9 th day of experiment. The drought treatment presented higher values for all analyzes. Among the analyzed organs, the stem had the lowest variation for all the analyzes, where the Seca presented values similar to the Control. In relation to total soluble sugars, sucrose, reducing sugars, starch and protein in the treatment of Drought the root presented higher values compared to Control, in the last days of experiment. On the other hand, the analyzes of fructose, proline and free amino acids presented, for the treatment of Drought, greater values and activities in the foliar tissues, compared to the Control. The increase of compounds in the drought plants suggests a high resilience of the species in fixing carbon during a period of stress. In addition, the increased activity of sugars and compounds in the roots suggest an increase in metabolic activity, aiming at maintaining growth, and investing in the osmotic adjustment of this organ.

Keywords: Drought. Tolerance. Sugars. Biochemical metabolism

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO - DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM *Cenostigma pyramidale* SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE

- Figura 1- Déficit de pressão de vapor, umidade relativa do solo e conteúdo hídrico 49 relativo de plantas de *C. pyramidale* cultivadas em casa de vegetação, submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). O último dia é caracterizado pelo máximo estresse (ME). Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P$)
- Figura 2- Trocas gasosas (Condutância estomática taxa de assimilação líquida de taxa 50 de transpiração) e eficiência do uso da água em plantas de *C. pyramidale* cultivadas em casa de vegetação, submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). As medidas foram realizadas às 8:00. O último dia é caracterizado pelo máximo estresse (ME), onde os valores de g_s aproximaram-se de 0. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P$)
- Figura 3- Conteúdo bioquímico de açúcares solúveis totais, sacarose, frutose e 51 açúcares redutores de folha, caule e raiz em plantas de *C. pyramidale* submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). As coletas foram feitas em dias alternados, do início do experimento até o ME. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P$).
- Figura 4- Conteúdo de amido em folha, caule e raiz de plantas de *C. 52 pyramidale* submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos

com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). As coletas foram feitas em dias alternados, do início do experimento até o ME. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P.$).

Figura 5- Conteúdo de proteína, aminoácidos e prolina em folha, caule e raiz de plantas 52
de *C. pyramidale* submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). As coletas foram feitas em dias alternados, do início do experimento até o ME. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P.$).

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

<i>A</i>	Taxa de assimilação líquida de CO ₂
ALT	Aminoácidos livres totais
CB	Centro de Biociências
CHR	Conteúdo hídrico relativo
CO ₂	Dióxido de carbono
ALT	Aminoácidos livres totais
AST	Açúcares solúveis totais
DPV	Déficit de pressão de vapor
<i>E</i>	Taxa de transpiração
<i>EUA</i>	Eficiência do uso da água
<i>g_s</i>	Condutância estomática
IRGA	Analisador de Gases por Infravermelho
ME	Máximo estresse
MS	Massa seca
PT	Proteínas totais
UR	Umidade relativa do solo

SUMÁRIO

1	APRESENTAÇÃO	11
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	12
2.1	DÉFICIT HÍDRICO.....	13
2.1.1	Geral	13
2.1.2	Respostas fisiológicas ao déficit hídrico	13
2.1.3	Respostas bioquímicas ao déficit hídrico	13
2.2	METABÓLITOS PRIMÁRIOS	14
2.2.1	Carboidratos	16
2.2.2	Aminoácidos	17
2.3	DISTRIBUIÇÃO E DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE VEGETAL: <i>Cenostigma pyramidale</i> (TUL.) L. P. QUEIROZ	17
3	REFERÊNCIAS	18
4	DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM <i>Cenostigma pyramidale</i>, SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE	29
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	53
	ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO	54

1 APRESENTAÇÃO

As plantas como organismo sésseis precisam ser hábeis na adaptação ao estresse (bióticos e abióticos), tendo em vista que não podem fugir de uma perturbação (WU et al., 2014). As habilidades, no entanto, vão variar de acordo com a espécie em questão e ao estresse abiótico acometido. Para a maioria, essas adaptações visam a manutenção do crescimento, integridade do metabolismo e condições de reprodução (CHAVES et al., 2003)

A seca é uma das condições mais severas que afeta o crescimento e produção das espécies vegetais (RODRIGUES et al., 2010), causando mortalidade e influenciando a distribuição e biodiversidade de espécies por todo o globo (CHAVES et al., 2016). No Brasil, a maior porcentagem das áreas semiáridas é encontrada na região Nordeste, totalizando cerca de 54% da sua área total (SILVA et al., 2003). Com ênfase nessas regiões, previsões futuras de mudanças climáticas preveem um prolongamento ainda maior nos períodos de seca, seguidos de um aumento significativo da temperatura local (IPCC 2014). Diante disso, espécies precisam adotar mecanismos-chave, que permitirão a aclimatação e tolerância nessas condições.

As plantas respondem ao estresse hídrico com mudanças a nível morfológico, anatômico, fisiológico e através de processos bioquímicos e metabólicos, o que vão ser definidos de acordo com o nível de estresse estabelecido (MAGALHÃES et al., 2002). A nível bioquímico, estudos relacionam, principalmente, essas adaptações a estratégias de ajustamento osmótico, uma rede específica de sinalização do estresse e eficiência do metabolismo antioxidante na eliminação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (AGUACIL et al., 2003; BREHELIN; KESSLER; VAN WIJKI, 2007; O'HARA; PAUL; WINGLER, 2013).

Estudos bioquímicos recentes mostram que, plantas lenhosas submetidas à seca, possuem alta resiliência em ficar carbono (artigo impresso e CHADZON et al., 2016) e que, espécies nativas de lugares secos apresentam uma dinâmica específica, com ênfase no acúmulo de metabólitos primários como carboidratos e aminoácidos, sob seca. Esses compostos podem atuar como fonte de reserva energética, nutricional, moléculas sinalizadoras em situação de estresse e/ou interagir com hormônios na rede de sinalização (LABANOWSKA, 2013)

Diante disso o presente estudo avaliou o comportamento de metabólitos primários em uma espécie nativa do Brasil e representativa do semiárido, a *Cenostigma pyramidale*, durante um período de seca crescente, bem como, a dinâmica desses compostos nos três órgãos (folha, caule e raiz) da planta, durante os diferentes níveis do estresse, buscando elucidar as estratégias de aclimatação e tolerância adotadas pela espécie em relação ao acúmulo desses compostos.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 DÉFICIT HÍDRICO

2.1.1 Geral

A água é o componente principal das células vivas e é essencial para o metabolismo de todos os organismos. Participa do funcionamento de moléculas biológicas, tecidos, órgãos e indivíduos como todo. É o principal solvente por onde os solutos entram nas células e se movimentam de um compartimento para outro (MARENCO; LOPES., 2005)

Devido a sua importância, a água torna-se um fator limitante para a maioria dos grupos biológicos, não sendo diferente para as plantas, principalmente para ecossistemas seco. A deficiência hídrica dos solos limita a produção e crescimento de espécies vegetais, bem como é um dos principais fatores que causam mortalidade de árvores, influenciando assim, a distribuição e biodiversidade de espécies. (FLEXAS et al., 2002, CHAVES et al., 2016). No Brasil, a região Nordeste é uma das mais afetadas pela seca, tendo em vista que cerca de 50% de sua área total está situada no semiárido (SILVA et al., 2003).

Para os vegetais, o estresse causado pelo déficit hídrico é estabelecido quando a absorção de água pelo sistema radicular não atende as demandas necessárias (FAN et al., 2006). Essa escassez afeta as relações hídricas, forçando as plantas a alterar processos anatômicos, morfológicos, fisiológicos e bioquímicos (PIMENTEL, 2005; FALCÃO, 2015) até que a disponibilidade de água aumente. Entretanto, os níveis de resposta ao estresse são modulados de acordo com a severidade, duração e intensidade de progressão da seca (CHAVES: PEREIRA, 1992), bem como podem variar de espécie para espécie. De modo geral, é válido ressaltar, que as respostas fisiológicas e bioquímicas das plantas levam primeiro à aclimação, posteriormente, à medida que o estresse se torna mais severo ocorrem danos funcionais e perda de partes das plantas (CHAVES et al., 2003).

2.1.2 Respostas fisiológicas ao déficit hídrico

Quando o estresse hídrico se estabelece, mecanismos fisiológicos são acionados na tentativa de escapar ou tolerar essa condição (MAGALHÃES et al 2002). Antes disso, as raízes precisam detectar a seca no solo e transmitir as informações à parte aérea, e a comunicação é feita por vários meios além da redução do fluxo de água (DAVIES; ZHANG 1991). Como primeira resposta da parte aérea, tem-se a redução da abertura do poro estomático, que evita a perda excessiva de água pela transpiração (SILVA et al 2008; NASCIMENTO et al 2011) e

mantém o status hídrico da planta. Em contrapartida, a medida em que o estresse aumenta, essa redução restringe a troca de gases entre a planta e a atmosfera, reduzindo assim, a assimilação de CO₂, que é um dos principais componentes do processo fotossintético (KRIEG, 1993; LARCHER, 2000).

À medida que o conteúdo de água no solo continua sendo reduzido, o estresse torna-se mais severo, outros mecanismos são desencadeados na tentativa de manutenção do status hídrico da planta. Esses mecanismos incluem a diminuição da parte aérea, aumento no volume da parte radicular e produção de solutos utilizáveis no ajustamento osmótico e proteção da maquinaria fotossintética (SILVA et al., 2001).

2.1.3 Respostas bioquímicas ao déficit hídrico

Além das alterações fisiológicas, modificações no metabolismo bioquímico também se apresentam como alternativas de primeira linha na aclimação ao estresse.

A exposição da planta à deficiência hídrica, diminui o potencial hídrico foliar, seja pela desidratação dos tecidos ou hidrólise dos compostos de reserva (NOGUEIRA; TÁVORA, 2005). Essa diminuição afeta a turgescência celular, além de alterar as relações hídricas e composição das células. Com o objetivo de atenuar esses efeitos, as plantas aumentam a produção e acúmulo de solutos orgânicos, a fim de diminuir o potencial hídrico celular para a entrada de água e preservar dos processos metabólicos (ATHAR; ASHRAF, 2005, BEN AHMED et al., 2006, ASHRAF; FOOLD, 2007) Esse processo é denominado ajuste osmótico e é caracterizado pelo acúmulo de misturas de solutos como ácidos orgânicos, açúcares e aminoácidos (SPOLLEN; NELSON, 1994). Esses solutos compartilham a propriedade de permanecerem estáveis em pH neutro e também por serem altamente solúveis em água (BALLANTYNE; CHAMBERLIN, 1994), tornando o ajuste osmótico uma importante alternativa, flexível e de rápida resposta.

Nesse ajuste, os carboidratos são compostos-chave, pois podem ser armazenados na forma de polissacarídeos de baixa propriedade osmótica como o amido, ou na forma de sacarose e hexoses, como a frutose, açúcares com propriedades altamente solúveis (WHITTAKER et al., 2007).

Os aminoácidos, importantes compostos nitrogenados e precursores das proteínas, tendem a aumentar com o prolongamento do estresse hídrico. Como a assimilação de nitrogênio pelas raízes é reduzida, é provável que esse aumento ocorra através da degradação de proteínas, permitindo assim, a reutilização desses aminoácidos nas condições de estresse. (PIZA, 2003).

Essas alterações metabólicas vão auxiliar e determinar o nível de tolerância das plantas em relação ao estresse. Entretanto, as estratégias vão variar de acordo com a espécie e hábito vegetal, bem como o ambiente em que a espécie está inserida.

2.2 METABÓLITOS PRIMÁRIOS

2.2.1 Carboidratos

A importância da produção de açúcares através da fixação de CO₂ dada pela fotossíntese é um processo muito estudado. Devido a sua natureza, são moléculas ricas em energia e estão envolvidos na maioria dos processos da planta. De modo geral, durante o dia, assim que sintetizados, os açúcares podem ser translocados via floema para serem utilizados no crescimento celular, metabolismo e respiração ou estocados por um tempo na forma do próprio açúcar, amido ou frutanos (HAWKER, 1985). O amido é o primeiro produto da fotossíntese. Atua como estoque de carboidratos, que suporta o metabolismo e crescimento das plantas durante a noite, quando a fotossíntese não é possível. Na maioria das espécies, enquanto o amido é sintetizado no cloroplasto, a sacarose é produzida no citosol (SMITH and STITT, 2007)

A limitação da fotossíntese sob condições de estresse hídrico é bastante associada à diminuição da assimilação de CO₂ que, por extensão, reduz a produção de fotoassimilados (CHAVES, 1991; PINHEIRO; CHAVES, 2009). Com essa redução, o déficit hídrico afeta o particionamento de carboidratos na folha e na planta como todo, fazendo com que as proporções de açúcares sejam alteradas (JORDAN, 1983, HSIAO; XU, 2000).

