

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

DIEGO GOMES RAMOS

**RESPOSTAS NA REDE DE CONECTÂNCIAS FISIOLÓGICAS EM *Leucaena
leucocephala* (Lam.) de Wit (FABACEAE) SOB DÉFICIT HÍDRICO**

Recife

2019

DIEGO GOMES RAMOS

RESPOSTAS NA REDE DE CONECTÂNCIAS FISIOLÓGICAS EM *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (FABACEAE) SOB DÉFICIT HÍDRICO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração: Ecologia e Conservação

Orientador: Prof^o. Dr. Marciel Teixeira de Oliveira

Recife

2019

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso (CRB4/1728)

Ramos, Diego Gomes

Respostas na rede de conectâncias fisiológicas em *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) sob déficit hídrico / Diego Gomes Ramos - 2019.

76 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Marciel Teixeira de Oliveira

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2019.

Inclui referências, apêndice e anexos

1. Fabaceae 2. Fotossíntese 3. Fluorescência I. Oliveira, Marciel Teixeira de (orient.) II. Título

583.74

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-178

DIEGO GOMES RAMOS

RESPOSTAS NA REDE DE CONECTÂNCIAS FISIOLÓGICAS EM *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (FABACEAE) SOB DÉFICIT HÍDRICO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 27/02/2019.

BANCA EXAMINADORA

Profº. Dr. MARCIEL TEIXEIRA DE OLIVEIRA (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Profº. Dr. MAURO GUIDA DOS SANTOS (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Profª. Dra. CLÁUDIA ULISSES DE CARVALHO SILVA (Examinador Externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

À todos que de alguma forma
contribuíram para a conclusão
desta etapa.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus pais Reginaldo e Edivalda que, mesmo alheios à minha vida acadêmica, sempre estiveram comigo me apoiando desde o início da graduação e que, de certa forma, me deixaram livre para pensar e agir da forma que julgasse melhor pra mim.

Agradeço à Universidade Federal de Pernambuco e ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal por toda a estrutura na qual eu pude usufruir desde a graduação, bem como ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa.

Ao Prof. Dr. Marciel Oliveira pela orientação, confiança, ensinamentos e pelo exemplo de profissional que sempre foi. Espero que esta etapa não seja um adeus e sim um até logo, pois acredito que ainda podemos realizar grandes coisas em equipe pois ainda tenho muito a aprender com você. À você, um enorme obrigado e um sincero pedido de desculpas.

Ao Prof. Dr. Mauro Guida pela oportunidade, lá no início da graduação, de ingressar no Laboratório de Fisiologia Vegetal, permitindo-me encontrar o que procurava dentro das Ciências Biológicas.

À Prof. Dr^a Claudia Ulisses pela disponibilização do Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas (LAB-Planta), onde pude realizar algumas análises, bem como ao técnico do laboratório Wellington pelo suporte na realização.

À minha “mamãe” Rebeca Rivas por ter sempre me apoiado desde o primeiro dia e por tudo que me ensinou e representou (e representará) pra mim, um eterno obrigado.

Aos democratas dos “cafezes”, Lais Luana, Hiram Falcão e Silvia Caroline, por todas as tardes (im)produtivas regadas a café e risadas. Continuemos na luta, camaradas.

À Gabriella Frosi pela amizade, caronas e resolução de problemas no carro. E aos demais membros do LFV, Vanessa, Luana, Rafaela, Maria, Gleyce, Thamires, pela amizade e dizer que foi uma honra trabalhar com vocês.

À Mariana Gonçalves pela parceria em todos esses anos de LFV, não importa onde eu esteja, estarei torcendo pelo seu sucesso, minha “ex esposa”. À Sinzinando Albuquerque pela amizade construída nesses anos de mestrado, pela hospedagem nos tempos do meu experimento e por ser essa pessoa maravilhosa na vida de todos.

Aos amigos do PPGBV João Paulo, Breno, David, Duda, levarei vocês comigo pra sempre.

Agradecer também aqueles que foram minha família desde a graduação, os “de sempre para sempre”, Alan Dias, Marcelo Fraga, Mariana Lins, Érica Cabral, Wellyson, Paulo Braga, John, Haggy, Luan Santos, Brena Andrade (tem muito mais gente). Agradeço a vocês por todas as vivências nesses anos e principalmente por me aguentarem nesses tempos de UFPE.

Por fim, existe uma pessoa que é a responsável por tudo isso acontecer. A responsável por eu ter chegado até aqui. A pessoa que sempre esteve ali comigo e nunca me deixou desistir. Que me levantou e cuidou de mim quando precisei. A qual agradeço todos os dias por tê-la na minha vida ou só por simplesmente existir. Obrigado por tudo, Kalina. Acredito que não teria chegado até aqui sem teu suporte, que foi além do trabalho. Obrigado principalmente por ter acreditado em mim. Você é o cara, meu “bbzorde”. Embora eu seja um tanto cético, você acredita em um deus e que as vezes ele coloca anjos disfarçados de amigos na vida das pessoas. Pois bem, em você eu acredito. Muito obrigado.

“Nunca se vence uma guerra
lutando sozinho.”

Raul Seixas

RESUMO

A capacidade da espécie *Leucaena leucocephala* em tolerar o déficit hídrico foi analisada a partir de uma abordagem sistêmica, observando alterações nos padrões de conexão entre os elementos constituintes das redes que compõem o sistema vegetal. O objetivo do estudo foi analisar como a *L. leucocephala* altera o padrão de modulação de suas redes a fim de manter sua homeostase e tolerar a condição de déficit hídrico. O experimento realizado foi dividido em 4 tratamentos: controle (100% capacidade de pote), leve (50% da capacidade de pote), moderado (25% da capacidade de pote) e severo (suspensão total da rega). Foram mensurados parâmetros referentes a fotossíntese, fluorescência da clorofila a, compostos do metabolismo primário e sistema antioxidante no período do máximo estresse e após reidratação. A conectância das redes foi obtida pela transformação dos coeficientes de correlação entre os parâmetros através da equação: $z = 0,5 \times \ln [(1+|r|)/(1-|r|)]$. Também foi realizado uma ANOVA one-way para comparação entre médias, além de uma análise de componentes principais. Os resultados mostraram reduções nas trocas gasosas nos tratamentos que sofreram restrição hídrica, além da redução na relação Chl/Car quando sob déficit moderado e severo. Os prejuízos na eficiência fotoquímica apenas foram observados no déficit severo. Também foi observada a capacidade em tolerar o déficit hídrico sem apresentar grandes alterações nos teores de carboidratos solúveis e aminoácidos, através da mobilização de amido e proteínas, bem como não foi observado sinais de dano oxidativo devido ao aumento no teor de prolina e na manutenção da concentração de carotenoides, o que pode ter auxiliado no controle do dano oxidativo, assim como as atividades das enzimas CAT e APX. Além disso, foi observado aumento na conectância da rede fisiológica nos tratamentos em relação ao controle no máximo estresse, evidenciando as alterações nos padrões de modulação das redes em *L. leucocephala*, podendo garantir respostas mais rápidas ao estresse. Após a reidratação, os valores de conectância nos tratamentos, com redução da capacidade de pote, permaneceram superiores ao controle e também foi observada uma total recuperação em todos os parâmetros analisados. Todos esses eventos evidenciam a grande capacidade de *L. leucocephala* em tolerar a condição de déficit hídrico sob tais condições, o que pode garantir vantagens à espécie na invasão de habitats com condições semelhantes.

Palavras Chave: Ajuste Osmótico. Conectância. Espécie exótica. Fluorescência. Fotossíntese.

ABSTRACT

The ability of *Leucaena leucocephala* specie in tolerate drought was analyzed from a systemic approach, observing changes in patterns of connection among components of the vegetal system networks. The aim of study was to investigate how *L. leucocephala* changes the connection pattern of its networks in order to ensure its homeostasis and endure the drought. The experiment was arranged into four water levels: control (100% capacity of soil in pot), mild (50% capacity of soil in pot), moderate (25% capacity of soil in pot) and severe (suspension of irrigation). Was analyzed gas exchange, chlorophyll a fluorescence, as well as compounds of the primary metabolism and antioxidative system in maximum stress and after rewatering. The network connectance was obtained transforming the correlation coefficients through the equation: $z = 0.5 \times \ln [(1 + |r|) / (1 - |r|)]$. Was also performed a one-way ANOVA for comparison of means, in addition to a principal components analysis. The results showed reduction in gas exchange for all treatments, besides the decrease in Chl/Car relation under moderate and severe drought. Decrease in photochemical efficiency was only under severe drought. The ability of specie to tolerate drought occurred through the non-modifications in amount of soluble carbohydrates and amino acids, by deployment of starch and proteins. Furthermore do not found signs of oxidative damages due to increases in proline content, upkeep of content amino acids, which may have aided in oxidative damage control, as well as in CAT and APX activities. Moreover, increases in total connectance in all treatments related to control in maximum stress, highlight the changes in network patterns modulation in *L. leucocephala* and ensure more quickly responses to stress. After rewatering, the connectance values in treatments, stayed higher in comparison to control, observed still a full recuperation in all treatments. All these events demonstrate the great ability of *L. leucocephala* to tolerate the drought, which can guarantee advantages for the specie in the invasion of habitats with similar conditions.

Key Words: Connectance. Fluorescence. Invasive Species. Osmotic adjustment. Photosynthesis.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Estratégias de tolerância ao déficit hídrico.....	19
Figura 2 –	Mapa de distribuição <i>Leucaena leucocephala</i> (a) América do Sul e (b) Caatinga.....	26
Figura 3 –	Condições ambientais em plantas jovens da espécie <i>Leucaena leucocephala</i> em condições de déficit hídrico: (A) Densidade do fluxo de fótons fotossintetizantes (DFFF), (B) Conteúdo hídrico relativo foliar (CHR), (C) déficit de pressão de vapor (DPV) e (D) Umidade do solo (US). Área cinza representa o período da reidratação (A, C). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.....	66
Figura 4 –	Parâmetros fotossintéticos de <i>Leucaena leucocephala</i> em condições de déficit hídrico: (A) Condutância estomática (g_s), (B) assimilação líquida de CO_2 (A), (C) transpiração foliar (E), (D) Clorofila a (chl a), (E) Clorofila b (chl b) e (F) relação clorofilas e carotenoides (chl/car). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.....	67
Figura 5 –	Fluorescência da clorofila a em plantas de <i>Leucaena leucocephala</i> em condições de déficit hídrico: (A) Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), (B) eficiência máxima do PSII à luz (F_v'/F_m'), (C) quenching fotoquímico (qP), (D) taxa de transporte de elétrons (ETR) e (E) quenching não-fotoquímico (NPQ). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-keuls.....	68

Figura 6 –	Concentração de solutos orgânicos em plantas de <i>Leucaena leucocephala</i> em condições de déficit hídrico: (A) Carboidratos solúveis totais (CST), (B) Aminoácidos livres totais (ALT), (C) proteínas solúveis totais, (D) Amido e (E) prolina. Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.....	69
Figura 7 –	Compostos referentes ao módulo antioxidante em <i>Leucaena leucocephala</i> em condições de déficit hídrico: (A) Dialdeído Malônico (MDA), (B) Peróxido de Hidrogênio (H_2O_2), (C) Ascorbato peroxidase (APX), (D) Catalase (CAT), (E) Carotenoides (CAR). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.....	70
Figura 8 –	Análise de componentes principais baseado em todos os parâmetros fisiológicos do experimento com <i>Leucaena leucocephala</i> sob diferentes níveis hídricos, no máximo estresse.....	71
Figura 9 –	Análise de componentes principais baseado nos parâmetros fisiológicos de <i>Leucaena leucocephala</i> sob diferentes níveis hídricos em casa de vegetação, após reidratação.....	71

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Conectância global (Cg) dos módulos: Fotossintético (FS), Fotoquímico (FQ), Osmótico (OS), Antioxidante (AO), links entre módulos e a conectância global total (Cg _{total}) da rede fisiológica em <i>Leucaena leucocephala</i> para diferentes níveis hídricos no período do máximo estresse. Valores com destaque (*) representam nível de significância $p < 0.05$	72
Tabela 2 –	Conectância global (Cg) dos módulos: Fotossintético (FS), Fotoquímico (FQ), Osmótico (OS), Antioxidante (AO), links entre módulos e a conectância global total (Cg _{total}) da rede fisiológica em <i>Leucaena leucocephala</i> para diferentes níveis hídricos após a reidratação. Valores com destaque (*) representam nível de significância $p < 0.05$	76

LISTA DE ABREVIATURA E SIGLAS

A	Taxa de assimilação líquida de CO ₂
ALT	Aminoácidos livres totais
APX	Ascorbato Peroxidase
CAT	Catalase
CAR	Carotenoides
Chl <i>a</i>	Clorofila a
Chl <i>b</i>	Clorofila b
Chl/Car	Relação Clorofilas e Carotenoides
CHR	Conteúdo Hídrico Relativo
CP	Capacidade de Pote
CST	Carboidratos Solúveis Totais
DFFF	Densidade do Fluxo de Fótons Fotossintetizantes
DPV	Déficit de Pressão de Vapor
<i>E</i>	Transpiração Foliar
ETR	Taxa de Transporte de Elétrons
F_v/F_m	Eficiência Quântica Máxima do Fotossistema II
F_v'/F_m'	Eficiência Máxima do Fotossistema II a um dado DFFF
g_s	Condutância estomática
H ₂ O ₂	Peróxido de Hidrogênio
IRGA	Analisador de Gases por Infravermelho
MDA	Dialdeído Malônico
NPQ	Quenching Não Fotoquímico
PST	Proteínas Solúveis totais
qP	Quenching Fotoquímico
US	Umidade relativa do solo