Por muito tempo, estudo propuseram massivamente, que a diminuição do crescimento em plantas submetidas ao estresse hídrico, está associado à redução da fotossíntese por restrições estomáticas, que por sua vez reduzem a produção de compostos de carbono utilizados. No entanto, estudos, avaliando o nível de carboidratos não estruturais em árvores sob diferentes condições de disponibilidade hídrica, forneceram evidências de que as reduções de crescimento relacionadas à seca, não são causadas por restrições na disponibilidade de carbono (KÖRNER, 2006; MILLARD et al., 2007; SALA; HOCH, 2009; WOODRUFF; MEINZER, 2011).

Os principais carboidratos não-estruturais que participam do estresse hídrico, são o amido e os açúcares solúveis, como sacarose, glicose e frutose. Devido à sua alta reatividade os açúcares como glicose e frutose não podem ser transportados pelos vasos condutores (TAIZ; ZEIGER, 2010) sendo a sacarose a molécula osmoticamente ativa predominante nos vasos. É

também o principal contribuinte na força osmótica que atua na sua translocação das folhas para outros órgãos, onde será metabolizada (EDWALD, 2000).

A turgescência celular, que impulsiona a expansão celular nos tecidos é primeiramente afetada pela falta de água, durante o estresse hídrico, mas a entrada de água na célula é dada pela regulação osmótica. Eventos diários de perda e recuperação de parte substancial do xilema em folhas (JOHNSON et al., 2011) e raízes (MCCULLY et al., 1998; DOMECH et al., 2006) já foram observados e estudos tem mostrado um acúmulo ativo de açúcares, principalmente a sacarose, para posterior utilização na reversão e proteção (BUCCI et al., 2003; NARDINI et al., 2011) desse sistema contra embolia de células xilemáticas durante o estresse. Em estresses mais severos, uma maior mobilização desses açúcares para as raízes, acontece devido ao início da produção de exudatos, bem como um aumento na biomassa desses órgãos (MILLARD 2007; SILVA et al 2009) Os carboidratos não-estruturais podem também atuar, já no início do estresse, como moléculas sinalizadoras e interagir com hormônios na rede de sinalização (ROLLAND et al., 2006; SANTOS; PIMENTEL, 2009). Dessa forma, a habilidade da espécie em armazenar e distribuir esses açúcares durante a restrição hídrica pode auxiliar no processo de tolerância ao estresse hídrico.

2.2.2 Aminoácidos e proteínas

Os aminoácidos livres são os principais constituintes das proteínas e precursores de inúmeras moléculas reguladoras do metabolismo vegetal. Na maioria das espécies, e em condições normais, os aminoácidos são sintetizados nas raízes e/ou nas folhas (CORUZZI, 2003). Para sua biossíntese, utilizam o N captados pelas raízes, que por sua vez pode ser na sua forma inorgânica e/ou orgânica (como próprios aminoácidos e peptídeos). Grande parte dos aminoácidos proteicos que são formados nas raízes são transcolados pelo xilema até a parte aérea, devido a uma maior demanda desses compostos nesse órgão. São importados para as células do mesófilo da folha, onde serão utilizados na formação de proteínas envolvidas na assimilação de carbono (STASWICK, 1994; KLAUER et al. 1996), utilizados na formação de moléculas como clorofila e/ou armazenados no vacúolo (TILSNER et al. 2005, TEGEDER; RENTSCH 2010).

Muitos estudos reportam o aumento no conteúdo de aminoácidos em plantas submetidas à estresses (BARNETT; NAYLOR, 1966; FOUGERE et al., 1991; ZUTHER et al., 2007; KEMPA et al., 2008; LUGAN et al., 2010). Em muitos casos, é reportado que esse aumento na produção e acúmulo de aminoácidos é dado especificamente pela quebra de proteínas e indicando, também, danos celulares (WIDODO et al., 2009). Entretanto, o acúmulo de

aminoácidos específicos pode fornecer efeitos benéficos na aclimatação das plantas durante o estresse (KRASENSKY; JONAK 2012).

Alguns aminoácidos como a leucina, serina e prolina tem apresentado atividade sinalizadora em condições de estressantes, bem como apresentam-se como precursoras na síntese de fitohormônios e outros metabólitos secundários com função de sinalização (SZABADOS; SAVORÉ 2010, HÄUSLER et al 2014). Os aminoácidos também podem funcionar como estoque e carregadores eficientes de nitrogênio para as partes da planta em deficiência, durante o estresse (ATMKINS 2000, HUNT et al 2010). ARAÚJO (2010) e KRÜBEL (2014) demonstraram a importância dos aminoácidos como substratos respiratórios durante condições de estresse moderado. Os esqueletos de carbono dos aminoácidos são geralmente convertidos em precursores ou intermediários do ciclo ácido tricarboxílico (TCA), contribuindo para o metabolismo mitocondrial e produção de ATP (ENGQVIST et al 2009, ARAÚJO et al., 2010; SCHERTL et al., 2014).

Dentre os aminoácidos, o acúmulo de prolina é bem reportado em muitos estudos de plantas em condições de estresse (SINGH-SANGWAN et al 1994, SOMAL; YAPA 1998). Sua síntese ocorre nas mitocôndrias e é dada a partir da oxidação do glutamato e arginina, sendo a via do glutamato preferencial em condições de estresse (CHEN; KAO, 1993). Alia (2003) observou que nas plantas hidratadas, a prolina representava cerca de 5% do conteúdo de aminoácidos totais, enquanto em plantas sob deficiência hídrica representavam 80% do conteúdo total de aminoácidos. A prolina possui propriedades de osmoregulação, enquanto promove também, aumento nos níveis de outros osmólitos. Podem atuar como chaperonas químicas, protegendo a integridade de proteínas e aumentando a atividade de algumas enzimas (SZABADOS; SAUVORÉ, 2010).

A síntese desses aminoácidos, entretanto, pode não afetar diretamente o conteúdo de proteínas em plantas estressadas. Em alguns estudos é reportado que durante o estresse hídrico, pode ocorrer uma alteração na síntese de proteína nas folhas e raízes das plantas, e uma maior atividade de enzimas proteolíticas, levando a uma diminuição no conteúdo total de proteínas (PIERRE; SAUVORÉ, 1990; LECHINOSK et al 2007). Ao passo que, pode aumentar a síntese de proteínas específicas do estresse (ZHU; HUANG 2010; ZHAO et al 2011). Dentre as principais famílias de proteínas acumuladas durante a seca, foram caracterizadas, as LEAs (late Embryogenesis Abundant), desidrinas, proteínas de armazenamento e proteínas de choque térmico. São proteínas de baixo custo, levando em conta que são constituídas em média por 100-600 resíduos de aminoácidos (TRAN et al 2007) Um maior expressão de proteínas envolvidas no crescimento pode ser observada em raízes de plantas estressadas, já em estágios

iniciais do estresse (MOHAMMADI et al. 2012b, YOSHIMURA et al 2008, ALAN 2010) Já em estágios mais avançados, pode ocorrer um aumento na expressão de proteínas de choque térmico, atuando como chaperonas moleculares, aumentando a atividade de enzimas (DEMIREVSKA et al. 2008; JANGPROMMA et al. 2010).

2.3 DISTRIBUIÇÃO E DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE VEGETAL: *Cenostigma pyramidale* (TUL.) L. P. QUEIROZ

A família das leguminosas (Fabaceae), apresenta-se como a terceira maior família dentre as Angiospermas, contando com 727 gêneros e aproximadamente 19.325 espécies (LEWIS et al. 2005). No Brasil é considerada a maior família com cerca de 2.100 espécies e 188 gêneros, dos quais 31 são endêmicos, estando representada em todos os biomas brasileiros (LIMA 2000).

A *Cenostigma pyramidale* é endêmica do Brasil e conhecida popularmente como catingueira. Tem sua ocorrência nas regiões Norte, no estado do Amazonas, e na região Nordeste, onde apresenta maior representatividade, nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Sergipe (LEWIS, 2015). É uma espécie arbórea, podendo atingir 12m de altura. Possui uma copa aberta e irregular com caule de 30-35 cm de circunferência em ambientes com condições propícias (disponibilidade hídrica). Já em ambientes com condições adversas, a altura pode ser de 0,80-1,00 m, com caule tortuoso (ALVES et al. 2007).

A catingueira é indicada como potencial em duas categorias: forrageiro e econômico. O seu potencial econômico é dado devido à rusticidade da sua madeira, características que levam ao uso medicinal (ALVIANO, 2008), e principalmente pelas suas propriedades extrativistas (OLIVEIRA, 2000). A madeira da espécie possui alto teor de lignina e celulose, sendo utilizada na produção de lenha e carvão vegetal (ALVIANO 2008). O potencial forrageiro, está associado à alta participação da espécie na dieta de bovinos e caprinos em regiões da caatinga (BATISTA et al., 2005). Estudos observando a capacidade de rebrota e crescimento rápido da espécie (QUEIROZ 2009), bem como estudos de sucessão ecológica (FALCÃO et al 2015) e tolerância à seca quando associada a microrganismos (FROSI et al 2016) podem indicar um potencial uso para utilização no reflorestamento de áreas degradadas.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALAM I, et al. Proteome analysis of soy bean roots subjected to short-term drought stress. **Plant Soil**, v.333, p.491–505, 2010.

ALGUACIL, M.M.; HERNANDEZ, J.A.; CARAVACA, F.; PORTILLO, B.; ROLDAN, A. Antioxidant enzyme activities in shoots from three mycorrhizal shrub species afforested in a degraded semi-arid soil. **Physiologia Plantarum**, v.118, p.562–570, 2003.

ALIA, M. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species bt proline. In: Annual user meeting of the free radical research facility Daresbury. 2003.

ALVES, E.U. et al. Superação da dormência de sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. **Revista Árvore**, v.31, p.405-415, 2007.

ALVIANO, W.S . In vitro antioxidant potential of medicinal plant extracts and their activities against oral bacteria based on Brazilian folk medicine. **Archives of Oral Biology**, v.53, p.545552, 2008.

ARAÚJO, W.L.; TOHGE, T.; ISHIZAKI, K.; LEAVER, C.J.; FERNIE, A.R. Protein degradation - an alternative respiratory substrate for stressed plants. **Trends Plant Science**, v.16, p.489– 498, 2011.

ASHRAF, M.; FOOLAD, M.R. Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v.59, p.206–216,

ATHAR, H.; ASHRAF, M. Photosynthesis under drought stress. In: Pessarakli, 2005

ATKINS, C. Biochemical aspects of assimilate transfers along the phloem path: N-solutes in lupins. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.27, p.531–537, 2000

BALLANTYNE JS, CHAMBERLIN ME (1994) Regulation of cellular amino acids levels; In: Cellular and Molecular Physiology of cell volume regulation. Boca Raton: CRC Press (Strange, K., eds). p111-112, 1994

BARNETT, N.M.; NAYLOR, A.W. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. **Plant Physiology**, v41, p1222–1230, 1966.

BARROS VR et al (2014) IPCC, 2014: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p.688.

BATISTA, A. M. V. et al. Forrageiras. In: Espécies da flora nordestina de importância econômica potencial. Recife: Associação de Plantas do Nordeste. (SAMPAIO, E. V. S. B. et al, eds), 2005. p. 27-48.

BEN AHMED, C. et al. Olive tree (*Olea europaea* L. cv. Chemlali) under salt stress: water relations and ions contents. 2006.

BREHELIN, C.; KESSLER, F.; VAN WIJK, K.J. Plastoglobules: versatile lipoprotein particles in plastids. **Trends in Plant Science**, v.12, p.260–266, 2007.

BUCCI, S., SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G. MEINZER F.C.; STERNBERG, L.D.L. Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. **Plant Cell Environment**, v.26, p.1633–1645, 2003.

CHAZDON, et al. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. **Science**, v.2, p.1-10, 2016.

CHAVES MM et al. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions-The dilemma of saving water or being cool? **Plant Science**, v.251, p.54–64, 2016.

CHAVES, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p.1-16, 1991

CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant response to drought from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v.30, p.239264, 2003.

CHAVES, M.M; PEREIRA, J.S. Water stress, CO₂ and climate change. **Journal of Experimental Botany**, v.43 p1131-1139, 1992.