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	16
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	18
2.1	DÉFICIT HÍDRICO.....	18
2.2	INVASÕES BIOLÓGICAS	23
2.3	ESPÉCIE VEGETAL: <i>LEUCAENA LEUCOCEPHALA</i> (LAM.) DE WIT	25
2.4	ANÁLISE DE REDES EM SISTEMAS BIOLÓGICOS.....	27
3	RESPOSTAS NAS REDES DE CONECTÂNCIA FISIOLÓGICA EM <i>LEUCAENA LEUCOCEPHALA</i> (LAM.) DE WIT (FABACEAE) SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA	30
4	CONCLUSÃO	48
	REFERÊNCIAS	49
	APÊNDICE A – FIGURAS E TABELAS.....	65

1 INTRODUÇÃO

Atualmente, a problemática em relação às espécies exóticas invasoras é amplamente conhecida devido à grande perda de biodiversidade observada em diversos ecossistemas. Sendo considerada a segunda maior ameaça à biodiversidade (VITOUSEK *et al.*, 1997), as invasões biológicas ocorrem quando um organismo consegue desenvolver-se e persistir em locais diferentes de sua distribuição natural (MACK *et al.*, 2000). Essas invasões podem acontecer naturalmente, mas ações humanas, intencionais ou não, favorecem sua expansão (MACK *et al.*, 2000; KIMBERLING, 2004). Para que um organismo possa ter sucesso no novo habitat, é necessária a superação de diversas barreiras que funcionam como filtros ambientais (ALPERT *et al.*, 2000; RICHARDSON *et al.*, 2000; LEVINE *et al.*, 2004; PYŠEK *et al.*, 2008). Com isso, é estimado que apenas entre 1 e 5% de todas as espécies introduzidas consigam ter sucesso num novo habitat, tornando-se invasoras (WILLIAMSON e FITTER, 1996).

Dentre os obstáculos enfrentados pelas espécies em um novo habitat, o déficit hídrico é tido como uma das condições que mais afetam o desenvolvimento das espécies vegetais (MANAVALAN *et al.*, 2009). O déficit hídrico é favorecido por fatores como altas temperaturas, baixos índices pluviométricos, bem como a salinização dos solos (MISHRA e SINGH, 2010). Essas condições são bem comuns no Nordeste do Brasil, região que possui grande parte do seu território inserida em regiões de clima semiárido, sendo a região do país mais afetada pela escassez hídrica (JIA *et al.*, 2018; LIMA *et al.*, 2018). Plantas que habitam essas regiões necessitam de estratégias e mecanismos que lhes permitam tolerar a condição do ambiente, amenizando os danos causados pela limitação hídrica e assim sobreviver em tais locais. Contudo, o déficit hídrico pode desencadear alterações em processos fisiológicos (KUMAR *et al.*, 2015; TALBI *et al.*, 2015; BANIK *et al.*, 2016; HESSINI *et al.*, 2017; RIVAS *et al.*, 2017; DGHIM *et al.*, 2018; LIMA *et al.*, 2018; PER *et al.*, 2018), anatômicos e morfológicos (GALMÉS *et al.*, 2011; FIGUEIREDO *et al.*, 2015) e a nível molecular (BHARGAVA e SAWANT, 2013; ZEGAOU *et al.*, 2017).

Um exemplo claro de sucesso de invasão é a *Leucaena leucocephala*, espécie da família Fabaceae, nativa da região da América Central e México, mas que atualmente encontra-se bastante disseminada em diversas regiões do planeta (COSTA e DURIGAN, 2010; PANDEY e KUMAR, 2013). Características como rápido crescimento e alta produção de sementes de fácil germinação, auxiliam a espécie a garantir seu sucesso na colonização de novos ambientes (DRUMOND e RIBASKI, 2010; PANDEY e KUMAR, 2013). Devido a sua rápida proliferação, a *Leucena* está listada como uma das 100 espécies invasoras mais agressivas do

mundo, segundo lista da IUCN (International Union for Conservation of Nature) (LOWE *et al.*, 2000). Apesar disso, a espécie possui diversas utilidades, entre elas estão a capacidade de fixação de nitrogênio no solo (MREMA *et al.*, 1997), utilização na alimentação animal (NEHDI *et al.*, 2014) e também possui potencial antimicrobiano, antioxidante e antidiabético (SYAMSUDIN *et al.*, 2010; TALUBMOOK e BUDDHAKALA, 2013; ABU ZARIN *et al.*, 2016; CHOWTIVANNAKUL *et al.*, 2016).

Contudo, além dos métodos reducionistas de observação da natureza, também é possível estudar as respostas das plantas à deficiência hídrica através de uma abordagem sistêmica (SOUZA *et al.*, 2016). Essa observação se faz possível através da análise das redes formadas pelos parâmetros biológicos, a partir da observação do quão forte esses elementos estão conectados, sendo essa força de conexão chamada de conectância da rede (AMZALLAG, 2001). Isso foi possível devido às evidências fornecidas pelo pesquisador israelense Gérard Nissin Amzallag, o qual mostrou que a manutenção da homeostase nas plantas é realizada por meio de ajustes na organização de suas redes (AMZALLAG, 2001). Assim se faz possível a superação de limitações intrínsecas aos métodos reducionistas, permitindo esclarecer certos comportamentos complexos que são subjacentes à manutenção da homeostase (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2009).

Diante do exposto, o trabalho visou analisar como a *L. leucocephala* altera o padrão de modulação de suas redes afim de manter sua homeostase sob deficiência hídrica.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 DÉFICIT HÍDRICO

As plantas, durante seu ciclo de vida, podem ficar expostas a períodos de restrição hídrica, como consequência da sazonalidade do ambiente onde estão inseridas (CHAVES *et al.*, 2002; CHAVES e OLIVEIRA, 2004). Fatores ambientais como altas temperaturas, baixa umidade do ar, elevadas taxas de evapotranspiração, além de baixos índices pluviométricos, com chuvas irregulares e a salinização dos solos, favorecem a escassez hídrica (MISHRA e SINGH, 2010). Tais condições são comuns em regiões onde predominam o clima árido e semiárido. No Brasil, o Nordeste é a região mais afetada pelo déficit hídrico, pois grande parte do seu território está inserido na região semiárida (TALBI *et al.*, 2015; JIA *et al.*, 2018; LIMA *et al.*, 2018).

De acordo com o IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014) foi previsto um prolongamento nos períodos de seca, aumentando a aridez em tais regiões. Isso resultará num impacto negativamente substancial, tanto no crescimento quanto no desenvolvimento de espécies vegetais (LECOEUR e SINCLAIR, 1996). Além das mudanças climáticas, o aumento da demanda hídrica gerada principalmente pelo crescimento populacional e a expansão da agricultura, além da poluição dos recursos hídricos, vem contribuindo para o agravamento da escassez hídrica no planeta (MISHRA e SINGH, 2010). O déficit hídrico afeta grande parte das áreas agriculturáveis no mundo, sendo um dos maiores limitadores do rendimento das culturas em áreas de cultivo (CHAVES e OLIVEIRA, 2004; BELIN *et al.*, 2009; KUMAR e VERMA, 2018). Além de causar grandes prejuízos à agricultura, tal estresse também ameaça ecossistemas naturais, podendo gerar redução nas áreas de florestas pelo mundo (ALLEN *et al.*, 2010; WILLIAMS *et al.*, 2013).

Para sobreviver à condição de déficit hídrico, as plantas precisam desenvolver mecanismos que lhes permitam tolerar a falta d'água, respondendo a essa condição através de ajustes metabólicos (THAPA *et al.*, 2011; GORAI *et al.*, 2015). Esses mecanismos gerais são conhecidos por escape e tolerância sob alto (evitamento) e baixo conteúdo hídrico (tolerância à dessecação) (Figura 1) (TURNER, 1986; SUBBARAO *et al.*, 1995; KOOYERS, 2015).

O mecanismo de escape é baseado na habilidade das plantas em completar seu ciclo reprodutivo antes que haja um período de escassez hídrica, sendo caracterizado por um rápido desenvolvimento fenológico por parte das plantas. Plantas de regiões áridas e semiáridas podem permanecer em estado vegetativo e no caso de sementes, permanecendo em estádios de

dormência durante todo o período seco (PIMENTEL, HÉBERT, *et al.*, 1999; PIMENTEL, LAFFRAY, *et al.*, 1999). Assim, estas são capazes de, em curtos períodos onde há uma maior disponibilidade hídrica, germinar e se desenvolver, quando sementes, ou florescer e frutificar, gerando mais sementes que permanecerão no solo até o próximo período de chuvas (MACHADO *et al.*, 1997; BARBOSA *et al.*, 2003; AMORIM *et al.*, 2009 ; SOUZA *et al.*, 2010).

N.J. Kooyers / Plant Science xxx (2015) xxx–xxx

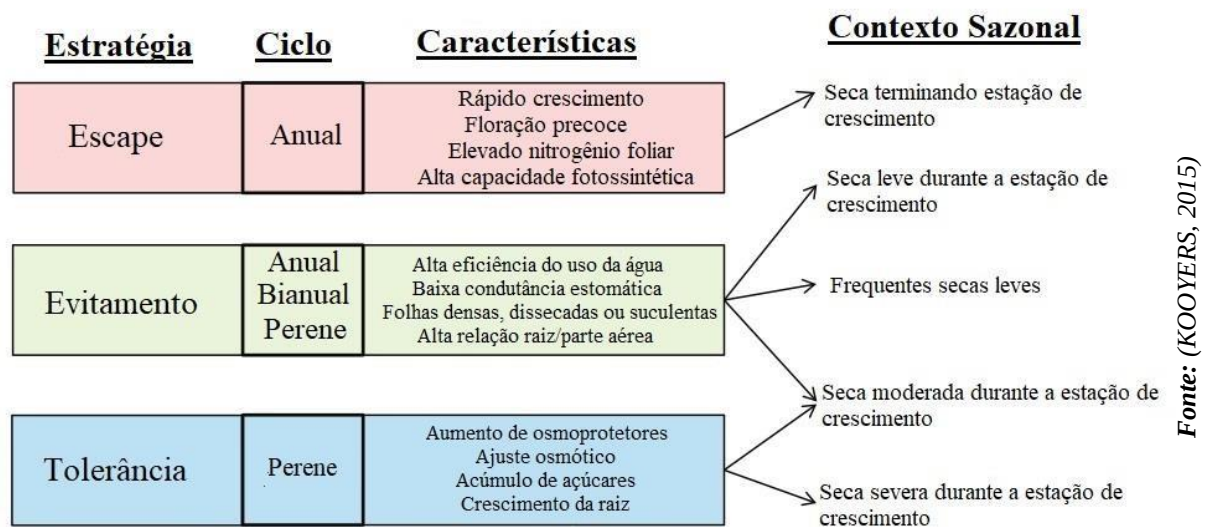


Figura 1 Estratégias de tolerância ao déficit hídrico

Os mecanismos de tolerância sob alto conteúdo hídrico envolvem as estratégias usadas pelas plantas na manutenção de um alto potencial hídrico mesmo sob baixa disponibilidade de água. Assim a planta tentará evitar ao máximo a perda d'água, bem como poderá aumentar a captação a partir do seu sistema radicular. Possuir um equilíbrio entre a perda e absorção de água é vital para que as plantas mantenham seu crescimento. Uma das formas pelas quais as plantas podem manter esse equilíbrio é através da regulação estomática. O controle estomático surge como um dos primeiros mecanismos de tolerância sob déficit hídrico, reduzindo o fluxo transpiratório e a perda excessiva de água, mantendo seu status hídrico (SAPETA *et al.*, 2013; GORAI *et al.*, 2015; RIVAS *et al.*, 2016; HESSINI *et al.*, 2017). Esse mecanismo pode ser induzido tanto por fatores ambientais como temperatura e umidade do ar, que afetam a disponibilidade hídrica do solo (PEAK e MOTT, 2011), bem como endógenos, como a produção do ácido abscísico (ABA) (MAHAJAN e TUTEJA, 2005; DAR *et al.*, 2017). Nesse caso, o ABA funciona como um sinalizador de déficit hídrico entre a raiz e a parte aérea,

alterando o transporte de íons nas células guarda, promovendo o fechamento dos estômatos (KIM *et al.*, 2010; LEY MOY *et al.*, 2014).

Por outro lado, a redução da abertura estomática promove um aumento na resistência à difusão do CO₂ atmosférico para o interior da folha, limitando sua disponibilidade no cloroplasto, consequentemente, reduzindo sua assimilação (FLEXAS *et al.*, 2009; OLIVEIRA *et al.*, 2014; FIGUEIREDO *et al.*, 2015). Plantas sob condições de restrição de hídrica também podem ter a concentração de CO₂ interna reduzida devido à resistência no mesófilo (CORNIC e MASSACCI, 2004; FLEXAS *et al.*, 2012). A manutenção de uma alta eficiência do uso da água (EUA) é crucial para a tolerância ao déficit hídrico no solo, pois representa a relação da assimilação de CO₂ por molécula de H₂O perdida para atmosfera através da transpiração (E) (MANSUR *et al.*, 2000; SILVA *et al.*, 2008). Uma alta eficiência do uso da água é observada em plantas que possuem o metabolismo CAM, as quais fixam CO₂ a noite quando o DPV (déficit de pressão de vapor) do ar é mais baixo, reduzindo também a taxa transpiratória (SANTOS *et al.*, 2004).

Com a redução da fixação de CO₂ a atividade de carboxilação da Rubisco é reduzida, levando à redução da taxa fotossintética e, consequentemente, uma redução no crescimento e no desenvolvimento vegetal (TOSCANO *et al.*, 2014; RIVAS *et al.*, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2017). Assim, a taxa de transporte de elétrons, que está relacionada à disponibilidade de CO₂, também é afetada, tendo sua eficiência reduzida (BAKER e ROSENQVIST, 2004). Como consequência da redução da atividade do ciclo de Calvin, o consumo de energia química (ATP) e poder redutor (NADPH) são reduzidos, acarretando em um desbalanço entre a absorção e utilização da energia luminosa, mesmo em condições desfavoráveis, visto que períodos de escassez hídrica estão relacionados com uma alta incidência luminosa. Com a absorção contínua de luz, pode ocorrer um excesso energético na parte fotoquímica do maquinário fotossintético, gerando o processo conhecido como fotoinibição (SILVA *et al.*, 2010; UZILDAY *et al.*, 2012; MORALES *et al.*, 2014). Assim, é necessário que as plantas eliminem esse excesso de energia, evitando os efeitos da fotooxidação. Isso pode ocorrer através da perda de energia em forma de calor e também por reemissão de luz (682 nm e 740 nm), conhecida como fluorescência da clorofila *a* (ADAMS III e DEMMIG-ADAMS, 2004; BAKER, 2008; MORALES *et al.*, 2014). Esse aumento na habilidade em que as plantas têm de dissipar a energia de forma não fotoquímica, também pode ser considerado uma estratégia de tolerância sob alto conteúdo hídrico (CHAVES *et al.*, 2002).

Os elétrons liberados na fotooxidação da água, que não são usados para a síntese de NADPH, podem reduzir o O_2 formando espécies reativas de oxigênio (ERO's). Essas moléculas causam degradação das proteínas CP43 e D1, dos centros de reações dos fotossistemas, assim como de outras proteínas e lipídeos de membranas celulares (LAWLOR e CORNIC, 2002). O desequilíbrio entre a produção e eliminação dessas moléculas, gera uma condição conhecida como estresse oxidativo (OZKUR *et al.*, 2009; GILL e TUTEJA, 2010; DINAKAR *et al.*, 2012; TALBI *et al.*, 2015). Como forma de reduzir os danos provocados pelo aumento na concentração de espécies reativas de oxigênio, as plantas possuem um sistema de defesa enzimático e não enzimático. O sistema não enzimático é composto por moléculas como β -caroteno, glutathione, compostos fenólicos, bem como açúcares e aminoácidos (ASADA, 1999; LOGAN *et al.*, 2006; ASHRAF e FOOLAD, 2007; ASHRAF, 2009; BEN REJEB *et al.*, 2014). O sistema enzimático pode atuar sobre o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), catalizando a reação desse composto em água, o caso da ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT) e as peroxidases (POX); e também com a enzima superóxido dismutase (SOD), que atua na dismutação do radical superóxido em H_2O_2 (POLLE e RENNENBERG, 1992; SGHERRI *et al.*, 2000).

As características xeromórficas também são consideradas um mecanismo de tolerância sob alto conteúdo hídrico. Caracteres como folhas apresentando uma elevada relação volume-superfície, isto é, pequenas e compactas, com mesofilo espesso, o parênquima paliçádico mais desenvolvido que o lacunoso, cujas células têm grandes vacúolos para armazenar água, pequeno volume de espaço intercelular, rede vascular compacta e, algumas vezes, com células pequenas, auxiliam a planta a conservar seu conteúdo hídrico (ESAU, 2000). Além disso, estômatos localizados em depressões também são características que podem reduzir a perda de água pelas plantas (RAVEN *et al.*, 2007). Plantas sob baixa disponibilidade hídrica também podem apresentar uma cutícula mais espessa (FIGUEIREDO *et al.*, 2012), possuindo um papel fundamental na proteção contra a perda de água (RISTIC e JENKS, 2002; FIGUEIREDO *et al.*, 2012; MEDEIROS *et al.*, 2017). Além disso, a cutícula também fornece proteção à planta contra estresses como altas temperaturas e luminosidade, herbivoria e patógenos (JENKS e ASHWORTH, 1999). Na epiderme de plantas xeromórficas podem ocorrer também tricomas, que geralmente, têm função de diminuir o aquecimento da folha e a evaporação da água, refletindo a luz incidente sobre a folha e ajudando na manutenção da camada-limítrofe (FAHN e CUTLER, 1992).

Os mecanismos de tolerância à seca sob baixo conteúdo hídrico envolvem características adaptativas como exemplo, menor porte das plantas, plantas com sistema radicular mais profundo, folhas com área reduzida com características xeromórficas. Essas características fornecem às plantas adaptação para que elas consigam suportar a condição de escassez hídrica (BLUM e SULLIVAN, 1986). Além das alterações morfológicas, esses mecanismos de tolerância envolvem alterações bioquímicas, como o acúmulo de solutos osmoticamente ativos. O acúmulo desses solutos é conhecido como ajuste osmótico (MAHAJAN e TUTEJA, 2005). Esse processo tende a aumentar a concentração de solutos nas células, favorecendo a retenção e a absorção de água, mantendo assim a turgescência celular (MAHAJAN e TUTEJA, 2005; YAMAGUCHI e BLUMWALD, 2005). O ajustamento osmótico permite que processos como a fotossíntese e o crescimento possam continuar ocorrendo, mesmo sob um baixo potencial hídrico foliar (MORGAN, 1984). Apesar de ser um processo importante para a sobrevivência das plantas sob restrição hídrica, poucas espécies possuem a capacidade de realizar esse processo, como é o caso da *Olea europaea* (DICHIO *et al.*, 2006) e da *Vigna unguiculata* (MAHAJAN e TUTEJA, 2005). Os principais solutos responsáveis pelo ajuste osmótico são carboidratos solúveis e aminoácidos livres, sais solúveis como o malato e o aspartato e íons inorgânicos como K^+ , NO_3^- , Cl^- (HANSON e HITZ, 1982; BARTELS e SUNKAR, 2005).

Os carboidratos são a principal fonte de energia das mudanças metabólicas que ocorrem durante uma situação de estresse ambiental (SIVACI, 2006). Sob condições de déficit hídrico, os açúcares solúveis (sacarose, glicose e frutose) e aminoácidos apresentam alterações e possuem um papel importante na tolerância das plantas, pois estão relacionadas também na sinalização e eliminação de EROs (FILIPPOU *et al.*, 2011; BEN REJEB *et al.*, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2014). Assim como o acúmulo de açúcares solúveis, o acúmulo de prolina também é bastante relacionado à proteção ao déficit hídrico (BEN REJEB *et al.*, 2014; SINGH *et al.*, 2015; ZEGAOU *et al.*, 2017). A prolina é um dos principais aminoácidos envolvidos na osmoproteção celular, sintetizada nas plantas como resposta à situação de estresse (MAHAJAN e TUTEJA, 2005; SINGH *et al.*, 2015), acumulando-se no citosol (SINGH *et al.*, 2015). Além do seu papel na osmoproteção, a prolina atua na proteção de estruturas sub-celulares como proteínas, membranas e enzimas (SINGH *et al.*, 2015). Esse aminoácido também está envolvido na eliminação de radicais livres (SHARMA e DIETZ, 2006), facilita a disponibilidade de água para as células (ASHRAF e FOOLAD, 2007), na redução de íons tóxicos nas células (ASHRAF e FOOLAD, 2007) e auxiliando na manutenção do pH citoplasmático (HOQUE *et al.*, 2008).

Mesmo sob restrição hídrica severa, os danos causados por tal condição podem não ser permanentes. Antes da imposição do estresse, as plantas possuem um padrão fisiológico e, caso os efeitos do estresse não sejam tão severos, elas podem se recuperar total ou parcialmente após a retirada do agente estressor (LICHTENTHALER, 1996). Diversos autores têm verificado a capacidade das plantas em se recuperar total ou parcialmente após serem reidratadas (RIVAS *et al.*, 2016; RIVAS *et al.*, 2017; YAN *et al.*, 2017; DGHIM *et al.*, 2018; MADMONY *et al.*, 2018). Tais estudos contribuem para uma melhor compreensão acerca das habilidades que as plantas desenvolvem como forma de adaptação a diferentes ambientes e climas (SAPETA *et al.*, 2013).

Porém, não basta apenas conhecer os principais mecanismos ou respostas adaptativas existentes entre as plantas, deve-se principalmente, buscar dentre as muitas características adaptativas, quais são aquelas utilizadas pela espécie em estudo.

2.2 INVASÕES BIOLÓGICAS

Invasões biológicas ocorrem quando um determinado organismo é levado a uma nova área de distribuição e consegue se desenvolver e persistir (MACK *et al.*, 2000). Apesar de ocorrerem naturalmente, ações antrópicas têm contribuído para o aumento na introdução de espécies exóticas, seja de forma acidental ou intencional, geralmente relacionadas às atividades socioeconômicas (MACK *et al.*, 2000; KIMBERLING, 2004). CATFORD *et al.* (2009), identificaram seis estádios diferentes que podem levar ao sucesso de uma espécie em um novo ambiente, que vão desde seu transporte ao novo habitat, até a invasão propriamente dita, quando tal espécie causa impactos nesse ambiente. Segundo este autor, esses estádios seriam: transporte, introdução, colonização, naturalização, propagação e impactos. No entanto, tanto o número e a definição dessas etapas, quanto os termos utilizados para as espécies em cada fase, podem variar entre diferentes autores (MITCHELL *et al.*, 2006; CATFORD *et al.*, 2009; COLAUTTI e MACISSAC, 2004).

A passagem de um estágio para outro, requer que as espécies superem um conjunto de barreiras bióticas (ALPERT *et al.*, 2000) e abióticas (LEVINE *et al.*, 2004) para seu estabelecimento, proliferação e disseminação no novo habitat (RICHARDSON *et al.*, 2000; PYŠEK *et al.*, 2008). Nessa sequência de etapas do processo de invasão, as espécies ultrapassam, consecutivamente, barreiras geográficas, reprodutivas e de dispersão, até chegarem à fase de invasão (RICHARDSON *et al.*, 2000). Estima-se que apenas entre 1 e 5% de todas as espécies introduzidas tornem-se invasoras (WILLIAMSON e FITTER, 1996). Para

muitos autores, esse sucesso está ligado diretamente à biologia das espécies em particular e vários estudos têm sido realizados no intuito de entender o porquê de algumas espécies tornarem-se abundantes em um novo habitat (CRAWLEY *et al.*, 1996; KEANE e CRAWLEY, 2002; LAKE e LEISHMAN, 2004). Muitos estudos foram realizados no intuito de identificar quais os atributos biológicos são responsáveis pelo sucesso de invasão das espécies vegetais (SUTHERLAND, 2004; LLORET *et al.*, 2005; HAYES e BARRY, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2014). De um modo geral, os atributos biológicos correlacionados à invasividade das espécies, incluem traços de história de vida ruderal, sementes de pequeno tamanho, alta plasticidade genotípica e fenotípica, alta taxa de crescimento, além da alta e rápida fecundidade e fertilidade (REJMÁNEK e RICHARDSON, 1996; SUTHERLAND, 2004; LLORET *et al.*, 2005). De acordo com esses resultados, dentre os atributos citados como promotores da capacidade de invasão estão aqueles que conferem alta habilidade competitiva e que estão fortemente envolvidos nas etapas de estabelecimento e expansão da espécie na nova área (GOODWIN *et al.*, 1999; LLORET *et al.*, 2005).

Existem várias hipóteses para explicar o sucesso de invasão das espécies baseadas nos atributos dos invasores, nas características bióticas da comunidade invadida e nas características abióticas do ecossistema invadido (REJMÁNEK e RICHARDSON, 1996; DAVIS *et al.*, 2000; KOLAR e LODGE, 2001; RICHARDSON e PYŠEK, 2006; CATFORD *et al.*, 2009), no entanto, poucas integram essas três propriedades (DAVIS *et al.*, 2000; BLUMENTHAL, 2006). SHER e HYATT (1999) indicam que a habilidade competitiva de um invasor próspero em um determinado habitat não necessariamente o fará ter sucesso em outro, e que as características ambientais interagem com os atributos ecológicos das espécies para determinar o sucesso da invasão (STOHLGREN *et al.*, 1999). Desse modo, o sucesso de invasão é dependente do contexto e de uma interdependência e sinergia entre os fatores e mecanismos envolvidos e, por isso, todas as possíveis razões devem ser consideradas conjuntamente (HOBBS e HUMPHRIES, 1995).

Dessa forma, a problemática relacionada às espécies exóticas invasoras vem sendo cada vez mais reconhecida em escala global. Invasões biológicas são uma das maiores ameaças à biodiversidade e à estabilidade de ecossistemas, podendo modificar ciclos ecológicos naturais, alterando processos ecossistêmicos (VITOUSEK, 1990; MACK *et al.*, 2000). Dentre as principais causas de perda de biodiversidade, as invasões biológicas são consideradas como a segunda maior ameaça (VITOUSEK *et al.*, 1997), perdendo apenas para ações humanas como a conversão de habitats, o avanço da fronteira agrícola e a superexploração (WRIGHT, 2005).