CHEN, C.; KAO, C.H. Osmotic stress and water stress have opposite effects on putrescine and proline production in exide rice leaves. **Plant Growth Regulation**, v.13, p.197-202, 1993.

CORUZZI, G.M. Primary N-assimilation into amino acids in Arabidopsis. In *The Arabidopsis Book*, Rockville, MD, USA. (Somerville, C.R., and Meyerowitz, E.M., eds) American Society of Plant Biologists, 2003..

DAVIES, W.J; ZHANG, J. Root signals and regulation of growth and development of plants in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, v.42, p 55-76, 1991.

DEMIREVSKA, K. Drought-induced leaf protein alterations in sensitive and Tolerant wheat varieties. **Genetics Apply Plant Physiology**, v.34, p79–102, 2008.

DOMEC, J.-C., SCHOLZ F.G.; BUCCI, S.J.; MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; VILLALOBOS-VEGA, R. Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. **Plant Cell Environment**. v.29, p.26–35, 2006

ENGQVIST, M.; DRINCOVICH, M.F.; FLUEGGE, U.-I.; MAURINO, V.G. Two D-2-hydroxy-acid dehydrogenases in Arabidopsis thaliana with catalytic capacities to participate in the las reactions of the methylglyoxal and beta-oxidation pathways. **Journal of Biology Chemistry**, v.284, p.25026–25037, 2009.

EWALD, K. The physiology of sucrose storage in surgance. **Developments in crop science**, v.26 p.35-53, 2000.

FALCÃO, H.M et al. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, v.340 p.62-69, 2015.

FAN, et al. Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone maize roots is related to increase lignin metabolism and progressive accumulation of wall phenolics. **Plant Physiology**, v.140 p.603-612, 2006.

FLEXAS, A. J.; BOTA, J.; ESCALONA, M. J., SAMPOL, B., MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. **Funct. Plant Biology**, v.29, p.461-471, 2002.

FOUGERE, F.; LE RUDULIER, D.; STREETER, J.G. Effects of salt stress on amino acid, organic acid, and carbohydrate composition of roots, bacteroids, and cytosol of alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Plant Physiology**. v.96, p.1228–1236, 1991.

FROSI G, et al. Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. **Journal of Plant Physiology**, v.207, p84-93, 2016

GRIERSON, W. The enforced conservation of the young horticultural scientist. **Hort Science**, v.15, p.228-229, 1980

HAÜSLER, R.E.; LUDEWIG, F.; KRUEGER, S. Amino acids - a life between metabolism and signaling. **Plant Science**, v.229, p.225–237, 2014.

HAWKER, J. S. (1985). Sucrose. In 'Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants.' (Eds P. M. Dey and R. A. Dixon) pp 1-51 (Academic press:New York)

HSIAO, T.C.; XU, L.K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.1595-1616, 2000

HUNT, E.; GATTOLIN, S.; NEWBURY, H.J.; BALE, J.S.; TSENG, H.M.; BARRETT, D.A.; PRITCHARD, J. A mutation in amino acid permease AAP6 reduces the amino acid content of the Arabidopsis sieve elements but leaves aphid herbivores unaffected. **Journal of Experimental Botany**, v.61, p.55–64, 2010.

JANGPROMMA N et al. A proteomics analysis of drought stress-responsive proteins as biomarker for drought-tolerant sugarcane cultivars. **Am .Journal Biochemistry Biotechnology**, v.6, p.89–102, 2010

JOHNSON, D.M.; MCCULLOH, K.A.; MEINZER, F.C.; WOODRUFF D.R.; EISSENSTAT, D.M. Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern US tree species. **Tree Physiology**, v.31, p.659–668, 2011

JORDAN, W.R. Whole plant response to water deficits: An overview. In: Limitations to efficient water use in crop production. Madison, EUA (Taylor H.M., Jordan W.R., Sinclair T.R., eds) p.289-317, 1983

KEMPA, S.; KRASENSKY, J.; DAL SANTO, S.; KOPKA, J.; JONAK, C. A central role of abscisic acid in stress-regulated carbohydrate metabolism. **PLoS On**, p.3935, 2008.

KLAUER, S. F.; FRANCESCHI, V. R.; KU, M. S. B.; ZHANG, D. Identification and localization of vegetative storage proteins in legume leaves. **Annual. Journal of Botany**, v 83, p.1–10, 1996.

KÖRNER C. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. **New Phytologist**, 172, 393–411, 2006

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt and temperature stress-induced metabolic rearrangements under regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v.63 p.1593-1608, 2012.

KRIEG, D. R. Stress tolerance mechanisms in above ground organs. In: Proceedings of the Workshop on Adaptation of Plants to Soil Stress. Intormil, Nebraska.1993, p. 65-79.

KRÜBEL, L.; JUNEMANN, J.; WIRTZ, M.; BIRKE, H.; THORNTON, J.D.; BROWNING, L.W.; POSCHET, G.; Hell, R.; Balk, J.; Braun, H.P.; et al. The mitochondrial sulfur dioxygenase ETHYLMALONIC ENCEPHALOPATHY PROTEIN1 is required for amino acid catabolism during carbohydrate starvation and embryo development in Arabidopsis.

Plant Physiolog, v.165, p92–104, 2014

ŁABANOWSKA, M. et al. The mechanism of thermal activated radical formation in potato starch studied by electron paramagnetic resonance and Raman spectroscopies. **Carbohydrate Polymers**, v.91, p.339–347, 2013.

LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. RIMA, São Carlos, 2000.

LECHINOSKI, A. et al. Influência do estresse hídrico nos teores de proteínas e aminoácidos solúveis totais em folhas de Teca (*Tectona grandis*L.f). **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre. v.5, p.927-929, 2007.

LEWIS, G.P. *Poincianella*. Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB109818>>.

Acesso em: 09 Jan. 2018

LEWIS, G.P.; SCHRIRE, B.; MACKINDER, B.; LOCK, M. *Legumes of the World*. The Royal Botanic Garden. Kew, 2005

LIMA, H.C. 2000. *Leguminosas arbóreas da Mata Atlântica: uma análise da riqueza, padrões de distribuição geográfica e similaridades florísticas em remanescentes florestais do Estado do Rio de Janeiro*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

LUGAN R, NIOGRET M.F.; LEPORT, L.; GUEGAN, J.P.; LARHER, F.R.; SAVOURE, A.; KOPKA, J.; BOUCHEREAU, A. Metabolome and water homeostasis analysis of *Thellungiella salsuginea* suggests that dehydration tolerance is a key response to osmotic stress in this halophyte. **The Plant Journal**, v.64, p.215–229, 2010

MAGALHÃES, P.C; DURÃES, F.O; CARNEIRO N.P; PAIVA, E. *Fisiologia do milho*. Circular técnica: Embrapa Milho e Sorgo, 2002.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. Fisiologia Vegetal. Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral. Viçosa: UFV. 2005, p.541

MCCULLY, M.E.; HUANG, C.X.; LING, L.E. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. **New Phytologist**, v.138, p.327–342, 1998

MILLARD, P.; SOMMERKORN, M.; GRELET, G.A. Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. **New Phytologist**, v.175, p.11–28, 2007.

MOHAMMADI, P.P.; MOIENI, A.; KOMATSU, S. Comparative proteome analysis of droughtsensitive and drought-tolerant rape seed roots and their hybrid F11 in under drought stress. **AminoAcids**, v.43, p.2137-2152, 2012b

NARDINI, A., LO, M.A.; GULLO, A.; SALLEO, S. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**, v.180, p.604–611, 2011.

NASCIMENTO, S.P et al. Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental**, v.15, p.853-860, 2011.

NOGUEIRA, R.J.M.C.; TÁVORA, F.A.J.F. Ecofisiologia de amendoin (Arachis hipogaea L.) In: O agronegócio do Amendoin no Brasil. Ed. Campina Grande – PB. Embrapa (Santos, RC et al., eds), p.16-44, 2005.

O'HARA, L.E.; PAUL, M.J.; WINGLER, A. How do sugars regulate plant growth and development? New Insight into the role of trehalose-6-phosphate. **Molecular Plant**, v.6, p.261274, 2013

OLIVEIRA, O. F. Caatinga. Mossoró: ESAM, 2000.

PASTORI, G.M.; FOYER, C.H. Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress: the central role of 'redox' and abscisic acid-mediated controls. **Plant Physiology**, v.129, p.460–468, 2002.

- PIERRE, M.; SAUVORÉ, A. Effects of water-stress and SO₂ pollution on spruce endoproteases. **Plant Physiology. Biochemistry**, v.28, p.95-104, 1990.
- PIMENTEL, C. Respostas fisiológicas à falta d'água: limitação difusiva ou metabólica? In: Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife - PE (Nogueira, R.J.M.C.; Araújo, E. de L. .; Willadino, L.G.; Cavalcante, U.M.T.; eds). Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Impr. Universitária- UFRPE, p.13-21, 2005.
- PIZA, I.M.T, LIMA, G.P.P.; Brasil, O.G. Atividade peroxidase e níveis de proteínas em plantas de abacaxizeiro micropropagadas em meio salino. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.9, p 361-366, 2003.
- QUEIROZ, L. P. Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana – BA: Universidade Estadual de Feira de Santana, 2009. 467 p
- ROLLAND, F.; BAENA-GONZALEZ, E.; SHEEN, J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. **Annual Review of Plant Biology**, v.57, p.675–709, 2006.
- SALA, A.; HOCH, G. Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. **Plant, Cell & Environment**, v.32, p.22–30, 2009
- SANTOS, M. G.; PIMENTEL, C. Daily balance of leaf sugars and amino acids as indicators of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) metabolic response and drought intensity. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v.15, p.23-30, 2009.
- SCHERTL, P.; CABASSA, C.; SAADALLAH, K.; BORDENAVE, M.; SAVOURE, A.; BRAUN, H.P. Biochemical characterization of proline dehydrogenase in Arabidopsis mitochondria. **FEBS J**, v.281, p.2794–2804, 2014
- SILVA, A. et al. Respostas estomáticas e produção de matéria seca em plantas jovens de aroeira submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore**, v32, p 335-344, 2008

SILVA, E.C.; NOGUEIRA, R.J.M.C.; AZEVEDO-NETO, A.D.; SANTOS, V.F. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilic**, v.17, p.231–246, 2003.

SILVA, J. R. R. Comportamento ecofisiológico de plantas jovens de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.) sob dois regimes hídricos. 2009. 40 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal Rural da Amazônia, 2009.

SILVIA, S; SOARES A. M; OLIVEITA, L.E.M; MAGALHÃES, P.C. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para vegetação ciliar de reservatórios hidroelétricos, submetidos à deficiência hídrica. **Ciência e Agrotecnologia**, v.25, p.124-133, 2001

SINGH-SANGWAN, N.S.; FAROOQI, A.H.A.; SINGH-SANGWAN, R. Effect of drought stress on growth and essential oil metabolism on lemongrasses. **New phytologist**, v.181, p.173-179, 1994

SMITH, A. M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant Cell and Environ**, v.30, p.1126-1149, 2007.

SOMAL, T.L.C.; YAPA, P.A.J. Accumulation of proline in cowpea under nutrient, drought and saline stress. **Journal of Plant Nutrition**, v.21, p.246-473

SPOLEEN, W.G.; NELOSIN, C.J. Response of fructan to water in growing leaves of tall fescue. **Plant Physiology**, v.106, p.329-336, 1994

STASWICK, P.E. Storage proteins of vegetative plant-tissue. Annual Review. Plant Biology. **Plant Molecular Biology**, v.45, p.303–322, 1994.

SZABADOS, L.; SAVOURE, A. Proline: a multifunctional aminoacid. **Trends Plant Science**. v.15, p.89-97, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Plant Physiology. Edition ed: Sinauer Associates, Incorporated 2010. ISBN

TEGEDER, M. Transporters for amino acids in plant cells: some functions and many unknowns. **Curr. Opin Plant Biology**, v.15, p.315–321, 2012.

TILSNER, J.; KASSNER, N.; STRUCK, C.; LOHAUS, G. Amino acid contents and transport in oilseed rape (*Brassica napus* L.) under different nitrogen conditions. **Planta**, v.221, p.328–338, 2005.

TRAN, L.S.; NAKASHIMA, K.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Plant gene networks in osmotic stress response: from genes to regulatory networks. **Methods Enzymol**, v.428, p.109–128, 2007.

WIDODO, J.; PATTERSON, J.H.; NEWBIGIN, E.; TESTER, M.; BACIC, A.; ROESSNER, U. Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v.60, p.4089–4103, 2009

WRITTAKER, N. et al. Sucrose phosphate synthase activity and the co-ordination of carbon partitioning during sucrose and amino acid accumulation in desiccation-tolerant leaf material of the C4 resurrection plant *Sporobolus stapfianus* during dehydration. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.3775–3787, 2007.

WOODRUFF D.R.; MEINZER, F.C. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. **Plant, Cell & Environment**, v.34, p.1920–1930, 2011

WU, G.Q. et al. Assessment of drought tolerance in seedlings of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars using inorganic and organic solutes accumulation criteria. **Soil Science and Plant Nutrition**, v.60, p.565–576, 2014.

YOSHIMURA, K.; MASUDA, A.; KUWANO, M.; YOKOTA, A.; AKASHI, K. Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C3 xerophyte (wildwatermelon) under water deficits. **Plant Cell Physiology**, v.49, p.226–241, 2008

ZUTHER, E.; KOEHL, K.; KOPKA, J. Comparative metabolome analysis of the salt response in breeding cultivars of rice. In. *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops*. Springer; Netherlands. (Jenks, M.A.; Hasegawa, P.M.; Jain, S.M., eds), p. 285-315, 2007.

XU, C.; HUANG, B. Comparative analysis of drought responsive proteins in Kentucky bluegrass cultivars contrasting in drought tolerance. **Crop science**, v.50, p.2543-2552, 2010

ZHAO, Y.; DU, H.; WANG, B. Identification of proteins associated with water-deficit tolerance in C4 perennial grass species. *Cynodon dactylon* x *Cynodon transvaalensis* and *Cynodon dactylon*. **Physiologia Plantarum**, v.141, p.40-55, 2011.

ARTIGO A SER SUBMETIDO À ACTA PHYSIOLOGIAE PLATARUM

4 DINÂMICA DE COMPOSTOS ORGÂNICOS EM *Cenostigma pyramidale* SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA CRESCENTE

1 **Dinâmica de compostos orgânicos em *Cenostigma pyramidale* sob deficiência hídrica**
2 **crecente**

3

4

5 **Mariana Santos¹, Mauro G. Santos^{1*}**

6

7

8 ⁽¹⁾Laboratório de Fisiologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de
9 Pernambuco, Recife-PE 50670-901, Brasil.

10

11 * E-mail adress and telefone number of the corresponding author: mauro.g santos@ufpe.br;

12 +55 81 21268844; Fax: +55 81 21267803

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34

35

RESUMO

36 A seca é um dos principais fatores que afetam o crescimento e produção de espécies vegetais,
37 e é tido como uma das principais causas de mortalidade de árvores. Em estudos prévios,
38 observou-se que espécies nativas de ambientes secos, por crescerem sob condições de
39 limitação hídrica, apresentam dinâmica específica de compostos orgânicos, principalmente de
40 açúcares e aminoácidos, que desempenham papel importante no aumento da tolerância ao
41 estresse. Entretanto, apesar de sua importância, são escassas as informações sobre quais
42 moléculas estão envolvidas nos diferentes estádios de tolerância e como se comportam ao
43 longo de toda a planta, durante o estresse. Dessa forma, o estudo visou avaliar a dinâmica de
44 açúcares, aminoácidos e outras moléculas em folha, caule e raiz de *Cenostigma pyramidale*,
45 espécie nativa do semiárido brasileiro, submetida a deficiência hídrica crescente. O
46 experimento foi conduzido em casa de vegetação com um delineamento experimental de 2
47 tratamentos, Controle (capacidade de pote) e Seca (redução crescente de 25, 50 e 100% da
48 rega). Foram avaliados conteúdo hídrico relativo, umidade do solo, trocas gasosas,
49 fluorescência da clorofila *a* e conteúdo de açúcares solúveis totais (AST), açúcares redutores,
50 sacarose, frutose, amido, aminoácidos, proteínas e prolina, em folha, caule e raiz. Os dados
51 foram submetidos a uma ANOVA fatorial, quando necessário, as médias foram contrastadas
52 pelo teste de Student Newman Keuls a 5%. O experimento durou 15 dias, em que, estabeleceu-
53 se o máximo estresse (ME) quando a assimilação de CO₂ alcançou valores próximos a zero.
54 Os parâmetros de trocas gasosas de modo geral, apresentaram reduções significativas (90%)
55 para o tratamento de Seca, no 5º dia de deficiência hídrica, em relação ao controle. Para os
56 parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, os valores do tratamento de Seca e Controle
57 apresentaram valores semelhantes, tendo reduções significativas para o tratamento de Seca
58 apenas no ME. A partir do 9º dia de experimento o metabolismo primário, das plantas sob
59 deficiência hídrica, começou a apresentar comportamento diferente do controle. Dentre os
60 órgãos analisados, o caule apresentou a menor variação para todas as análises, onde a Seca
61 apresentou valores semelhantes ao Controle. Em relação aos AST, sacarose, frutose, açúcares
62 redutores e amido, no tratamento de Seca a raiz apresentou valores mais altos em relação ao
63 Controle, nos últimos dias de experimento. Já as análises de prolina e proteína apresentaram,
64 para o tratamento de Seca, maiores valores nos tecidos foliares, em relação ao Controle. O
65 que essa dinâmica do metabolismo primário pode vir a proporcionar para a espécie foi
66 discutido neste estudo.

67 **Palavras-chave:** Seca. Tolerância. Açúcares. Metabolismo bioquímico

68

69 **Introdução**

70 Dentre as várias perturbações abióticas sofridas pelas plantas, a seca é um dos principais
71 fatores que limitam a produção e o crescimento vegetal, é também, tido como uma das
72 principais causas de mortalidade, tanto na agricultura como em condições naturais,
73 influenciando a distribuição de espécies e a biodiversidade dos ecossistemas (Chaves et al.
74 2016). Hipóteses mecanicistas relacionam, extensivamente, a diminuição do crescimento à
75 redução das taxas fotossintéticas que por sua vez, afetam a produção de metabólitos primários.
76 Entretanto, evidências mostram que a disponibilidade de água influencia outros processos
77 primários envolvidos no crescimento e produção, como a expansão e turgescência celular
78 (Holfman et al. 2011).

79 As relações hídricas e o metabolismo do carbono são alterados nas plantas sob
80 deficiência hídrica (Santos and Pimentel 2009; Falcão et al. 2015). Dessa forma, espécies
81 nativas de regiões semiáridas, apresentam um comportamento diferente quanto ao conteúdo de
82 açúcares, proteínas e aminoácidos (Rolland et al. 2006, Rivas et al. 2013, Falcão et al 2015).
83 Tanto os açúcares como os aminoácidos desempenham papel importante no aumento da
84 tolerância ao déficit hídrico por serem osmoprotetores e eliminadores de espécies reativas de
85 oxigênio. Além disso, podem atuar como moléculas sinalizadoras em situação de estresse, bem
86 como interagir com fitorreguladores como parte da rede de sinalização (Labanowska et al.
87 2013).

88 Em espécies lenhosas, nativas do semiárido, por crescerem sob limitação hídrica, tem
89 sido observado uma dinâmica específica de açúcares e outras moléculas (Santos et al. 2014),
90 bem como uma alta resiliência em fixar carbono (Chazdon et al. 2016), apresentando um
91 conteúdo alto de açúcares sob seca (Hoch et al. 2003). Dentre os aminoácidos, a prolina é um
92 dos mais reportados na literatura como envolvido nas respostas a diferentes estresses abióticos.
93 A quantidade de açúcares e aminoácidos nos órgãos das plantas pode regular a atividade
94 fotossintética (Paul and Pellny 2003). Dessa forma, a habilidade da espécie em armazenar os
95 açúcares e aminoácidos chaves, durante a restrição hídrica, pode auxiliar no controle e
96 manutenção do crescimento bem como na tolerância ao estresse (Eveland and Jackson 2012).

97 Apesar do reconhecimento da importância desses compostos orgânicos nas respostas e
98 sinalização ao déficit hídrico, são poucas as informações sobre quais açúcares, aminoácidos
99 estão envolvidos nos diferentes estágios do estresse, uma vez que a maioria dos estudos

100 quantifica apenas o conteúdo total desses compostos ao final do experimento (Falcão et al 2015,
101 Frosi et al 2016, 2017). Além disso, a maioria dos resultados é obtida nas folhas, o que deixa
102 ainda pouco esclarecido a dinâmica do metabolismo primário entre raiz-caule-folha.

103 No Brasil, a Caatinga, floresta tropical sazonalmente seca, é um dos ecossistemas que
104 mais sofrem com a deficiência hídrica. Além do baixo nível de precipitação e chuvas irregulares
105 ao longo do ano, a problemática da seca é intensificada devido ao mau uso da terra e baixo
106 investimento em programas de conservação. (Sampaio 2002; Leal et al. 2005; Santos et al.
107 2014). Junto a isso, as perspectivas futuras de mudanças climáticas trazem um agravamento e
108 prolongamento dos períodos secos, principalmente para ambientes áridos e semiáridos (IPCC
109 2014).

110 Dentro dessa perspectiva estudos que busquem entender melhor o mecanismo de
111 regulação dessas plantas perenes em ambientes secos, são relevantes para compreender
112 mecanismos de tolerância à seca dessas espécies. Tal fato, ajudaria em estratégias do uso dessas
113 espécies. O principal objetivo deste estudo foi avaliar a dinâmica de açúcares, aminoácidos e
114 outras moléculas em folha, caule e raiz de *Cenostigma pyramidale*, espécie nativa do semiárido
115 brasileiro, submetida a deficiência hídrica crescente. Nossa hipótese é que a quantidade e a
116 diversidade dos produtos do metabolismo primário, com o aumento da intensidade da
117 deficiência hídrica, apresentem maior intensidade no tecido radicular, quando comparado as
118 três partes da planta.

119

120 **Material e métodos**

121 *Local do estudo e condições de crescimento*

122 O estudo foi conduzido na casa de vegetação do Departamento de Botânica, no Centro
123 de Biociências (CB), e no Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV) da Universidade Federal de
124 Pernambuco (UFPE).

125 As sementes de *Cenostigma pyramidale* foram fornecidas pelo CRAD (Centro de
126 Recuperação de Áreas degradadas), sendo essas, coletadas a partir de uma planta mãe.
127 Posteriormente, as sementes foram colocadas para germinar em bandejas, contendo areia lavada
128 esterilizada em autoclave (120°C por 30 minutos), para obtenção das plântulas. Após a emissão
129 do primeiro par foliar, as plântulas foram transferidas para sacos de muda com capacidade para

130 5kg, com um substrato formado por uma mistura de areia lavada, solo orgânico (areia preta), e
131 solo argiloso (areia vermelha), numa proporção de 3:1:1. Após a transferência, os indivíduos
132 foram mantidos em condições de rega ideal, seguindo a capacidade de pote (500 ml), até
133 atingirem 6 meses de desenvolvimento. A partir de então, foram impostos 2 tratamentos:

134 Controle (onde as plantas foram mantidas em condições de rega ideal) e Seca (onde as
135 plantas passaram por uma diminuição crescente de 25%, 50% e 100% da capacidade de pote ao
136 2º, 7º e 13º dia de experimento, respectivamente. Para cada tratamento foram disponibilizadas
137 35 plantas. A redução crescente da rega, visou uma reprodução realista das condições naturais.
138 O experimento teve 15 dias de duração e todas as medidas foram feitas em dias alternados,
139 desde o início do experimento, totalizando 7 dias de coletas. O fluxo de fótons fotossintéticos
140 (PAR) foram observados durante todos os dias de medida, sendo utilizado 1800 mmol m⁻²s⁻¹
141 em média. O déficit de pressão de vapor (DPV) variou entre 1 e 2 kPa durante o experimento
142 (Fig 1a)

143

144 *Umidade relativa do solo (UR solo) e Conteúdo Hídrico Relativo (CHR)*

145 A UR_{solo} foi obtida a uma profundidade de 20 cm no solo, com o auxílio do Medidor
146 Falker HFM 2030, determinado em 5 plantas por tratamento. Como forma de evitar danos às
147 raízes, a régua foi mentida próxima à parede dos vasos.