Por isso, grandes esforços têm sido realizados na tentativa de entender o processo de invasão biológica e os fatores que o regem (RICHARDSON *et al.*, 2000; COLAUTTI e MACISAAC, 2004), buscando diminuir seus impactos negativos ou mesmo eliminá-los (HULME, 2006; FICETOLA *et al.*, 2007). A remoção de populações invasoras é praticamente impossível, especialmente para aquelas espécies que já ocupam grandes áreas (MYERS *et al.*, 2000).

2.3 ESPÉCIE VEGETAL: *LEUCAENA LEUCOCEPHALA* (LAM.) DE WIT

Leucaena leucocephala é uma espécie arbóreo-arbustiva pioneira, pertencente à família Fabaceae (COSTA e DURIGAN, 2010; PANDEY e KUMAR, 2013; CHOWTIVANNAKUL *et al.*, 2016). Possui pequeno a médio porte, podendo alcançar de 4 a 16m de altura e até 30cm de diâmetro do caule (PANDEY e KUMAR, 2013). É originária do México e da América Central, mas encontra-se naturalizada e bem distribuída nas regiões tropicais e subtropicais (PIRES *et al.*, 2001; PRATES, 2003; DRUMOND e RIBASKI, 2010; PANDEY e KUMAR, 2013; NEHDI *et al.*, 2014). Em ambientes favoráveis, essa espécie pode tornar-se invasora devido à algumas características, como rápido crescimento, alta produção de sementes e também por possuir uma fácil germinação (DRUMOND e RIBASKI, 2010; PANDEY e KUMAR, 2013). Devido a isso, a espécie está presente na lista das 100 espécies invasoras mais agressivas do planeta, de acordo com União Mundial para a Conservação da Natureza – IUCN (LOWE *et al.*, 2000).

A *Leucaena leucocephala* (Leucena) foi introduzida no Brasil como alternativa à recuperação de áreas degradadas (INSTITUTO HÓRUS, 2018). Atualmente, a espécie encontra-se amplamente distribuída pelo país, com ocorrência em todas as regiões, sendo muito abundante no Nordeste, onde pode ser encontrada em áreas da caatinga (Figura 2), constituindo uma ameaça a esse ecossistema (LEÃO *et al.*, 2011; INSTITUTO HÓRUS, 2018). É geralmente encontrada em beira de estradas, áreas degradadas, sendo considerada como uma espécie ruderal (COSTA e DURIGAN, 2010), mas também ocorre em bordas de florestas, áreas de pastagens e margens de rios (GISP, 2005; LEÃO *et al.*, 2011). A leucena pode dominar o ambiente formando aglomerados maciços, impossibilitando que espécies nativas possam se estabelecer, impedindo a regeneração da flora nativa (XAVIER e MORENO, 2008; INSTITUTO HÓRUS, 2018). De acordo com a Base Nacional sobre Espécies Invasoras, foram registradas cerca de 124 ocorrências da leucena no Nordeste, sendo esta espécie listada como detentora de um alto risco de invasão para a região.

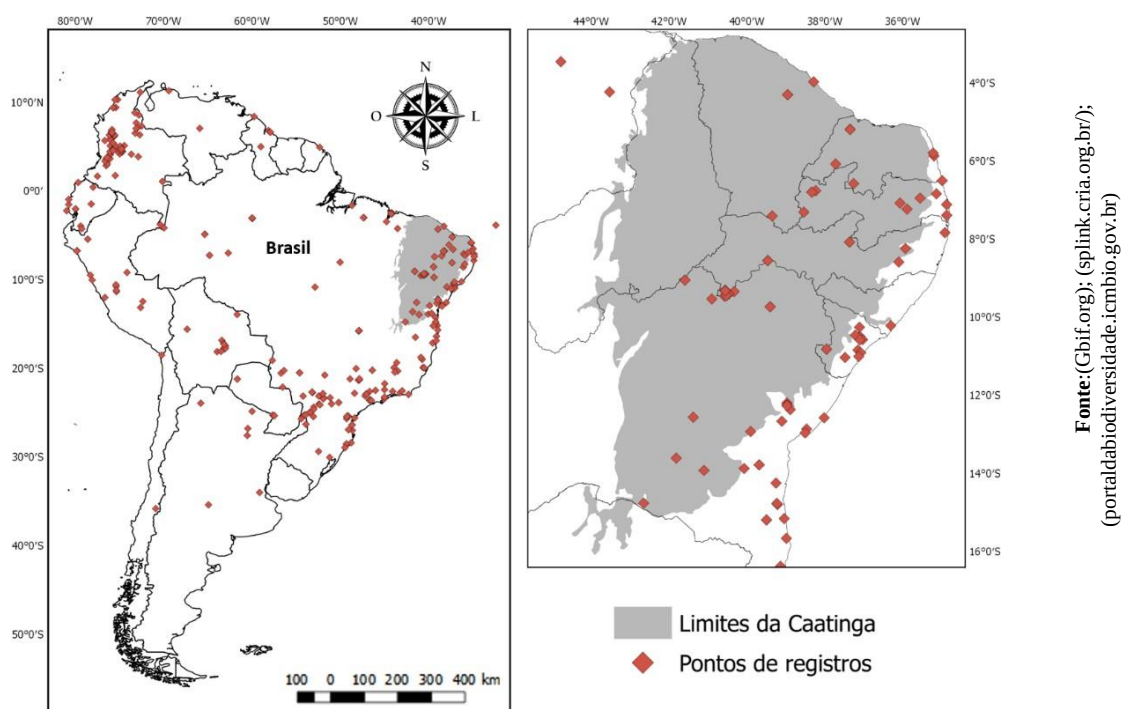


Figura 2. Mapa de distribuição *Leucaena leucocephala* (a) América do Sul e (b) Caatinga.

Mesmo tendo um alto potencial invasor, *L. leucocephala* é amplamente cultivada em razão das variadas utilidades que a espécie possui. Devido a sua capacidade de fixar grandes quantidades de nitrogênio (MREMA *et al.*, 1997; DRUMOND e RIBASKI, 2010), a espécie é considerada como sendo uma alternativa promissora para a recuperação de áreas degradadas. Além disso, a *Leucena* também é bastante utilizada na adubação verde, auxiliando na fertilidade do solo, sendo importante para o cultivo de espécies de interesse econômico (BEHERA *et al.*, 2010). Ainda nesse seguimento, a espécie também é utilizada no sombreamento de culturas bem adaptadas à sombra, como no caso da baunilha e do inhame (PANDEY e KUMAR, 2013). *L. leucocephala* é também bastante utilizada como forrageira por possuir um alto valor nutritivo e ser altamente palatável aos animais (DRUMOND e RIBASKI, 2010; NEHDI *et al.*, 2014). Contudo, a espécie pode ser tóxica aos animais se consumida em grandes quantidades, isso porque tanto as folhas quanto as sementes possuem uma grande quantidade do aminoácido mimosina (GISP, 2005; LEÃO *et al.*, 2011). A *Leucena* também apresenta uma elevada tolerância ao déficit hídrico (NEHDI *et al.*, 2014), mantendo suas folhas mesmo em condições de seca, sendo uma alternativa à alimentação dos animais durante períodos de estiagem prolongada. Diversas outras utilidades têm sido atribuídas à espécie, como seu uso para a produção de madeira (PRASAD *et al.*, 2011), produção de papel e celulose (LÓPEZ *et al.*,

2008), fitorremediação (DRUMOND e RIBASKI, 2010), controle de plantas daninhas (PIRES *et al.*, 2001; PRATES, 2003), potencial antimicrobiano, antioxidante e antidiabético (SYAMSUDIN *et al.*, 2010; TALUBMOOK e BUDDHAKALA, 2013; ABU ZARIN *et al.*, 2016; CHOWTIVANNAKUL *et al.*, 2016).

2.4 ANÁLISE DE REDES EM SISTEMAS BIOLÓGICOS

Na teoria geral dos sistemas (VON BERTALANFFY, 1968), um “sistema” pode ser definido como sendo um conjunto interativo ou independente de partes que formam um todo unificado. Sendo assim, quase todos os objetos e seres vivos podem ser considerados como sistemas (LUCAS *et al.*, 2011). Uma das principais características dos sistemas é o conjunto de interações que existem entre os seus componentes, e tais interações dão origem a comportamentos complexos (LUCAS *et al.*, 2011). Com isso, estudar os sistemas é estudar como cada componente se comporta diante de um estímulo (LUCAS *et al.*, 2011).

A partir do pensamento sistêmico baseado na teoria de von Bertalanffy, criou-se um conceito organísmico, o qual afirma que organismos vivos não são apenas um aglomerado de partes, mas um sistema que possui integração e organização (SOUZA *et al.*, 2016). Nesses sistemas, a organização é mantida através de padrões complexos a partir da interação entre os constituintes do sistema, classificando os sistemas biológicos como sistemas complexos (SOUZA *et al.*, 2016). Um sistema complexo pode ser entendido como sendo um sistema formado por muitas partes diferentes que interagem entre si de forma não linear, gerando padrões emergentes (SOUZA e BUCKERIDGE, 2004; SOUZA *et al.*, 2016). Como sistemas biológicos, as plantas podem ser consideradas sistemas complexos abertos, devido a sua interação direta com o ambiente onde está inserida (SOUZA e BUCKERIDGE, 2004).

Segundo LUCAS *et al.* (2011), para melhor compreender esses comportamentos complexos, oriundos da interação entre os constituintes do sistema, seria necessário o uso de modelos. Ainda segundo esses autores, uma forma de se fazer é representando essas interações em forma de redes (LUCAS *et al.*, 2011). As redes são caracterizadas por um conjunto de nós e arestas. Os nós representam os constituintes do sistema, enquanto as arestas correspondem às ligações entre os elementos. Essa forma de representação é conhecida como topologia de redes e a partir dessa representação, é possível obter uma visão do sistema como um todo unificado (LUCAS *et al.*, 2011). Nos sistemas biológicos, estas redes possuem capacidade regulatória, podendo garantir a sobrevivência do sistema (SOUZA e MANZATTO, 2000). Estudar as respostas dessas redes à perturbações ambientais, fornece conhecimento sobre como as plantas

conseguem manter seu metabolismo em funcionamento sob tais condições, bem como permite compreender a organização dos processos que induzem a manutenção e a capacidade do sistema em se reorganizar, retornando a condições próximas do seu estado inicial quando em condições ambientais favoráveis (SOUZA e OLIVEIRA, 2004; CAMARGO-BORTOLIN *et al.*, 2008).

A abordagem sistêmica possibilita a uma nova forma de interpretação dos fenômenos, além de, a partir dessa análise, ser possível superar certas limitações inerentes à abordagem cartesiana. Com isso, por meio desta abordagem, pode ser possível esclarecer mecanismos subjacentes às respostas das plantas sob condições estressantes (SOUZA *et al.*, 2009). As respostas complexas geradas a partir da observação das ligações entre os constituintes de um sistema, dificilmente podem ser vistas utilizando os meios de análise tradicionais (AMZALLAG, 2001; SOUZA e BUCKERIDGE, 2004). Com isso, a utilização dessa análise sistêmica tem se destacado quando métodos tradicionais de análise de dados não detectam diferenças significantes entre os objetos estudados (AMZALLAG, 2001; SATO *et al.*, 2010). Nos testes baseados em comparações de médias, a inexistência da significância pode corresponder à capacidade de um sistema em manter sua homeostase durante uma perturbação, mas não significa que tal sistema não tenha sido afetado. Sistemas vegetais sob algum tipo de pressão ambiental, podem não ter seu estado original alterado devido a seus processos fisiológicos apresentarem pouca variação como consequência do distúrbio externo (DAMINELLI e SOUZA, 2008). Porém, nos sistemas biológicos, a homeostase é mantida através de ajustes internos, os quais fornecem condições para que tal sistema possa manter suas atividades dentro de seu equilíbrio (AMZALLAG, 2001; SOUZA, PINCUS, *et al.*, 2005). De acordo com (AMZALLAG, 2001), os efeitos das perturbações ambientais podem ser avaliados através das mudanças na variabilidade dos elementos da rede, bem como pela força de sua conectância. Por meio de evidências experimentais, AMZALLAG (2001) afirmou que as plantas conseguem manter sua homeostase por meio de mudanças na organização de suas redes, gerando novos padrões de conexão entre seus componentes, o que auxilia a manter suas propriedades quando sob condições ambientais desfavoráveis.