148 O conteúdo hídrico relativo (CHR %) foliar foi determinado em 5 indivíduos por
149 tratamento. Os folíolos foram coletados às 6:00 da manhã e em seguida, acondicionados em
150 potes em caixa térmica com gelo. Posteriormente, em laboratório, os discos foliares foram
151 pesados em balança semi-analítica (modelo AND - HR-200) para obtenção do peso fresco.
152 Logo após, os folíolos foram embebidos em potes com água deionizada por 24 h, e
153 posteriormente pesados para obtenção do peso túrgido. Por fim, os folíolos foram mantidos em
154 estufa de ventilação forçada a 80°C por 48 horas, e pesados para obtenção do peso seco. O CHR
155 foi dado em porcentagem pela fórmula:

156
$$\text{CHR} = ((\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / (\text{peso túrgido} - \text{peso seco})) \times 100$$

157

158 *Trocas gasosas*

159 As medidas foram realizadas no período da manhã, entre às 8:00 e 10:30 horas. Foram
160 utilizados 5 indivíduos por tratamento, onde, as folhas determinadas estavam sadias e
161 totalmente expandidas, sem sinais de senescência. A medição foi feita com o auxílio de um
162 analisador de gases por infravermelho (IRGA) ADC, modelo LCI-pro; Hoddesdon. Foram
163 medidos os parâmetros de trocas gasosas: taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*),
164 condutância estomática (*g_s*), transpiração (*E*) e, pela razão entre *A* e *E*, foi calculada a eficiência
165 do uso da água (*EUA*).

166

167 *Análises bioquímicas*

168 As coletas dos materiais foram realizadas em dias alternado, em conjunto com as trocas
169 gasosas, entretanto, no período da tarde, em horários próximos as 15 horas. Os órgãos (folha,
170 caule e raiz) foram coletados e imediatamente congelados em nitrogênio líquido,
171 separadamente. Posteriormente armazenados em freezer -80°C para a conservação do material.
172 Foram quantificados os açúcares solúveis totais (AST) (Dubois et al. 1956), sacarose (Handel
173 1968), frutose (Foreman et al. 1973), açúcares redutores (Nelson 1944; Somogy 1952), e
174 aminoácidos livres totais (ALT) (Moore and Stein 1948), através do extrato etanólico de cada
175 tecido, utilizando etanol 80%. Os teores de proteína (PT) e prolina foram quantificados segundo
176 Bradford (1976) e Bates (1973), respectivamente.

177 Para a quantificação do amido, foi utilizada a fração insolúvel da extração de
178 carboidratos. O pellet foi hidrolisado por 1 hora, no banho térmico a 100°C, com 10 unidades
179 de amiloglucosidase e os açúcares resultantes foram analisados em seguida (Dubois et al. 1956).
180 Todos os compostos foram analisados através de um espectrofotômetro, ajustado ao
181 comprimento de onda específico para cada composto. De cada tecido, em todas as análises,
182 foram utilizados 100 mg de massa fresca.

183

184 *Análise estatística*

185 O experimento foi conduzido inteiramente ao acaso, com 5 repetições para cada
186 tratamento por dia de coleta, sendo cada uma representada por uma planta por pote. Os dados
187 foram submetidos ao Teste t, tendo como variável preditora o regime hídrico para cada tempo
188 de coleta, a 5% de probabilidade. Quando necessário, as médias foram contrastadas pelo teste

189 de Student Newman Keul's com nível de significância de 5%. Para a realização das análises foi
190 utilizado o programa Statistica 8.0 (StatSoft. Inc, Tulsa, Oklahoma, USA). Para as figuras, foi
191 utilizado o programa Origin Pro 2016.

192 **Resultados**

193 *Status hídrico do solo e da planta*

194 As plantas submetidas ao déficit hídrico apresentaram redução de 49% no CHR (%)
195 ($p=0,025$), em relação ao tratamento controle, a partir do 13º dia de experimento, seguindo com
196 reduções mais pronunciadas até o máximo estresse (Figura 1c). A US (%) foi 70% menor nas
197 plantas submetidas ao déficit hídrico em relação as plantas hidratadas ($p=0,025$),
198 principalmente ao final do experimento (Figura 1b).

199

200 *Trocas gasosas*

201 Os parâmetros de trocas gasosas, no geral, apresentaram decréscimos acentuados a
202 partir do 9º dia de experimento nas plantas submetidas ao déficit hídrico, em relação às plantas
203 hidratadas. Entretanto, g_s apresentou reduções significativas nas plantas sob seca, as quais
204 foram observadas apenas no último dia de experimento, com valores 83% ($p=0,025$) menores
205 que nas plantas hidratadas (Figura 2a). A assimilação de CO₂ (A) foi 79% menor nas plantas
206 sob seca, a partir do 13º dia de experimento, em relação ao controle ($p=0,025$), e seguiu até o
207 ME (Figura 2b). A taxa de transpiração (E) teve reduções significativas nas plantas estressadas
208 já a partir do 9º dia de experimento, seguindo com maiores reduções até o dia do ME, com
209 valores 83% menores que o controle ($p=0,025$) (Figura 2c). Embora os valores de A e E tenham
210 sido mais baixos para as plantas estressadas, a EUA não apresentou diferenças para nenhum dos
211 tratamentos, mesmo ao final do experimento (Figura 2d).

212

213 *Análises bioquímicas*

214 De modo geral, a raiz foi o órgão que apresentou maior variação do metabolismo
215 bioquímico entre os tratamentos, para os compostos analisados, seguida da folha e caule,
216 respectivamente. No metabolismo foliar, o conteúdo de AST não apresentou diferença entre os

217 tratamentos ao longo de todo o experimento (Figura 3a). Para sacarose, foi observado o mesmo
218 padrão dos AST na folha, não apresentando diferenças significativas entre os tratamentos
219 (Figura 3b). Já o conteúdo de frutose foliar, nas plantas submetidas ao estresse hídrico,
220 apresentou maiores valores em relação ao tratamento controle, a partir do 7º dia (16018,8
221 mmol.kg-1MS, $p=0,05$). Entretanto, no máximo estresse (ME), o conteúdo de frutose não
222 apresentou diferença entre os tratamentos (Figura 3c). De maneira geral, os açúcares redutores
223 não apresentaram um padrão para os tratamentos durante todo o experimento (Figura 3D).
224 Quanto ao amido, observou-se um aumento de 15% nas plantas sob seca ($p=0,05$) no 4º dia de
225 experimento, mas a partir do 7º dia o conteúdo de amido passou a apresentar valores
226 semelhantes entre os tratamentos, seguindo assim até o ME (Figura 4a). O conteúdo de proteína
227 nas folhas apresentou aumentos acentuados nas plantas submetidas ao déficit hídrico a partir
228 do 9º dia de experimento e seguiu até o ME, mas não o suficiente para apresentar diferenças em
229 relação ao controle (Figura 5a). Entretanto, quanto aos aminoácidos, as diferenças entre os
230 tratamentos foram observadas a partir do 9º dia de experimento, quando as plantas sob seca
231 apresentaram um aumento de 69% em relação as plantas controle ($p=0,025$), seguindo até o dia
232 do ME (Figura 5b). Já os valores de prolina nas folhas apresentaram, aumentos para o
233 tratamento de seca a partir do 11º dia, e seguiu até o máximo estresse, com um aumento de 97%
234 ($p=0,025$) em relação ao controle (Figura 5c).

235 No metabolismo bioquímico caulinar, os AST não apresentaram um padrão entre os
236 tratamentos. Entretanto, no 11º e 13º dias de experimento, o tratamento de seca apresentou um
237 aumento significativo médio de 12% ($p=0,05$), desses compostos em relação ao controle. No
238 ME, o conteúdo de AST não apresentou diferença entre os tratamentos (Figura 3e). O conteúdo
239 de sacarose não diferiu entre os tratamentos, exceto para o 13º dia, quando as plantas submetidas
240 ao estresse hídrico apresentaram um aumento em relação ao controle, o que não foi observado
241 no ME (Figura 3f). Em relação ao conteúdo de frutose no caule, durante o experimento não foi
242 observado diferenças significativas entre os tratamentos (Figura 3g). Para os açúcares redutores
243 no caule, observou-se um comportamento semelhante ao da sacarose, apresentando, apenas no
244 11º dia, um aumento para as plantas submetidas ao estresse, em relação às plantas controle
245 (Figura 3h). No conteúdo de amido também não foi observado diferenças entre os tratamentos
246 (Figura 4b). O teor de proteína no caule foi 139% maior ($p=0,05$) para as plantas sob seca no
247 ME, em relação as plantas hidratadas (Figura 5d). Em relação aos aminoácidos livres totais,
248 não foi observado um padrão durante o experimento. Entretanto, no dia do ME, as plantas
249 submetidas ao déficit hídrico apresentaram aumentos significativos de 300% ($p=0,05$) quando

250 comparadas as plantas controles (Figura 5e). O conteúdo de prolina, foi semelhante para os
251 tratamentos ao longo de todo o experimento, apresentando valores próximos a 400 mmol.kg-
252 1MS (Figura 5f).

253 Para o metabolismo radicular, o tratamento de seca apresentou, na maior parte do
254 experimento, valores mais altos de AST em relação ao controle, e diferenças significativas
255 foram observadas a partir do 11º dia seguindo com aumentos significativos até o dia do máximo
256 estresse ($p=0,05$) (Figura 3i). A sacarose apresentou valores mais altos para o tratamento de
257 seca também a partir do 11º dia, entretanto, diferenças significativas em relação ao controle
258 foram observadas apenas no dia do ME ($p=0,0509$) (Figura 3j). O conteúdo de frutose na raiz
259 das plantas sob estresse hídrico seguiu o mesmo padrão dos outros açúcares, com aumentos
260 acentuados e significativos no 11º e 13º dias de experimento, com valores 22% e 72% maiores
261 que as plantas controle, respectivamente. Entretanto, ao final do experimento, o teor de frutose
262 não apresentou diferença entre os tratamentos (Figura 3l). Para o conteúdo de açúcares
263 redutores, também foi observado um aumento de 274% nas plantas sob seca em relação ao
264 controle a partir do 11º dia de experimento, mantendo-se até o dia do ME ($p=0,05$) (Figura 3m).
265 Os níveis de amido, não apresentaram diferença para os tratamentos ao longo de todo o
266 experimento, apresentando valores próximos a 1000 mmol.kg-1MS no ME (Figura 4c). Em
267 relação ao conteúdo de proteína, valores mais altos foram percebidos na raiz das plantas sob
268 seca a partir do 13º dia até o máximo estresse, com valores significativamente maiores
269 ($p=0,001$) que o tratamento controle (Figura 5e). Já para o conteúdo de aminoácidos, diferenças
270 foram percebidas apenas no 4º dia de experimento, onde as plantas submetidas ao estresse
271 apresentaram valores maiores que as plantas hidratadas ($p=0,05$) (Figura 5f). Para o conteúdo
272 de prolina, os tratamentos apresentaram valores semelhantes ao longo de todo o experimento,
273 exceto no ME, onde o tratamento de seca apresentou um aumento significativo de 116%
274 ($p=0,005$) em relação ao controle (Figura 5g).

275

276 **Discussão**

277 O metabolismo bioquímico das plantas de *C. pyramidale*, submetidas ao déficit hídrico,
278 apresentou diferenças significativas das plantas hidratadas para a maior parte dos parâmetros,
279 concomitantemente a diminuição das trocas gasosas. Dentre os órgãos analisados, a raiz
280 apresentou uma maior diferença na dinâmica desses compostos, com valores maiores nas

281 plantas submetidas ao déficit hídrico. Essa dinâmica dos metabólitos primários entre os
282 diferentes órgãos de uma espécie lenhosa durante uma deficiência hídrica crescente, confirma
283 em parte nossa hipótese inicial.

284

285 *Umidade do solo e conteúdo hídrico relativo*

286 O estresse hídrico na planta é o resultado da redução do conteúdo de água no solo em
287 conjunto com as flutuações nas taxas de transpiração (Morgan 1984) O déficit hídrico imposto
288 às plantas neste estudo foi suficiente para gerar alterações no conteúdo de água presente no
289 solo, já durante a metade do experimento, quando a rega foi reduzida a 50% (9º dia). A umidade
290 do solo, na maioria das espécies pode influenciar todos os processos metabólicos e determinar
291 o nível de estresse acometido (Chaves et al 2009).

292 Para as plantas de *C. pyramidale*, o CHR nas folhas das plantas estressadas reduziu
293 apenas nos últimos dias do experimento (13º e 15 dias). Essa redução, especificamente no
294 último estágio do estresse, pode estar relacionada com o grau de tolerância da espécie na
295 manutenção da captação de água disponível. Por afetar os processos fisiológicos e bioquímicos
296 das plantas, a redução no conteúdo hídrico afeta diretamente o particionamento de compostos
297 ao longo de toda a planta, bem como dará início às reduções mais drásticas nas trocas gasosas
298 (Hsiao and Xu 2000).

299

300 *Trocas gasosas*

301 As trocas gasosas são um dos primeiros aspectos afetados nas plantas durante um
302 período de seca. As alterações podem apresentar-se já no início da deficiência hídrica como
303 forma de aclimatação aos efeitos causados (Magalhães et al 2002). No experimento, as plantas
304 de *C. pyramidale* submetidas ao déficit hídrico, permaneceram com taxas semelhantes ao
305 tratamento controle, durante o estágio inicial e intermediário do estresse (25 e 50% da redução
306 da rega, respectivamente), mostrando que até esse ponto a condição hídrica é bem tolerada pela
307 espécie.

308 A condutância estomática, que altera a assimilação de CO₂, está diretamente ligada com
309 redução do conteúdo hídrico no solo e na planta. Sob estresse severo, com redução de 100% da

310 rega, as plantas submetidas à seca apresentaram reduções mais tardias da g_s e A , quando
311 comparadas à E . Esse decréscimo seguiu os menores valores no CHR das plantas submetidas
312 ao estresse. A taxa de transpiração apresentou decréscimos já durante a metade do estresse
313 (redução de 50% da rega), o que pode ter influenciado positivamente a EUA nas plantas
314 estressadas, que mantiveram valores semelhantes às plantas controle durante todo o
315 experimento.

316 Devido a capacidade de manutenção das trocas gasosas durante parte considerável do
317 experimento, as plantas submetidas à seca apresentaram acúmulos significativos na produção
318 de compostos metabólicos, mostrando a capacidade da espécie em fixar carbono durante um
319 período de estresse, como discutido por Chadzon (2016).

320

321 *Mudanças no metabolismo primário*

322 Os níveis de AST tanto para caule quanto para raiz passaram a apresentar diferenças do
323 controle quando o estresse se tornou mais severo (11º dia – 50% de redução da rega). Esse
324 acúmulo, para o tecido caulinar, juntamente com o aumento de outros açúcares como frutose e
325 os redutores, associados a redução da umidade do solo, pode ser indicativo de proteção e
326 manutenção da atividade do sistema condutor através do ajuste osmótico, visando a proteção
327 das células xilemáticas contra o embolismo e cavitação (Sala 2012). Entretanto, no ME muitos
328 dos valores sob deficiência hídrica voltaram a se assemelhar ao controle, demonstrando a
329 tolerância da espécie na manutenção desse sistema condutor. Essa resiliência é corroborada pela
330 EUA , que não apresentou diferença entre os tratamentos, até mesmo ao final do estresse. O
331 investimento no acúmulo de açúcares solúveis na raiz é bem reportado quando relacionado ao
332 ajuste osmótico, por ser o órgão de contato direto ao solo. Esse acúmulo, no entanto, para um
333 estresse mais severo induziria o crescimento de raízes auxiliares, a fim de explorarem melhor e
334 mais profundamente o solo (Silva 2009). Para a espécie em questão, esse acúmulo não resultou
335 em maiores quantidades de água nas plantas sob seca, o que pode ter sido influenciado pelo
336 tamanho do vaso. A mobilização de AST para as raízes é dada também para a produção de
337 exsudatos, que aumentam o ciclo de nutrientes (Millard et al. 2007), e atuam na sinalização da
338 planta para a interação com microrganismos, como FMAs (Bonfante 2005). Apesar do aumento
339 acentuado de AST nas folhas, quando o estresse se tornou mais severo, a semelhança estatística
340 entre os tratamentos é atípica. Segundo Jordan (1983), um acúmulo desses açúcares, nas folhas,

341 já no início da seca (25% de redução da rega), é observado devido à queda na eficiência de
342 conversão desses fotoassimilados. Para o estudo, a manutenção dos valores de AST das folhas
343 entre os tratamentos ao longo de todo o experimento, bem como a manutenção dos níveis de
344 amido, demonstram um equilíbrio entre a produção, utilização e armazenamento dos
345 fotoassimilados. Esse comportamento também foi observado em indivíduos de espécie
346 herbácea submetidas ao déficit hídrico, indicando uma maior tolerância (Moura et al. 2016).

347 Os teores de sacarose apresentaram-se baixos tanto na folha como no caule, quando
348 comparados à raiz durante todo o estresse. Aumentos no conteúdo de sacarose são associados
349 ao aumento de prolina, indicando que a síntese desse aminoácido depende de eventos de
350 sinalização via sacarose (Hanson et al. 2008). Para as folhas das plantas de *C. pyramidale*,
351 submetidas à seca, os níveis significativamente mais altos de sacarose, no estágio final do
352 estresse, seguiram os aumentos de prolina no mesmo tecido, assim como, nas raízes. Esse
353 aminoácido, reportado na literatura como uma das principais alterações causadas pela seca
354 (Ruiz-Lozano et al. 2012) e bastante conhecido por seu poder osmoprotetor (Verbruggen and
355 Hermans 2008; Szabados and Saviouré 2010; Wu et al. 2014), bem como na estabilização de
356 membranas celulares e na rede de sinalização (Szabados and Saviouré 2010). Em estudo
357 anterior, utilizando *C. pyramidale*, foi observado aumentos no conteúdo de sacarose, bem como
358 de prolina em folhas de indivíduos sob seca, também ao final do estresse (Frosi et. al 2016). No
359 presente estudo, pela primeira vez estamos demonstrando em uma espécie lenhosa de FTSS a
360 dinâmica de açúcares e aminoácidos nas três principais partes de plantas jovens.

361 Embora reportado que a maioria das plantas utilizam amido como açúcar de reserva
362 energética, várias espécies de angiospermas podem armazenar frutanos (Hendry 1993).
363 Frutanos são polímeros de frutose sintetizados principalmente nos vacúolos a partir da frutose
364 proveniente da quebra da sacarose (Vijn and Smeekens 1999; Livingston et al. 2009.).
365 Diferenças significativas nos teores de frutose foram observados, para as plantas sob seca, nos
366 tecidos foliares e radiculares. Nas folhas, esse acúmulo foi percebido nas plantas estressadas no
367 início do estresse, sendo o açúcar que apresentou respostas mais rápidas para o tecido, indicando
368 a importância desse composto, para a espécie, na atenuação do estresse. A frutose, juntamente
369 com os outros açúcares, participa do ajuste osmótico, que visa manter o turgor e, conseqüente
370 manutenção do metabolismo celular. Os frutanos derivados desse açúcar, por sua vez, podem
371 atuar como moléculas antioxidantes e interagir com hormônios, como o ácido abscísico na rede
372 de sinalização (Livingston et al. 2009; Bolouri-Moghaddam et al. 2010). Assim como o

373 metabolismo dos açúcares, outro grupo de moléculas orgânicas que possuem uma dinâmica
374 intensa durante o estresse hídrico são os aminoácidos.

375 No geral, a maior parte dos aminoácidos produzidos nas raízes, através do nitrogênio
376 presente no solo, é transcolado para os tecidos foliares devido a sua atividade fotossintética
377 (Tegeder and Rintsch 2010). No presente estudo, durante todo o experimento foram mantidos
378 níveis semelhantes de aminoácidos nas raízes para os dois tratamentos, enquanto no tecido
379 foliar, as plantas estressadas apresentaram níveis maiores já no início do estresse. Isso sugere
380 que, durante o estresse hídrico, como a absorção de nitrogênio pelas raízes diminui, as folhas
381 passam a produzir uma quantidade maior de aminoácidos, onde a síntese pode ser dada através
382 da fotorrespiração, redução do N orgânico presente em moléculas como ATP, NADP e
383 clorofilas, como também através da hidrólise de proteínas (Buchanan-Wollaston 1997;
384 Rachmilevitch et al. 2004). Sendo os principais transportadores de nitrogênio, esses
385 aminoácidos irão das folhas para outras partes da planta (Tegeder and Rintsch 2010), o que
386 pode explicar o aumento desses compostos no caule, ao final do estresse. Alguns aminoácidos,
387 como metionina e glicina betaína são precursores de moléculas osmorreguladoras e
388 estabilizadores de membrana, bem como podem atuar em mecanismo de tolerância
389 (Hildebrandt 2015; Oishi and Elbina 2005). Entretanto, para compreendermos a dinâmica de
390 aminoácidos e sua origem durante a deficiência hídrica, se faz necessário avaliar o
391 comportamento das proteínas solúveis totais.

392 No início da deficiência hídrica é comum aumentar o conteúdo proteico no sistema
393 radicular, (Toorchi et al. 2009; Alam et al. 2010; Mohammadi et al. 2012b), como resposta
394 inicial ao estresse, devido ao aumento da atividade celular neste órgão, e necessidade de
395 crescimento em detrimento da parte aérea da planta. No presente estudo aumentos significativos
396 foram observados no caule e raiz das plantas sob seca, apenas ao final do estresse. Em estágios
397 estádios mais avançados do estresse, pode ocorrer um incremento na síntese de proteínas de
398 choque térmico, atuando como chaperonas moleculares na proteção celular e melhor
399 funcionamento de enzimas e outras proteínas (Demirevska et al. 2008; Jangpromma et al. 2010).

400 Em resumo, a redução das taxas de trocas gasosas influenciou significativamente o
401 aumento da dinâmica dos compostos analisados, entre as plantas dos dois tratamentos. Nas
402 plantas de *C. pyramidale* estressadas, esse decréscimo das taxas fotossintéticas, aumentou a
403 produção dos compostos orgânicos, principalmente sob estresse severo nos tecidos foliares e
404 radiculares. Os açúcares apresentaram maiores atividades na raiz, o que pode indicar uma maior

405 atividade celular nesses tecidos, bem como um maior investimento no ajuste osmótico e
406 proteção, tendo em vista que é o órgão em contato direto com o solo. Já no tecido foliar, os
407 aminoácidos apresentaram maiores atividades, como uma alternativa de transporte de
408 nitrogênio e também, como proteção antioxidante e osmótica desse tecido. Esses resultados
409 mostram a eficiência de uma espécie nativa de uma Floresta Tropical Seca, na resiliência em
410 fixar carbono ao longo do estresse, manutenção das atividades metabólicas, bem como uma
411 utilização específica de compostos para cada tipo de tecido.

412

413 **Conclusão**

414 O presente trabalho com *C. pyramidale* mostrou que, sob seca severa, as raízes parecem
415 ser o principal órgão responsável pela manutenção do metabolismo durante a estação seca.
416 Além disso, os resultados permitem testar se a mesma dinâmica poderia ocorrer em indivíduos
417 adultos em condições de campo em um ambiente semiárido. Nesse ambiente, a manutenção do
418 metabolismo durante a estação seca e a brotação na próxima estação chuvosa precisam ser
419 sustentadas por reservas da planta, particularmente em um cenário de mudanças climáticas, no
420 qual o clima semiárido apresentará estações secas mais longas e uma estação chuvosa ainda
421 mais irregular.

422

423 **Reconhecimentos**

424 Os autores agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
425 (CAPES, Brazil) pela bolsa de estudos concedida, à FACEPE (APQ/PRONEM- FACEPE -
426 0336-2.03/14) pelo apoio financeiro ao projeto.

427

428 **Referências**

429 Alam I, et al (2010). Proteome analysis of soy bean roots subjected to short-term drought stress.

430 **Plant Soil** 333:491–505

431 Barros VR et al (2014) IPCC, 2014: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and
432 Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth
433 Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge
434 University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p.688.