As redes fisiológicas podem ser mais ou menos susceptíveis às perturbações externas de acordo com a força da conexão entre os elementos que a compõe e também conforme sua ligação ao ambiente externo (SOUZA, PINCUS, *et al.*, 2005; SOUZA *et al.*, 2009). Como forma de analisar as redes fisiológicas, tanto a relação entre seus elementos constituintes, quanto a interação da rede com o ambiente, utiliza-se a conectância global e a autonomia, respectivamente (SOUZA *et al.*, 2009). Esses valores são obtidos a partir da correlação entre

os elementos da rede e entre estes e as variáveis ambientais (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2009; BERTOLLI *et al.*, 2013). Sendo assim, redes mais fortes, ou seja, com uma forte relação entre seus elementos, promovem um maior controle ao sistema, permitindo respostas mais rápidas e melhorando a capacidade de superar perturbações ambientais (SOUZA, PINCUS, *et al.*, 2005; SOUZA *et al.*, 2009). A conectância global representa o quanto os elementos da rede estão interligados, referindo-se à força entre essas ligações (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2004). Aumentos na conectância podem ser considerados como respostas adaptativas às condições ambientais (SOUZA *et al.*, 2009). Embora conectâncias mais altas estejam ligadas à estabilidade (SOUZA, PINCUS, *et al.*, 2005), redes com alta conectância podem facilitar a propagação de instabilidades pelo sistema. A autonomia é referente ao quão as alterações nos componentes de uma rede podem ser independentes de alterações externas. Ou seja, altos valores de autonomia representam uma menor conexão do sistema com o ambiente, comprometendo a velocidade da resposta às variações externas (SOUZA, RIBEIRO, *et al.*, 2005). No entanto, paralelamente ao que ocorre com a conectância, maiores valores de autonomia podem vir a aumentar a estabilidade do sistema, atenuando os efeitos provocados por alterações externas (SOUZA e OLIVEIRA, 2004). De um modo geral, os sistemas biológicos são capazes de modular suas redes, permitindo alterar seus padrões de conectância, possibilitando a tais sistemas lidar com uma variedade de condições ambientais (SOUZA e OLIVEIRA, 2004).

3 RESPOSTAS NAS REDES DE CONECTÂNCIA FISIOLÓGICA EM *Leucaena leucocephala* (Lam.) DE Wit (FABACEAE) SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA

Diego G. Ramos, Kalina Magalhães, Gabriella Frosi, Marciel T. Oliveira*

Laboratório de Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brasil.

*Corresponding author, Email: marcieltoliveira@hotmail.com

RESUMO

A capacidade da espécie *Leucaena leucocephala* em tolerar o déficit hídrico foi analisada a partir de uma abordagem sistêmica, observando alterações nos padrões de conexão entre os elementos constituintes das redes que compõem o sistema vegetal. Com isso, o objetivo do estudo foi analisar como a *L. leucocephala* altera o padrão de modulação de suas redes a fim de manter sua homeostase e tolerar a condição de déficit hídrico. O experimento realizado foi dividido em 4 tratamentos: controle (100% capacidade de pote), leve (50% da capacidade de pote), moderado (25% da capacidade de pote) e severo (suspensão total da rega). Foram mensurados parâmetros referentes a fotossíntese, parâmetros referentes a fluorescência da clorofila a, compostos do metabolismo primário e sistema antioxidante no período do máximo estresse e após reidratação. A conectância das redes foi obtida pela transformação dos coeficientes de correlação entre os parâmetros através da equação: $z = 0,5 \times \ln [(1+|r|)/(1-|r|)]$. Também foi realizado uma ANOVA one-way para comparação entre médias, além de uma análise de componentes principais. Os resultados mostraram que a espécie reduziu a g_s , evitando a perda de água em todos os tratamentos. Por outro lado, apresentou perda de eficiência fotoquímica apenas no déficit severo. Também foi observado a capacidade tolerar o déficit hídrico sem apresentar grandes alterações nos teores de carboidratos solúveis e aminoácidos, bem como também não foi observado sinais de danos oxidativos devido a não alteração na concentração de MDA e baixos teores de H_2O_2 . Também foram observados aumentos no teor de prolina e a manutenção da concentração de carotenoides, o que pode ter auxiliado no controle ao dano oxidativo, assim como as atividades das enzimas CAT e APX. Além disso, foi observado aumento nas conectâncias das redes fisiológicas nos tratamentos em relação ao controle no máximo estresse, evidenciando as alterações nos padrões de modulação das redes em *L. leucocephala*, podendo garantir respostas mais rápidas ao estresse. Após a reidratação, os valores de conectância nos tratamentos permaneceram superiores ao controle e também foi observada uma total recuperação em todos os parâmetros analisados. Todos esses eventos evidenciam a grande capacidade de *L. leucocephala* em tolerar a condição de déficit hídrico

sob tais condições, o que pode garantir vantagens à espécie na invasão de habitats com condições semelhantes.

Palavras Chave: Ajuste Osmótico. Conectância. Fluorescência. Fotossíntese. Espécie Invasora

ABREVIATÓES: A, taxa de assimilação líquida de CO_2 ; ALT, aminoácidos livres totais; APX, ascorbato peroxidase; CAT, catalase; CAR, carotenoides; Chl *a*, clorofila *a*; Chl *b*, clorofila *b*; Chl/Car, relação clorofilas e carotenoides; CHR, conteúdo hídrico relativo; CST, carboidratos solúveis totais; Cg, conectância global; E, transpiração foliar; ETR, taxa de transporte de elétrons; Fv/Fm, eficiência quântica máxima do fotossistema II; Fv'/Fm', eficiência máxima do fotossistema II a um dado dfff; g_s , condutância estomática; H_2O_2 , peróxido de hidrogênio; MDA, dialdeído malônico; NPQ, quenching não fotoquímico; PST, proteínas solúveis totais; qP, quenching fotoquímico.

INTRODUÇÃO

A introdução de espécies exóticas está entre os principais fatores que ameaçam a diversidade biológica (VITOUSEK *et al.*, 1997) e destaca-se como a segunda maior causa de perda da biodiversidade, ficando atrás dos processos de conversão de habitats naturais, causados principalmente por atividades antrópicas como, por exemplo, avanço das fronteiras agrícolas, urbanização e incêndios (WRIGHT, 2005). As espécies exóticas vêm provocando mudanças funcionais nos ecossistemas, pondo em risco de extinção a fauna e flora nativas, bem como aumentando a proliferação de epidemias e pragas (HURKA *et al.*, 2003). Nessa nova dinâmica biogeográfica, o intenso transporte de espécies contribui para eliminar ou reduzir as barreiras naturais que sempre separaram os ecossistemas e mantiveram sua integridade, bem como o aumento da homogeneização da flora e da fauna em todo o mundo (VITOUSEK *et al.*, 1997; CATFORD *et al.*, 2009).

Para que as espécies exóticas tenham sucesso no processo de invasão, é necessário superar certas condições, sejam elas bióticas ou abióticas, no novo ambiente (ALPERT *et al.*, 2000; RICHARDSON *et al.*, 2000; LEVINE *et al.*, 2004). Entre tais fatores, o déficit hídrico é um dos que mais limitam o desenvolvimento e a produtividade vegetal (CHAVES *et al.*, 2009). A deficiência hídrica é uma condição comum em regiões de clima árido e semiárido, como no Nordeste do Brasil. Nessas regiões, as plantas são constantemente submetidas a longos períodos de restrição hídrica (CHAVES *et al.*, 2002; CHAVES e OLIVEIRA, 2004; THAPA *et al.*, 2011;

GORAI *et al.*, 2015). Entre as respostas mais proeminentes das plantas ao déficit hídrico estão a redução da área foliar, o fechamento dos estômatos, a aceleração da senescência e a abscisão das folhas (MCCREE e FERNÁNDEZ, 1989; FROSI *et al.*, 2013; OLIVEIRA *et al.*, 2017).

Além disso, as plantas também são capazes de acumular solutos orgânicos, tais como carboidratos e aminoácidos como forma de garantir o turgor de suas células (RIVAS *et al.*, 2013; BEN REJEB *et al.*, 2014; GORAI *et al.*, 2015). Essas moléculas possuem diversas funções, sendo substâncias osmoprotetoras, bem como atuam como sinalizadores e eliminadores de espécies reativas de oxigênio (EROs) (BARTELS e SUNKAR, 2005; FILIPPOU *et al.*, 2011; BEN REJEB *et al.*, 2014).

Dentro do contexto de invasões biológicas e deficiência hídrica, a espécie *Leucaena leucocephala* surge como um promissor objeto de estudo, pois se trata de uma espécie nativa da América Central e México, mas encontra-se bastante disseminada nas regiões tropicais e subtropicais (PIRES *et al.*, 2001; PRATES, 2003; DRUMOND e RIBASKI, 2010; PANDEY e KUMAR, 2013; NEHDI *et al.*, 2014). Além disso, características como rápido crescimento e alta produção de sementes de fácil germinação, fazem com que esta espécie se torne invasora em diversos ambientes, sendo listada como uma das 100 maiores espécies invasoras mais agressivas do planeta, segundo a IUCN (International Union for Conservation of Nature) (LOWE *et al.*, 2000; DRUMOND e RIBASKI, 2010). Apesar disso, a *Leucena* é amplamente cultivada em razão da sua vasta utilidade como forrageira, bem como na fabricação de papel e celulose e também na recuperação de habitats devido a sua capacidade de fixar nitrogênio (MREMA *et al.*, 1997; LÓPEZ *et al.*, 2008; DRUMOND e RIBASKI, 2010).

Contudo, uma forma de abordagem vem sendo utilizada em estudos das respostas das plantas aos fatores ambientais considerando um “paradigma sistêmico” (AMZALLAG, 2000; SOUZA *et al.*, 2005a; SOUZA *et al.*, 2009; SATO *et al.*, 2010). Tal abordagem permite superar limitações impostas pelos métodos clássicos de observação. Essa abordagem utiliza as redes formadas pelos parâmetros fisiológicos e possibilita esclarecer os mecanismos subjacentes às respostas das plantas às condições adversas (SOUZA *et al.*, 2009). AMZALLAG (2001) forneceu evidências de que a manutenção da homeostase nas plantas era realizada através de alterações no padrão de organização de suas redes. A análise da rede se faz através da observação de como seus elementos estão conectados, e a força dessa conexão é conhecida por conectância da rede, podendo ser relacionado com a estabilidade do sistema (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2004; SOUZA *et al.*, 2009).

Diante do exposto, este trabalho visa avaliar a conexão entre os elementos das redes fisiológicas de *L. leucocephala* sob diferentes níveis de deficiência hídrica testando a hipótese de que a espécie *L. leucocephala* é capaz de tolerar o déficit hídrico através do aumento da sua conectância média global total.

MATERIAL E METODOS

CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS

As sementes de *Leucaena leucocephala* foram coletadas de uma população localizada na cidade do Recife-PE (8°06'40.5"S 34°54'44.5"W). As sementes foram separadas e higienizadas utilizando solução de hipoclorito de sódio a 1% (v/v) por 5 min e posteriormente lavadas com água deionizada. Como forma de quebra de dormência tegumentar, as sementes foram imersas em ácido sulfúrico (H₂SO₄) por 15 minutos, como descrito em TELES *et al.* (2000). Após o processo de escarificação, as sementes foram novamente lavadas e postas para germinar em vasos contendo aproximadamente 10 kg de mistura de solo de origem vegetal e areia lavada na proporção de 3:1, respectivamente. Após a germinação as plantas foram mantidas hidratadas em sua capacidade de pote (CP) com 500 ml por cerca de seis meses até o início do experimento.

No experimento de déficit hídrico, as plantas foram divididas em quatro tratamentos: controle (100% da capacidade de pote), leve (50% da capacidade de pote), moderado (25% da capacidade de pote) e severo (suspensão total da rega). Foram utilizadas 4 plantas por tratamento. O máximo estresse (ME) ocorreu seis dias após iniciada a diferenciação hídrica e foi determinado quando as trocas gasosas atingiram valores iguais ou próximos de zero e após esse período as plantas foram reidratadas (RE) em sua capacidade de pote por 14 dias. As medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* foram realizadas a partir das 08h00hrs a cada dois dias, sendo realizadas em uma folha totalmente expandida e não senescente. Tanto no máximo estresse quanto após a reidratação foram coletadas folhas em todas as plantas utilizadas nas análises de trocas gasosas para posteriores análises bioquímicas. O material vegetal coletado foi embalado em papel alumínio, congelado em N₂ líquido e estocado em freezer à -20°C.

As medidas de umidade do solo (US) foram realizadas simultaneamente às medidas de trocas gasosas utilizando um medidor de umidade do solo Falker HFM 2030 (v/v). Nos dias em que se realizaram as medidas de trocas gasosas, foi medida a temperatura e umidade do ar utilizando-se um termo higrômetro (Termo-Higro SH 122, J Prolab. São José dos Pinhais, BR).

Esses dados foram utilizados para o cálculo do déficit de pressão de vapor (DPV), seguindo metodologia proposta por CAMPBELL e NORMAN (1998). Quanto ao déficit de pressão de vapor (DPV), este oscilou durante o experimento, alcançando um valor máximo no máximo estresse (dia 6), cerca de 3,8 KPa (Figura 3C).

MÓDULO FOTOSSINTÉTICO

Foram mensuradas a taxa líquida de assimilação de CO_2 (A), transpiração foliar (E) e a condutância estomática (g_s) utilizando um analisador de gases por infravermelho (IRGA, ADC, model LCI-pro; Hoddesdon, UK). A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) foi mantida correspondente com as condições do ambiente que ficou em torno de $800 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, tendo atingido um valor máximo de $1.000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Figura 3 A). A partir do material foliar coletado foram determinados os teores de clorofilas a e b (Chl a e Chl b) (LICHTENTHALER e BUSCHMANN, 2001) a partir de uma massa de 50mg.

MÓDULO FOTOQUÍMICO

Para avaliar a fluorescência da clorofila a , as medidas foram realizadas tanto com as folhas adaptadas ao escuro por 30 minutos quanto para as folhas adaptadas à luz. Essas medidas foram realizadas com o auxílio de um fluorômetro portátil Fluor Pen FP100 (Photon Systems Instruments, Brno, Czech Republic). Foram determinados a fluorescência mínima (F_0), máxima (F_m) e calculada a fluorescência variável ($F_v = F_m - F_0$) para as folhas adaptadas ao escuro. Com as folhas adaptadas à luz, foram mensuradas a emissão de fluorescência no estado de equilíbrio (F') e a fluorescência máxima (F_m). A partir desses parâmetros, como forma de avaliar a capacidade fotoquímica, foram calculados os seguintes parâmetros: eficiência quântica máxima (F_v/F_m) e eficiência máxima do fotossistema II (F_v'/F_m'), a taxa de transporte de elétrons [$\text{ETR} = (\phi\text{PSII} \times \text{DFFF} \times 0,5 \times 0,84)$], onde o rendimento quântico do fotossistema II é expresso como $\phi\text{PSII} = (F_m' - F_t) / F_m'$, DFFF é a densidade do fluxo de fótons fotossintetizantes, 0,5 representa a fração de energia de excitação distribuída para o PSII e 0,84 a porcentagem de luz absorvida pelas folhas em um dado DFFF (BAKER, 2008). Também foi calculado o quenching fotoquímico [$\text{qP} = (F_m' - F_t) / (F_m' - F_0')$] e não fotoquímico [$\text{NPQ} = (F_m - F_m') / F_m'$].

MÓDULO OSMÓTICO

Para estimar o conteúdo hídrico relativo foliar (CHR), foram coletados folíolos de folhas maduras e não senescentes no máximo estresse (dia 6) e após a reidratação (dia 20). A obtenção do CHR foi calculado seguindo equação proposta por BARRS e WEATHERLEY

(1962): $CHR (\%) = (Pf - Ps) / (Pt - Ps) \times 100$. Onde: Pf, Ps e Pt significam, respectivamente, peso fresco, peso seco e peso turgido do material vegetal coletado para a análise.

A partir do material foliar coletado foram determinados os teores de carboidratos solúveis totais (CST) (DUBOIS *et al.*, 1956) a partir de uma massa de 20mg, proteínas solúveis totais (BRADFORD, 1976) a partir de uma massa de 50mg, aminoácidos livres totais (MOORE e STEIN, 1954) a partir de uma massa de 60mg, prolina (BATES *et al.*, 1973) a partir de uma massa de 80mg.

MÓDULO ANTIOXIDANTE

A partir do material foliar coletado foram determinados os teores dos carotenoides (Car) (LICHTENTHALER e BUSCHMANN, 2001) a partir de uma massa de 50mg, dialdeído malônico (MDA) (CAKMAK e HORST, 1991) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (ALEXIEVA *et al.*, 2001) a partir de uma massa de 100mg. Também foi determinada a atividade de enzimas relacionadas à proteção contra o estresse oxidativo como Catalase (CAT) (HAVIR e MCHALE, 1987) e Ascorbato Peroxidase (APX) (NAKANO e ASADA, 1981) a partir de uma massa de 100mg.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados foram testados a fim de verificar sua adequação ao uso da estatística paramétrica (distribuição normal e homogeneidade das variâncias) e aqueles que não se enquadravam, passaram por transformação como forma de se adequar aos pressupostos dos testes utilizados. Foi realizada uma análise de variância (ANOVA) com o teste à posteriori de *Student Newman Keul's*, com nível de significância de 5% para comparação entre médias. As análises estatísticas foram realizadas através dos softwares Statistica 8.0 (Statsoft. Inc, USA).

Foi realizada uma análise de componentes principais como forma de observar agrupamentos, definindo as variáveis mais importantes na separação dos possíveis grupos em relação à disponibilidade hídrica. Para isso, os dados passaram por transformação logarítmica, e para averiguar as variáveis mais influentes nessas separações, foram selecionadas cinco variáveis que apresentassem autovetores maiores que 70% em relação ao maior valor observado. Para essa PCA, foram excluídos os parâmetros que não apresentaram diferença estatística na análise de variância (anova) no período do máximo estresse (mda, car, chl_a/chl_b e alt). O grau de explicação de cada componente principal (PC) foi realizado através do método broken-stick e a análise realizada com o software fitopac 2.1 (SHEPHERD, 2010).

ANÁLISE DE REDES

Para análise de redes, foram avaliadas as diferenças nos módulos fotossintético, osmótico, fotoquímico e antioxidante. Essas mudanças foram medidas através da conectância global (C_g), seguindo o conceito e determinação de AMZALLAG (2001). A conectância global representa o nível de conectância entre os componentes que formam a rede. Os coeficientes de correlação (r) obtidos para cada par de variáveis que formam as redes são então normalizados através de uma transformação $z = 0,5 \times \ln [(1+|r|)/(1-|r|)]$ (AMZALLAG, 2001). A conectância global da rede é obtida através da média dos valores z das variáveis emparelhadas.

O módulo fotossintético foi composto pelo emparelhamento das variáveis: g_s , A , E , clorofilas a e b , chl/car e sua força média forneceu a conectância global do módulo fotossintético (C_{gFS}). O módulo fotoquímico foi composto pelos parâmetros referentes à fluorescência da clorofila a : F_v/F_m , F_v'/F_m' , ETR, qP e NPQ, com sua força média fornecendo a conectância do módulo fotoquímico (C_{gFQ}). O módulo osmótico foi constituído pelas variáveis: Prolina, PST, CST, ALT, amido e o CHR, com sua força média fornecendo a conectância global do módulo osmótico (C_{gOS}). Já o módulo antioxidante foi constituído pelos parâmetros: MDA, H_2O_2 , CAT, APX, Car, e sua força média produziu a conectância global do módulo antioxidante (C_{gAO}). No momento do máximo estresse e na reidratação foram realizadas matrizes de correlação de todos os dados com todos os tratamentos e identificados as correlações significativas para a montagem da rede no máximo estresse e na reidratação. As correlações entre parâmetros dentro do módulo foram utilizadas para cálculo da conectância média do módulo, já as ligações entre módulos distintos entram somadas as ligações de todos os módulos no cálculo da conectância média global total.

RESULTADOS

MÓDULO FOTOSSINTÉTICO

O déficit hídrico promoveu reduções nas trocas gasosas em todos os tratamentos no máximo estresse (Figura 4A-C). Na g_s ocorreram reduções de 60%, 82% e 86% nos tratamentos leve, moderado e severo, respectivamente em relação ao controle (Figura 4A). A assimilação líquida de CO_2 (A) e a transpiração (E) também apresentaram reduções de 47%, 83% e 104% em A e 55%, 76% e 84% em E respectivamente no déficit hídrico leve, moderado e severo comparado ao controle. Após o período da reidratação, foi observada uma recuperação dos parâmetros de trocas gasosas, com os parâmetros apresentando valores semelhantes ao controle

(Figura 4). Quanto aos pigmentos cloroplastídicos (Figura 4D-F), no máximo estresse não foram observadas diferenças significativas nas concentrações de Chl a e Chl b. Na relação entre clorofilas e carotenoides (Chl/Car) (Figura 4F) o déficit hídrico promoveu reduções de 33% no moderado e 60% no severo em relação ao controle. Após o período de reidratação, não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos em relação aos pigmentos.

MÓDULO FOTOQUÍMICO

No máximo estresse o tratamento severo apresentou reduções de 35% e 52% respectivamente em F_v/F_m e F_v'/F_m' em relação ao controle (Figura 5A-B). No quenching fotoquímico (qP), foram observadas reduções de 43% e 60% respectivamente nos déficits moderado e severo em relação ao controle (Figura 5C). A taxa de transporte de elétrons (ETR) também sofreu reduções devido à restrição hídrica, apresentando reduções de 57% e 78% respectivamente nos déficits moderado e severo em relação ao controle (Figura 5D). No NPQ foram verificadas reduções significativas de 61% no déficit leve e de 77% no severo comparados com o controle (Figura 5E). Após a reidratação, todos os parâmetros relacionados à fluorescência da clorofila *a* apresentaram recuperação em relação ao controle (Figura 5).

MÓDULO OSMÓTICO

O conteúdo hídrico relativo foliar (Figura 3B) nos déficits moderado e severo, apresentaram reduções de 48% e 72%, respectivamente em relação ao controle. Após a reidratação, as plantas foram capazes de recuperar seu conteúdo hídrico. No máximo estresse, a concentração de carboidratos (Figura 6A) não apresentou diferenças estatísticas entre os tratamentos hídricos e o controle. Após a reidratação, apenas o déficit severo apresentou redução de 24% comparado ao controle. Em relação aos aminoácidos (Figura 6B), não foram observadas diferenças estatísticas no máximo estresse. Após a reidratação, o déficit severo apresentou acentuado aumento de 134% em relação ao controle. No teor de proteínas solúveis (Figura 6C) no máximo estresse, foram observadas reduções em relação ao controle de 16%, 58% e 51% para o leve, moderado e severo, respectivamente. Após a reidratação, o tratamento severo apresentou resposta semelhante ao teor de aminoácidos, apresentando aumento de 210% em relação ao controle. As concentrações de amido no máximo estresse (Figura 6D), apresentaram reduções nos tratamentos moderado e severo de 30% e 40%, respectivamente comparados ao controle. Com a reidratação, os três tratamentos se mostraram estatisticamente diferentes do controle, com reduções de 41%, 56% e 46% para os tratamentos leve, moderado e severo respectivamente, comparados ao controle. Em relação à concentração de prolina

(Figura 6E), esta apresentou um aumento no déficit severo de 1.996% em relação ao controle. Após a reidratação, somente o tratamento leve apresentava redução de 84% em relação ao controle.

MÓDULO ANTIOXIDANTE

No máximo estresse não foram observadas diferenças estatísticas em relação ao dialdeído malônico (MDA) (Figura 7A). Após a reidratação foram observadas reduções de 75%, 33% e 69% para os tratamentos leve, moderado e severo em relação ao controle. Quanto ao teor de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (Figura 7B), foi verificado aumento de 36% no déficit leve e redução de 29% no tratamento moderado em relação ao controle no máximo estresse. Após a reidratação, os níveis de H_2O_2 se mantiveram semelhantes ao controle, não apresentando diferenças entre os tratamentos. Em relação as enzimas do sistema antioxidante, houveram reduções na atividade da APX (Figura 7C) no máximo estresse nos tratamentos moderado e severo de 45% e 55%, respectivamente em comparação ao controle. Após a reidratação, os tratamentos não diferiram do controle. Quanto à CAT (Figura 7D), houve aumento de sua atividade no déficit hídrico leve de 70% em relação ao controle. Após a reidratação, o déficit leve também apresentou aumento na atividade desta enzima de 42%, enquanto que ocorreram reduções de 40% e 31% para os tratamentos moderado e severo comparados ao controle. A concentração de carotenoides não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos (Figura 7E).

ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS (PCA)

Uma análise de componentes principais foi realizada para *L. leucocephala*, considerando as variáveis fisiológicas analisadas tanto no máximo estresse quanto após a reidratação. No máximo estresse (Figura 8), a PCA foi capaz de explicar 75% de toda a variação nos dados, considerando os dois componentes principais (PC1 e PC2). Pode-se observar uma nítida separação entre os grupos em função da hidratação, seguindo ao longo do PC1 e outra separação foi observada entre os tratamentos na PC2. As variáveis mais relevantes na separação dos grupos apresentaram autovalores maiores que 0,20 no PC1 e 0,35 no PC2. O PC1 explicou 59,97% da variação total dos dados, sendo as variáveis mais relevantes para esta separação, em ordem decrescente dos valores de correlação: A (0,9478), amido (0,9458), CHR (0,9366), E (0,9211), Chl/Car (0,8843), g_s (0,8663), prolina (-0,8606), Fv'/Fm' (0,8403), ETR (0,8310), PST (0,8131), Chl b (0,8080), Fv/Fm (0,7717), Chl a (0,7715) e qP (0,7200). Já o PC2 explicou os 15,31% restante na variação dos dados. Para esse componente, as variáveis que mais

contribuíram para a separação, também em ordem decrescente, foram: CST (-0,8493), H_2O_2 (0,7047), NPQ (-0,6865) e CAT (0,6500). Os tratamentos moderado e severo apresentaram menores valores nos parâmetros A , *amido*, CHR, E , Chl/Car, g_s , ETR, PST, Chl b , Chl a , qP em relação ao déficit leve e ao controle, o que evidencia a separação ao longo do PC1. Os tratamentos controle e moderado apresentaram maiores valores de NPQ em relação ao déficit leve e severo, além do déficit leve e severo apresentarem maiores teores de H_2O_2 , enquanto que o déficit leve apresentou maior atividade da CAT em relação ao controle, e o déficit severo maior concentração de prolina e menor concentração de CST em relação ao moderado sendo estas diferenças essenciais para a separação observada no PC2.

Após a reidratação (Figura 9), 39,38% da variação dos dados foi explicada pela PCA, sendo 22,55% explicado pelo PC1 e 16,83% pelo PC2. Observamos uma discreta separação entre os tratamentos que passaram por menor hidratação (déficit moderado e severo) com aqueles de maior hidratação (controle e leve) ao longo do PC1. As variáveis mais relevantes na separação dos grupos apresentaram autovalores maiores que 0,26 no PC1, sendo as variáveis mais relevantes para esta separação, em ordem decrescente dos valores de correlação: F_v/F_m (0,7861), F_v'/F_m' (0,7770), PST (-0,7298), CAT (0,7217), ETR (0,6769), CST (0,6057), Prolina (-0,5751). Na PC2 não foi observada uma separação nítida entre os tratamentos, uma vez que a maioria dos parâmetros não apresentou diferença estatística, indicando a recuperação da espécie após o período. Os tratamentos Moderado e severo apresentaram maiores valores nos parâmetros PST e prolina, além de menores valores em CST e CAT.