- 435 Bolouri-Moghaddam M et al (2010) Sugar signalling and antioxidant network connections in
436 plant cells. *FEBS J.* 277:2022–2037
- 437 Bonfante P, Desirò A (2005) Arbuscular mycorrhizas: the lives of beneficial fungi and their
438 plant host. In: Lugtenberg B. (ed). *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer
439 International Publishing Switzerland, Heidelberg, Germany, pp 235-245
- 440 Buchanan-Wollaston V (1997) The molecular biology of leaf senescence. **Journal of**
441 **Experimental Botany** 48:181–199
- 442 Chaves MM et al (2016) Controlling stomatal aperture in semi-arid regions-The dilemma of
443 saving water or being cool? **Plant Science** 251:54–64
- 444 Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009) Photosynthesis under drought and salt stress:
445 regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany** 103:551-560
- 446 Chazdon et al (2016) Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in
447 the Latin American tropics. **Science** 2:1-10
- 448 Demirevska K (2008) Drought-induced leaf protein alterations in sensitive and Tolerant wheat
449 varieties. *Gen.Appl.Plant Physiology* 34:79–102
- 450 Eveland AL, Jackson D. (2012) Sugars signaling and plant development. **Journal of**
451 **Experimental Botany** 63:3367–3377
- 452 Falcão HM et al (2015) Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry
453 forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and**
454 **Management** 340:62-69
- 455 Frosi G et al (2016) Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance
456 of woody species from seasonal dry tropical forest. **Journal of Plant Physiology** 207:84-
457 93
- 458 Frosi G et al (2017). Different physiological responses under drought stress result in different
459 recovery abilities of two tropical woody evergreen species. **Acta Botanica Brasílica**
460 31:153-160
- 461 Hanson J et al (2008) The sucrose regulated transcription factor bZIP11 affects amino acid
462 metabolism by regulating the expression of asparagine synthetase and proline
463 dehydrogenase. **Plant Journal** 53:935–949

- 464 Hendry GAF (1993) Evolutionary origins and natural functions of fructans: a climatological,
465 biogeography and mechanistic appraisal. **New Phytologist** 123:3–14.
- 466 Hildebrandt MT, Nesi NA, Araújo LW, Braun H (2015) Amino acids catabolism in plants.
467 **Molecular Plant** 8:1563-1579
- 468 Hoch G, Richer A, Körner C (2003) Non-structural carbon compounds in temperate forest trees.
469 **Plant Cell Environment** 26:1067–1081
- 470 Holfmann WA et al (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood
471 density in a temperate forest under extreme drought. **Change Biology** 17
- 472 Hsiao TC, Xu LK (2000) Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress:
473 biophysical analysis and relation to water transport. **Journal of Experimental Botany**
474 51:1595-1616
- 475 Ishitani M, Nakamura T, HanSeung Y, Takabe T (1995) Expression of the betaine aldehyde
476 dehydrogenase gene in barley in response to osmotic stress and abscisic acid. **Plant**
477 **Molecular Biology** 27:307–315
- 478 Jangpromma N et al (2010) A proteomics analysis of drought stress-responsive proteins as
479 biomarker for drought-tolerant sugarcane cultivars. **Am .Journal Biochemistry**
480 **Biotechnology** 6:89–102
- 481 Jordan WR, Whole plant response to water deficits: An overview. In: Taylor HM, Jordan WR,
482 Sinclair TR (Ed) Limitations to efficient water use in crop production. Madison, EUA, pp 289-
483 317
- 484 Łabanowska M et al (2013) The mechanism of thermal activated radical formation in potato
485 starch studied by electron paramagnetic resonance and Raman spectroscopies.
486 Carbohydrate. **Polymers** 91:339–347
- 487 Leal IR, Silva JMC, Tabarelli M, Lacher Jr T (2005) Changing the course of biodiversity
488 conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology** 19:701–706
- 489 Livingston DP, Hinch DK, Heyer AG (2009) Fructan and its relationship to abiotic stress
490 tolerance in plants. **Cellular and Molecular Life Sciences** 66:2007–2023
- 491 Magalhães PC, Durães FO, Carneiro NP, Paiva E (2002) Fisiologia do milho. Circular técnica:
492 Embrapa Milho e Sorgo

- 493 Millard P, Sommerkorn M, Grelet G-A (2007) Environmental change and carbon limitation in
494 trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. **New Phytology** 175:11–
495 28
- 496 Mohammadi PP, Moieni A, and Komatsu S (2012b) Comparative proteome analysis of drought-
497 sensitive and drought-tolerant rape seed roots and their hybrid F11 line under drought
498 stress. **AminoAcids** 43:2137–2152
- 499 Moura AR, Nogueira RJMC, Silva JAA, Lima TV (2016) Relações hídricas e solutos orgânicos
500 em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência**
501 **Florestal** 26:345-354
- 502 Oishi H, EBINA, M (2005) Isolation of cDNA and enzymatic properties of betaine aldehyde
503 dehydrogenase from *Zoysia tenuifolia*. **Journal of Plant Physiology** 162:1077-1086
- 504 Paul MJ, Pellny TK (2003) Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and
505 development. **Journal Experimental Botany** 54:539-547
- 506 Rachmilevitch S, Cousins AB, Bloom AJ (2004) Nitrate assimilation in plant shoots depends
507 on photorespiration. **Proc. Natl Acad. Sci.** 101:11506–11510
- 508 Rivas R, Oliveira MT, Santos MG (2013) Three cycles of water deficit from seed to young
509 plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. **Plant Physiology**
510 **Biochemistry** 63:200–208.
- 511 Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen J (2006) Sugar sensing and signaling in plants: conserved
512 and novel mechanisms. **Annual Review of Plant Biology** 57:675–709
- 513 Ruiz-Lozano JM, Porcel R, Azcón R, Aroca R (2012) Regulation by arbuscular mycorrhizae of
514 the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological
515 and molecular studies. **Journal of Experimental Botany** 63:4033–4044
- 516 Sampaio EVSB, Giulietti AM, Vírginio J, Gamarra-Rojas CFL (2002) Vegetação e flora da
517 Caatinga. Associação Plantas do Nordeste e Centro Nordestino de Informação sobre
518 Plantas
- 519 Santos MG et al (2014) Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate
520 changes? **Theor Exp Plant Physiol** 26: 83-99

- 521 Santos MG, Pimentel C (2009) Daily balance of leaf sugars and amino acids as indicators of
 522 common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) metabolic response and drought intensity.
 523 **Physiology and Molecular Biology of Plants** 15:23-30
- 524 Silvia S, Soares AM, Oliveita LEM, Magalhães PC (2001) Respostas fisiológicas de gramíneas
 525 promissoras para vegetação ciliar de reservatórios hidroelétricos, submetidos à
 526 deficiência hídrica. **Ciência e Agrotecnologia** 25:124-133
- 527 Silva JRR. (2009) Comportamento ecofisiológico de plantas jovens de andiroba (*Carapa*
 528 *guianensis* Aubl.) sob dois regimes hídricos. Dissertação, Universidade Federal Rural da
 529 Amazônia.
- 530 Szabados L, Saviouré A (2010) Proline: a multifunctional amino acid. **Trends Plant Science**
 531 15:89–97

532

533 **Legendas**

534 **Fig. 1 a** – Déficit de pressão de vapor (DPV); **b** – umidade relativa do solo ($UR_{solo}\%$); onde as
 535 setas indicam os dias iniciais para as respectivas reduções na rega, c – Conteúdo hídrico relativo
 536 (CHR%), em plantas de *C. pyramidale* cultivadas em casa de vegetação, submetidas a diferentes
 537 regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca
 538 (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). O último dia é caracterizado
 539 pelo máximo estresse (ME). Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de
 540 Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P$)

541

542 **Fig. 2 a** – Condutância estomática ($g_s - \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); **b** – taxa de assimilação líquida de CO_2
 543 ($A - \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); **c** – transpiração ($E - \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); **d**- eficiência do uso da água ($EUA - \text{mmol}$
 544 $\text{CO}_2.\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$) em plantas de *C. pyramidale* cultivadas em casa de vegetação, submetidas a
 545 diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da capacidade de
 546 pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). As medidas foram
 547 realizadas às 8:00. O último dia é caracterizado pelo máximo estresse (ME), onde os valores de
 548 g_s aproximaram-se de 0. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de
 549 Student Newman Keul's ($p < 0,05$). ($n = 5 \pm E.P$)

550

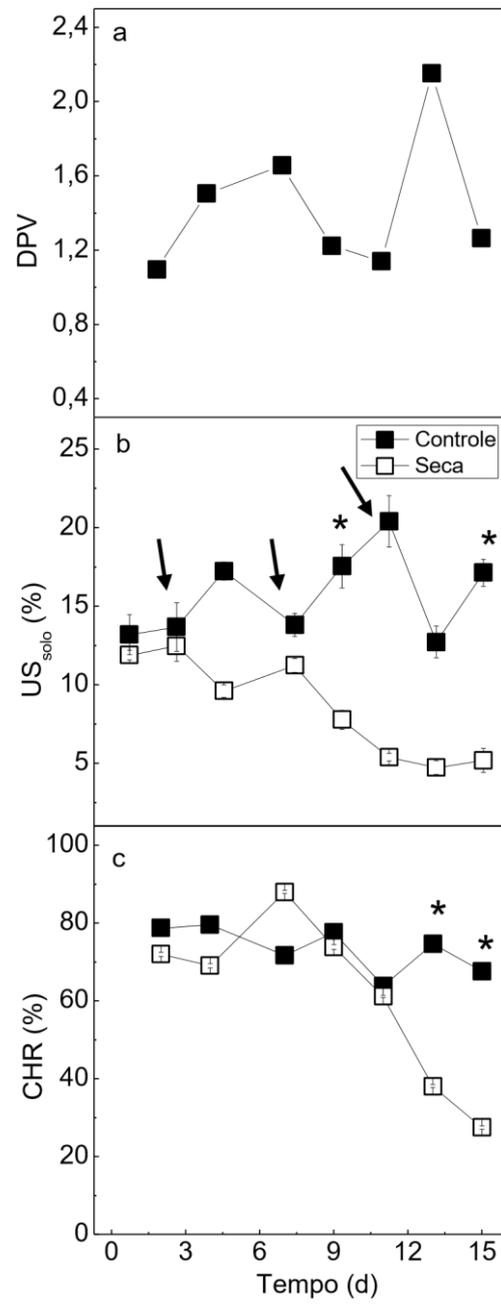
551 **Fig. 3 a, e, i** – Açúcares solúveis totais (AST - mmol.Kg-1 MS) de folha, caule e raiz,
552 respectivamente; **b,e e j** – Sacarose (mmol.Kg-1 MS) de folha, caule e raiz, respectivamente; **c,**
553 **g, l** – Frutose (mmol.Kg-1 MS) de folha, caule e raiz, respectivamente; **d, h, m** – Açúcares
554 redutores (mmol.Kg-1 MS) de folha, caule e raiz, respectivamente em plantas de *C. pyramidale*
555 submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação máxima da
556 capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%, respectivamente). As
557 coletas foram feitas em dias alternados, do início do experimento até o ME. Valores seguidos
558 por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's ($p<0,05$). ($n=5\pm E.P$).

559

560 **Fig. 4 a,b,c** - Amido (mmol.Kg-1 MS) de folha, caule e raiz, respectivamente em plantas de *C.*
561 *pyramidale* submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle (mantidos com hidratação
562 máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega. 25, 50 e 100%,
563 respectivamente). As coletas foram feitas em dias alternados, do início do experimento até o
564 ME. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student Newman Keul's
565 ($p<0,05$). ($n=5\pm E.P$).

566

567 **Fig. 5 a,c,e** – Proteína (PT - mmol.Kg-1 MS); **b, d, f** – Prolina (mmol.Kg-1 MS) de folha, caule
568 e raiz em plantas de *C. pyramidale* submetidas a diferentes regimes hídricos: Controle
569 (mantidos com hidratação máxima da capacidade de pote); Seca (diminuição crescente da rega.
570 25, 50 e 100%, respectivamente). As coletas foram feitas em dias alternados, do início do
571 experimento até o ME. Valores seguidos por símbolo asterisco (*) diferem pelo testes de Student
572 Newman Keul's ($p<0,05$). ($n=5\pm E.P$).