ANÁLISE DE REDES (ANÁLISE SISTÊMICA)

Quanto a análise das redes de conectância, no máximo estresse, os tratamentos que passaram por déficit hídrico apresentaram um aumento na Cg_{TOTAL} através da modulação de diferentes componentes de suas redes (Tabela 1). No déficit leve destacam-se de forma significativa as correlações entre os parâmetros g_s - E , Chla-Chlb, E -Prolina, g_s -Prolina, CHR- A , ETR- F_v'/F_m' , qP -ETR, F_v'/F_m' -Chl/Car, qP -Chl/Car, F_v/F_m -PST, NPQ-CST, E -APX, g_s -APX, Chlb-Car. No moderado destacam-se as correlações entre Chla-Chlb, E -CHR, E - F_v'/F_m' , qP -amido, Chla- H_2O_2 , Chlb-Car, Chl/Car-APX, Car-MDA. No severo temos como relações que se destacam de forma significativa Chla-Chl/Car, Chlb-Chl/Car, Chla-Chlb, g_s -PST, E - F_v/F_m , PST-CHR, AA-Prolina, E -APX, F_v'/F_m' -APX, PST-MDA.

No déficit leve o aumento de 129% em Cg_{FQ} e 220% em Cg_{AO} , combinado redução de 22% em Cg_{OS} resultaram num aumento de 22% na Cg_{TOTAL} . No tratamento de déficit moderado

houve uma redução de 23% em Cg_{FS} e aumento de 237% em Cg_{AO} resultando num aumento de 16% na Cg_{TOTAL} . No déficit severo ocorreu aumento de 26% em Cg_{FS} , 27% em Cg_{FQ} , 79% em Cg_{OS} e 79% em Cg_{AO} resultando num aumento de 12% na Cg_{TOTAL} .

Após a reidratação, todos os tratamentos que passaram por déficit apresentaram uma maior Cg_{TOTAL} em relação ao controle (Tabela 2). No déficit leve a Cg_{TOTAL} foi 50% maior resultado do aumento em 261% em Cg_{FQ} , 87% em Cg_{OS} , 158% em Cg_{AO} , destacando-se as correlações entre os parâmetros g_s-E , $qP-ETR$, $ALT-CST$. No déficit moderado a Cg_{TOTAL} foi 40% maior resultado do aumento de 16% em Cg_{FS} , 261% em Cg_{FQ} , 158% em Cg_{AO} , destacando-se as correlações g_s-E , $F_v/F_m-F_v'/F_m'$, $ETR-F_v/F_m$, $ETR-F_v'/F_m'$, $qP-ETR$. No tratamento severo a Cg_{TOTAL} foi 11% maior resultado do aumento de 67% em Cg_{FQ} , 45% Cg_{OS} , 134% em Cg_{AO} , destacando-se as correlações g_s-E , $ETR-F_v/F_m$, $E-MDA$, $Prolina-CAT$.

DISCUSSÃO

Fatores como o déficit hídrico, podem desencadear mudanças no estado do sistema, alterando sua organização. Sob condições adversas é comum que os sistemas entrem em estado de desequilíbrio, alterando seus padrões de organização (D'OTTAVIANO e BRESCIANI FILHO, 2004). Assim, uma das características dos sistemas é a capacidade de alterar suas configurações, como forma de se adaptar à nova condição, lhes permitindo partir de um estado de equilíbrio inicial à outro (D'OTTAVIANO e BRESCIANI FILHO, 2004). Sendo assim, sistemas biológicos modulam suas redes, alterando os padrões de conexões entre seus elementos constituintes como forma de tolerar condições ambientais desfavoráveis (AMZALLAG, 2001). Esse fato ficou evidente nesse estudo devido às respostas na conectância entre os componentes da rede fisiológica em *L. leucocephala*.

Embora o aumento na conectância global da rede fisiológica tenha sido gradual com a severidade do déficit hídrico, os módulos apresentaram respostas diferentes em relação aos níveis de déficit hídrico, indicando que o sistema pode aumentar ou não o controle no conjunto de variáveis, mostrando que nem sempre aumentos na conexão entre os elementos são necessários. Mesmo assim, redes com conectância mais alta, ou seja redes mais fortes, proporcionam um nível maior de controle ao sistema, permitindo ajustes mais rápidos, de modo a garantir a manutenção de sua estabilidade, auxiliando na superação frente à pressões ambientais (SOUZA *et al.*, 2005b; SOUZA *et al.*, 2009). Além disso, aumentos na conectância podem ser considerados como respostas adaptativas à perturbações externas (SOUZA *et al.*, 2005b; SOUZA *et al.*, 2009). Aumento nos valores da conectância em relação ao déficit hídrico também foi relatado por trabalhos anteriores (SOUZA *et al.*, 2005b; SATO *et al.*, 2010;

BERTOLLI *et al.*, 2013), onde foi verificado aumento da conectância nos módulos que compõem a rede fotossintética. Além do déficit hídrico, modulação da rede fotossintética também foi observada por BERTOLLI *et al.* (2013) em função do aumento na temperatura do ar e por SOUZA *et al.* (2009) analisando espécies em ambientes de borda e sub-bosque.

Sob condição de déficit hídrico, as plantas apresentaram uma redução da abertura estomática que é uma das primeiras respostas na linha de defesa contra a dessecação (CHAVES *et al.*, 2002; RIVAS *et al.*, 2017). Com isso, a perda de água para a atmosfera pela transpiração é reduzida ao máximo, podendo garantir a proteção contra a cavitação no sistema hidráulico da planta (COCHARD *et al.*, 2002), ao passo que também pode ocorrer um aumento na captação da água do solo. Este equilíbrio entre absorção e perda hídrica promoveu uma manutenção no CHR no déficit leve, enquanto que no déficit moderado e severo ocorreu a redução da g_s , porém a menor disponibilidade hídrica no solo promoveu reduções no CHR. Diversos trabalhos observaram uma redução da condutância estomática (FROSI *et al.*, 2017; LIMA *et al.*, 2018; TOUNEKTİ *et al.*, 2018) e redução no CHR em função do déficit (FROSI *et al.*, 2013; RIVAS *et al.*, 2017; DGHİM *et al.*, 2018). O fechamento estomático responde principalmente por sinais químicos, sendo regulado principalmente pelo ácido abscísico (ABA), o qual funciona como sinalizador entre a raiz e a parte aérea (CHAVES *et al.*, 2002; MAHAJAN e TUTEJA, 2005; LEY MOY *et al.*, 2014; DAR *et al.*, 2017).

A redução da g_s tem um pronunciado efeito sobre, a captação do CO_2 atmosférico, reduzindo a concentração de carbono no interior da folha, ocasionando reduções na taxa fotossintética (CHAVES *et al.*, 2009). Esse comportamento também foi relatado por FROSI *et al.* (2013) estudando as espécies *Pachira aquática* e *Sterculia foetida* e ZHAO *et al.* (2018) estudando espécies do gênero *Lycium*. O déficit hídrico também pode afetar a atividade fotossintética por causar redução nos pigmentos cloroplastídicos (ASHRAF e HARRIS, 2013; AL HASSAN *et al.*, 2015). É comum observar reduções no conteúdo de clorofilas em decorrência do déficit hídrico, embora estas respostas possam variar (GHOLAMI *et al.*, 2012; AL HASSAN *et al.*, 2015; RIVAS *et al.*, 2016; ZHAO *et al.*, 2018). Segundo FANG e XIONG (2015), plantas que mantêm um alto conteúdo de pigmentos fotossintéticos sob déficit hídrico, são capazes de utilizar a energia luminosa de forma mais eficiente, demonstrando uma maior tolerância à condição seca. Esta combinação entre redução de g_s e manutenção na concentração das Chl *a* e *b*, promoveram maior eficiência fotossintética e menores reduções da assimilação nas plantas em condições de déficit leve. LAWLOR e CORNIC (2002) e BOTA *et al.* (2004) sugerem que a redução da capacidade fotossintética ocorra em função do conteúdo hídrico

foliar, com as limitações metabólicas ocorrendo em condições de estresse mais severo, quando há uma baixa porcentagem de água nas folhas. Já nos tratamentos moderado e severo com a redução do CHR, observamos a redução da relação Chl/Car e consequente redução na assimilação do CO₂. A redução no teor de clorofilas, bem como a manutenção no conteúdo de carotenoides também foi observado por DIAS *et al.* (2018) estudando *Olea europaea*. Sob tais condições, a redução no conteúdo dos pigmentos cloroplastídicos pode auxiliar na proteção ao maquinário fotossintético, devido à redução na captura de fótons, reduzindo assim um possível aumento de energia no sistema e, consequentemente, o fotodano (ANJUM *et al.*, 2011; FROSI *et al.*, 2017; ZHAO *et al.*, 2018).

O fechamento estomático e a consequente redução da assimilação de CO₂ podem ocasionar reduções na atividade do ciclo de Calvin e consequentes reduções na utilização de energia (ATP) e poder redutor (NADPH) (BAKER e ROSENQVIST, 2004; BEN REJEB *et al.*, 2014). Isso faz com que haja um desequilíbrio entre a absorção e a utilização de energia, podendo levar a um acúmulo energético e posterior fotoinibição (BAKER e ROSENQVIST, 2004; MORALES *et al.*, 2014). Os resultados sugerem que as plantas que passaram por um déficit hídrico mais leve não apresentaram sinais de fotoinibição, promovido pela redução no NPQ. Como forma de se proteger do excesso de energia, as plantas podem dissipar a energia excedente em forma de calor e essa dissipação térmica de energia é determinada pelo quenching não fotoquímico (NPQ), o qual possui um papel fundamental na proteção do PSII (TAKAHASHI e BADGER, 2011; ASHRAF e HARRIS, 2013). Sob condições de déficit hídrico mais severo, é comum o aumento nos valores do NPQ (FROSI *et al.*, 2017; RIVAS *et al.*, 2017; YAN *et al.*, 2017). Contudo, os resultados apresentaram reduções no NPQ, sugerindo que drenos alternativos de elétrons poderiam estar sendo mais relevantes que a dissipação térmica em *L. leucocephala*. Com o aumento do déficit hídrico, o efeito fotoinibitório ficou mais evidente devido as reduções significativas em ETR e qP, indicando uma fotoinibição dinâmica sob déficit moderado, visto sua recuperação após a reidratação. No tratamento severo, a redução observada nos demais parâmetros foi acompanhada por F_v/F_m , parâmetro relacionado à eficiência fotoquímica do PSII (BAKER, 2008). Isso indica danos aos centros de reação do PSII, evidenciando o processo de fotoinibição crônica, podendo estar relacionado a danos à proteína D1 (BAKER e ROSENQVIST, 2004; TAKAHASHI e BADGER, 2011; TOUNEKTİ *et al.*, 2018). Esse comportamento fora relatado anteriormente por FROSI *et al.* (2017), TOUNEKTİ *et al.* (2018), ZHAO *et al.* (2018) também em decorrência da deficiência hídrica.

Sob condições ambientais desfavoráveis, uma situação comum enfrentada pelas plantas é o aumento nas concentrações de EROs (SHARMA *et al.*, 2012; TALBI *et al.*, 2015). Embora possam trazer efeitos deletérios às células, podendo levar até a morte, as EROs são importantes moléculas sinalizadoras, induzindo a capacidade de aclimação das plantas à diversos tipos de estresse (SHARMA *et al.*, 2012; BEN REJEB *et al.*, 2014). Como forma de analisar danos provocados pelas EROs, o grau de peroxidação lipídica tem sido utilizado pois está relacionado à danos na membrana celular (GILL e TUTEJA, 2010; SHARMA *et al.*, 2012). Isto pode ser analisado através da concentração do dialdeído malônico (MDA), que seria um produto final da peroxidação das membranas celulares (GILL e TUTEJA, 2010; LIU *et al.*, 2011; SHARMA *et al.*, 2012). Embora seja comum observar aumentos do MDA sob condições de déficit hídrico (RIVAS *et al.*, 2013; OLIVEIRA *et al.*, 2014; AL HASSAN *et al.*, 2015; ZHAO *et al.*, 2018), não foram observadas diferenças na concentração desse composto, sugerindo que não houve maiores danos às membranas celulares, mesmo sob deficiência hídrica mais severa.

O teor de H_2O_2 aumentou apenas nas plantas sob déficit leve, enquanto que no moderado observou-se redução em relação ao controle. Embora acúmulos de H_2O_2 possam ser bastante prejudiciais, as concentrações encontradas em *L. leucocephala* não foram capazes de induzir maiores danos. Além da sua natureza oxidativa, o peróxido pode atuar na regulação de vários processos fisiológicos, tais como a fotorrespiração e fotossíntese (NOCTOR e FOYER, 1998), no movimento estomático (BRIGHT *et al.*, 2006), bem como também pode atuar como molécula sinalizadora envolvida na defesa das plantas à diversas condições de estresse (NEILL *et al.*, 2002). Aumentos na concentração de H_2O_2 e atuação da CAT, bem como a redução no NPQ ocorrida no déficit leve, podem nos sugerir que houve atividade fotorrespiratória nesse tratamento. Uma vez que tal processo é uma importante fonte de H_2O_2 e sendo a CAT responsável pela eliminação desse composto nos peroxissomos (GILL e TUTEJA, 2010; MHAMDI *et al.*, 2012; BARBOSA *et al.*, 2014). Além disso, a fotorrespiração tem um papel importante na fotoproteção pois é um importante dreno alternativo de elétrons (ORT e BAKER, 2002). Aumentos na atividade da CAT sob deficiência hídrica leve, também foram relatados por ZHAO *et al.* (2018) com espécies do gênero *Lycium*.