573

574

Fig 1

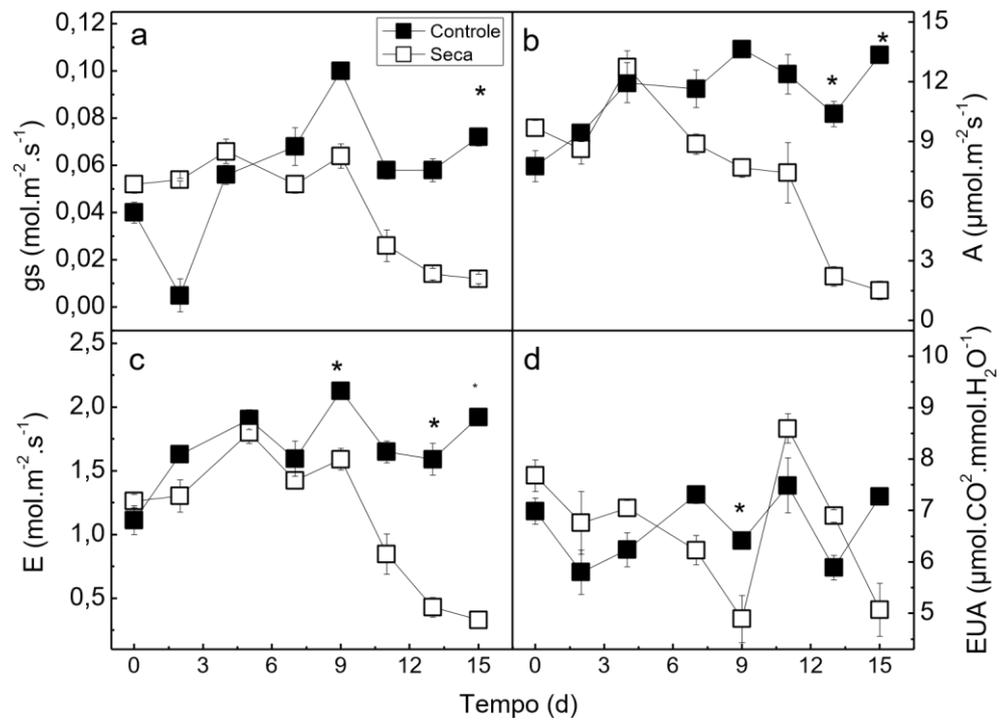


Fig. 2

575

576

577

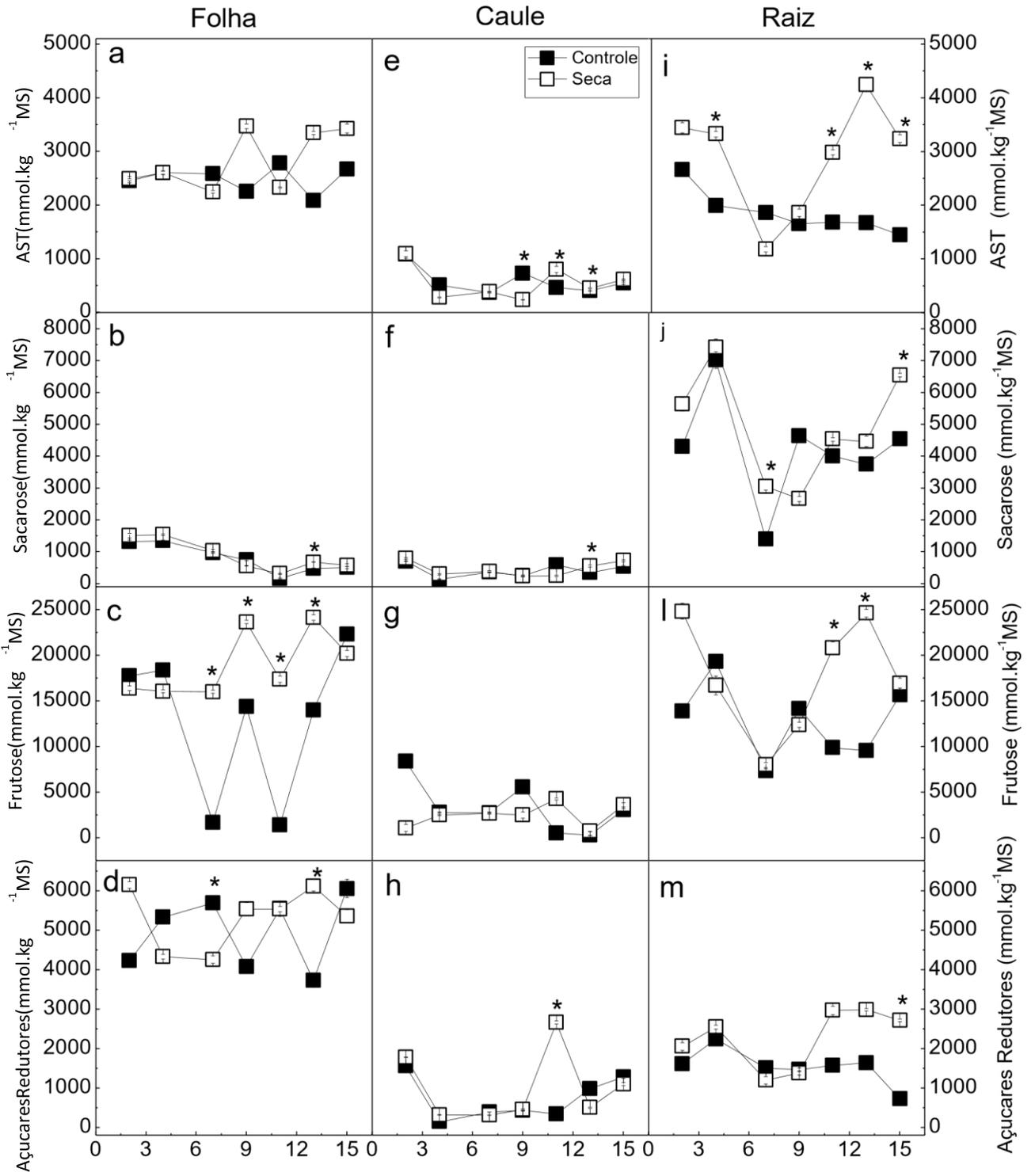


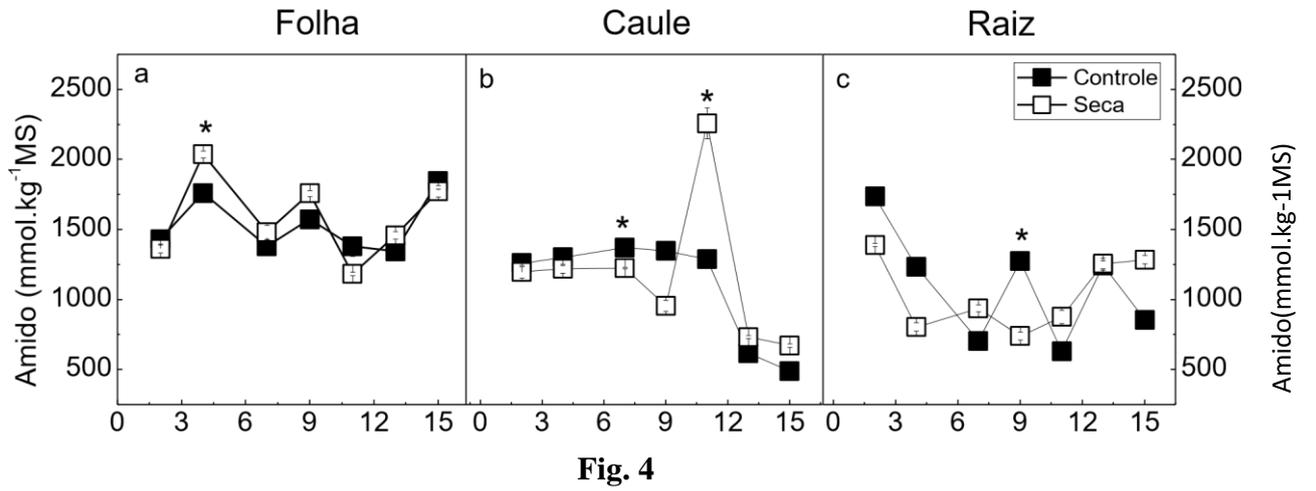
Fig. 3

578

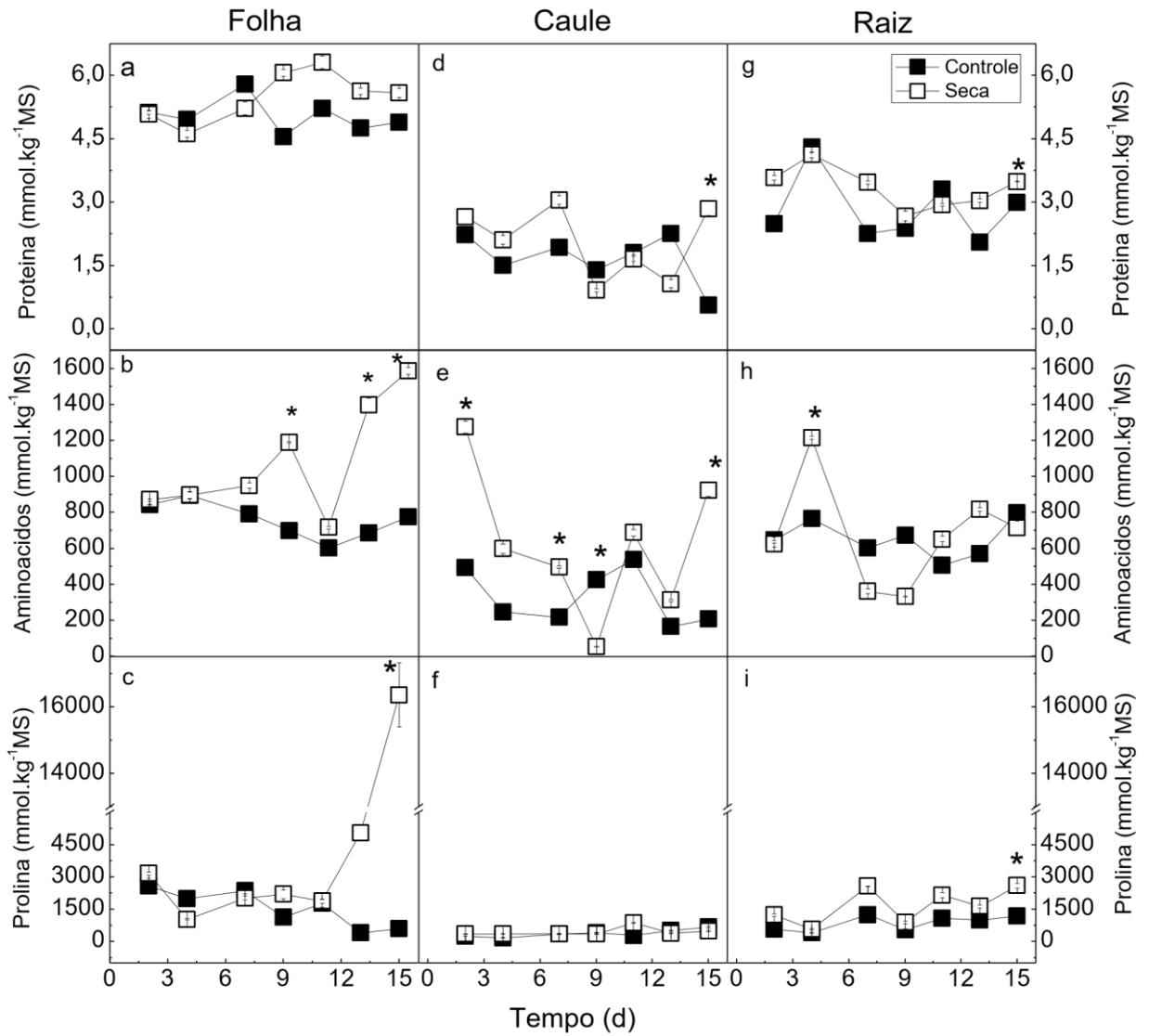
579

580

581



582
583
584
585



586
587
588

589 **5 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

590 Os resultados deste estudo evidenciam que *Cenostigma pyramidale*, espécie nativa do
591 semiárido brasileiro, apresenta estratégias fisiológicas e bioquímicas específicas frente à
592 deficiência hídrica, com destaque para a acumulação diferencial de compostos orgânicos entre
593 os órgãos. A maior estabilidade do caule e a acentuada resposta da raiz, sobretudo no acúmulo
594 de açúcares solúveis, indicam uma possível priorização da homeostase radicular como
595 mecanismo de tolerância ao estresse. Além disso, o aumento de prolina e proteínas nas folhas
596 sob estresse sugere um papel relevante desses compostos na manutenção da integridade celular
597 e funcionalidade fotossintética. Tais respostas reforçam a importância de uma abordagem
598 integrativa, que considere a dinâmica metabólica ao longo de toda a planta, para a compreensão
599 da tolerância à seca em espécies lenhosas de ambientes áridos. No entanto, ainda são necessárias
600 mais pesquisas que avaliem essas respostas em indivíduos adultos em condições naturais, a fim
601 de validar a aplicabilidade ecológica dos resultados e aprofundar o entendimento sobre os
602 mecanismos de resiliência de espécies lenhosas nativas de florestas secas.

603

ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO

604

605

606 **Periódico Acta Physiologiae Platarum:**

607

608 *Disponível em: <https://link.springer.com/journal/11738/submission-guidelines>*

609

610

611

612