Um dos principais mecanismos das plantas para tolerar o déficit hídrico é o aumento no conteúdo de solutos compatíveis como açúcares solúveis, aminoácidos e seus derivados como a prolina (KRASAVINA *et al.*, 2014; RIVAS *et al.*, 2017; VIEIRA *et al.*, 2017; ZHAO *et al.*, 2018). Esses compostos podem auxiliar na conservação da turgescência celular, através da redução do potencial osmótico da célula (KRASAVINA *et al.*, 2014). Embora seja uma resposta

comum ao déficit hídrico, os resultados mostraram não haver diferenças estatísticas no conteúdo de ALT, bem como também não foi observado alterações significativas no conteúdo de CST em relação ao controle. Simultaneamente, ocorreram reduções nos teores de amido e PST. Este fato sugere que a manutenção dos teores de ALT e CST podem ter sido possibilitadas em função da remobilização de aminoácidos proveniente da quebra de proteínas bem como pela hidrólise do amido (BUCHANAN-WOLLASTON, 1997; BARTELS e SUNKAR, 2005; LEE *et al.*, 2008; KRASAVINA *et al.*, 2014). RIVAS *et al.* (2017) estudando *C. procera* e OLIVEIRA *et al.* (2014) com *Prosopis juliflora*, observaram reduções no amido e aumento de açúcares solúveis sob deficiência hídrica. Além de auxiliar na manutenção da turgidez celular, os açúcares solúveis também estão envolvidos na eliminação de espécies reativas de oxigênio (EROs), atuam como molécula sinalizadora e também na estabilização de membranas, proteínas e enzimas, possuindo grande importância no metabolismo e na defesa das plantas contra condições desfavoráveis (KEUNEN *et al.*, 2013; KRASAVINA *et al.*, 2014; VAN DEN ENDE e EL-ESAWI, 2014). Uma outra molécula importante na defesa das plantas contra os efeitos do déficit hídrico é a prolina. Acúmulo de prolina é uma resposta comum de diversas espécies quando submetidas à condições de estresse como a seca (SZABADOS e SAVOURE, 2010; RIVAS *et al.*, 2017; VIEIRA *et al.*, 2017; ZHAO *et al.*, 2018). Assim como os CST, prolina também atua como molécula osmoprotetora e de sinalização (SZABADOS e SAVOURE, 2010), além de ser importante antioxidante não enzimático, atuando direta e indiretamente na eliminação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (SZABADOS e SAVOURE, 2010; BEN REJEB *et al.*, 2014) auxiliando na proteção das células ao estresse oxidativo.

As plantas do déficit severo apresentaram queda das folhas, que é comum em espécies que habitam regiões de climas semiáridos, configurando-se como um mecanismo de defesa contra o déficit hídrico atuando na redução da área foliar e consequentemente da demanda transpiratória, auxiliando na manutenção do potencial hídrico dos demais órgãos vegetais (KOZLOWSKI e PALLARDY, 2002; ENGELBRECHT e KURSAR, 2003; FINI *et al.*, 2013). Entretanto, após serem reidratadas as plantas do déficit severo apresentaram queda total das folhas e posteriormente ocorreu a rebrota de novas folhas.

Tendo a espécie como um sistema complexo, e observando as respostas dos módulos que compõem o sistema, verificamos que sob déficit hídrico leve a espécie apresenta manutenção na Cg_{FS} , bem como aumento na Cg_{FQ} . Estas alterações são mostradas através das relações principalmente entre $Chla-Chlb$ g_s-E no módulo fotossintético e $ETR-Fv'/Fm'$, $qP-Fv'/Fm'$, $qP-ETR$. Isso mostra que reduções na g_s estão relacionadas com as quedas em E ,

promovendo menores reduções na taxa de assimilação de CO_2 . Por outro lado, na fotoquímica, o aumento na C_g do módulo indica uma maior dissipação de energia para a fotoquímica, promovendo uma maior eficiência do sistema nesse tratamento.

Além do papel central da g_s nas trocas gasosas e a influência do CHR na fotossíntese, os pigmentos apresentam um papel chave na resposta da C_{gFS} nos tratamentos. As relações Chla-Chlb, Chla-Chl/Car, Chlb-Chl/Car, Chl/Car-A, nos mostram que embora não apresentassem diferenças estatísticas na comparação entre medias, os pigmentos tiveram grande relevância na manutenção da C_g do módulo fotossintético quando sob déficit moderado, bem como promoveram aumentos quando em déficit severo combinados ainda com g_s -A e g_s -E. Apesar das alterações nos pigmentos não terem apresentado diferenças estatísticas, elas puderam promover alterações na relação Chl/Car afetando a taxa de assimilação nestes tratamentos. Além disso, alterações nas clorofilas podem estar relacionadas com alterações na fotoquímica, devido à ligação apresentada entre os módulos fotoquímico e fotossintético, através das relações entre Chl/Car com qP e F_v'/F_m' apresentadas no tratamento leve.

Alterações no módulo fotossintético puderam ser relacionadas com alterações no módulo antioxidante nos três tratamentos. No déficit leve, reduções na atividade da APX podem estar relacionadas com as reduções observadas na g_s e consequentemente em E através das relações entre estes parâmetros. O mesmo ocorre no déficit severo, onde também existe uma forte relação entre E e APX. Por outro lado, no déficit moderado, mais uma vez destaca-se a importância dos pigmentos, os quais também fazem a ligação entre os módulos fotossintético e antioxidante através das relações Chlb-Car, Chl/Car-APX e Chla- H_2O_2 .

Com relação ao módulo fotoquímico, o déficit moderado promoveu a redução de ETR e qP , consequentemente levando a um afrouxamento da relação qP -ETR, sendo determinante na redução da C_{gFQ} . Por outro lado, no déficit severo, estas reduções foram compensadas pelo aumento nas relações entre $ETR-F_v/F_m$ e $ETR-F_v'/F_m'$, fortalecendo a rede, permitindo uma maior eficiência para a ETR. Ainda no tratamento moderado, a manutenção nas concentrações de CST e ALT podem estar diretamente relacionadas com a taxa de qP , devido a suas relações com Amido e PST, que fazem a ligação entre os módulos osmótico e fotoquímico. Já no tratamento leve, também foi observada forte relação entre os módulos osmótico e fotoquímico, através da relação CST e NPQ. Com isso, a manutenção em CST pode ter relação também com a redução do NPQ, bem como ser mantida pela quebra de PST.

Diferentemente dos demais tratamentos, o módulo osmótico apresentou aumento no déficit severo, mostrando que para a espécie, o módulo osmótico é capaz de se manter estável

mesmo sob limitação hídrica moderada e que o estreitamento dessa rede é possível apenas através de um déficit mais severo. O aumento no módulo osmótico foi influenciado principalmente pelas relações Amido-PST, PST-CHR, ALT-Prolina. Entre os módulos, a relação entre g_s e PST, indica que as reduções observadas na g_s no tratamento severo, podem estar relacionadas com a quebra de proteína observada nesse tratamento.

O módulo antioxidante apresentou aumento na sua conectância nos três tratamentos. A relação CAT-APX destaca-se nesse módulo, sendo importante nos três tratamentos. No tratamento moderado, também destaca-se a relação entre Car- H_2O_2 e CAR-MDA, Essas relações nos mostram a importância dos Car no auxílio às enzimas CAT e APX no controle dos níveis de H_2O_2 e consequentemente dos teores de MDA, sendo peça fundamental na defesa da espécie ao dano oxidativo. Além disso, no tratamento leve, o aumento em H_2O_2 está relacionado à atividade da CAT destacando o papel da fotorrespiração como dreno alternativo de elétrons nesse tratamento.

Após o período de reidratação, a conectância global em todos os tratamentos que passaram por déficit hídrico permaneceram com valores acima do apresentado pelo controle, destacando-se os aumentos nos módulos antioxidante representado pela maior relação entre CAT-APX, já no fotoquímico pelo aumento em $ETR-Fv'/Fm'$ no leve e moderado, e $ETR-Fv/Fm$ no severo. Isso evidencia as mudanças de estado as quais os sistemas são capazes de passar quando em condições desfavoráveis, indicando um novo padrão fisiológico após a retirada do estresse (LICHTENTHALER, 1996). De modo que, como citado anteriormente, aumentos na conectância das redes podem ser considerados como respostas às condições do ambiente, estes resultados após a reidratação podem estar relacionados com a defesa da espécie a possíveis novos eventos de estresse. De fato, ao serem expostas a um estresse prévio, as plantas podem tornar-se mais tolerantes ao mesmo fator em momentos futuros (WALTER *et al.*, 2011; RIVAS *et al.*, 2013; BARROS *et al.*, 2018). Isto pode ocorrer devido ao fenômeno conhecido como “memória do estresse”, que se dá devido à modificações metabólicas em decorrência de um primeiro estresse, fazendo com que a planta ative seus sistemas de defesa mais rapidamente, reduzindo os efeitos de eventuais estresses futuros (BRUCE *et al.*, 2007; FLETA-SORIANO e MUNNÉ-BOSCH, 2016). Estes resultados demonstraram a modulação na rede fisiológica de *L. leucocephala* em função da redução da disponibilidade hídrica, tendo déficit hídrico severo demandado um maior ajuste da rede fisiológica, na tentativa de superar a condição a qual o sistema fora exposto. Além disso evidencia uma das principais características

dos sistemas, a capacidade de alterar sua organização inicial, podendo atingir um novo estado quando sob interferência externa.

As plantas do déficit severo foram capazes de rebrotar novas folhas poucos dias após serem novamente irrigadas. Além disso, estas plantas apresentaram aumentos expressivos no conteúdo de ALT e PST, bem como um possível aumento no consumo de açúcares solúveis devido a redução no teor de CST, permitindo que a planta pudesse retomar seu crescimento (FROSI *et al.*, 2017). Ademais, as plantas do tratamento moderado apresentaram uma recuperação total de seus parâmetros fisiológicos após a reidratação, mostrando que, até este nível hídrico, as plantas mantiveram a maioria de suas folhas e puderam superar a condição sem terem sofrido danos mais severos, evidenciando uma grande capacidade de tolerância ao déficit hídrico por parte da espécie em condições de casa de vegetação.

CONTRIBUIÇÕES DOS AUTORES

Diego G. Ramos, Kalina Magalhães, Gabriella Frosi realizaram o experimento e as análises dos parâmetros bioquímicos em laboratório. Diego G. Ramos e Marciel T. Oliveira analisaram os dados, discutiram os dados e escreveram o manuscrito. Marciel T. Oliveira planejou o estudo, guiou o andamento do experimento e discutiu os dados.

AGRADECIMENTOS

Diego G. Ramos agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo. Diego G. Ramos e Marciel T. Oliveira são gratos pela infraestrutura e equipamentos dos Laboratórios de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco (LFV-UFPE), Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas da Universidade Federal Rural de Pernambuco (LAB-Planta-UFRPE) e Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV-UFPE) que permitiram a execução do trabalho.

4 CONCLUSÃO

Foram identificados parâmetros relevantes na separação das plantas que apresentaram maior e menor hidratação. As plantas mais hidratadas apresentaram maiores taxas de *A*, Amido, CHR, *E*, Chl/Car, *gs*, ETR, PST, Chl *a*, Chl *b* e *qP*. Através da abordagem sistêmica, foi possível observar as respostas de *L. leucocephala*, tomando a espécie como um sistema complexo, sendo possível analisar como se dá a organização dos módulos que compõem sua rede fisiológica. Foi possível identificar diferentes respostas por partes dos seus módulos, tendo o módulo antioxidante um papel relevante, apresentando aumentos na sua força média nos três níveis hídricos. Enquanto que no déficit leve, o módulo fotoquímico apresentou aumento considerável na conectância, sendo relevante neste tratamento. O módulo osmótico apresentou aumentos apenas sob déficit severo. O déficit severo por sua vez, demandou uma maior modulação nas redes do sistema, visto que todos os módulos apresentaram aumentos em relação ao controle. Os ajustes nos módulos foram determinantes no aumento observado na *Cg* total em todos os tratamentos, corroborando a hipótese do trabalho de que a espécie seria capaz de tolerar o déficit hídrico aumentando a conectância de rede total. Com isso, o déficit hídrico foi capaz de induzir a modulação nas redes de *L. leucocephala*, a qual apresentou diferentes respostas à limitação hídrica, sendo capaz de manter sua homeostase nos diferentes tratamentos, mostrando que nem sempre aumento na conexão entre os elementos são necessários para suportar condições limitantes.

REFERÊNCIAS

- ABU ZARIN, M. et al. Antioxidant, antimicrobial and cytotoxic potential of condensed tannins from *Leucaena leucocephala* hybrid-Rendang. **Food Science and Human Wellness**, v. 5, n. 2, p. 65-75, 6// 2016. ISSN 2213-4530. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2213453016000033> >.
- ADAMS III, W. W.; DEMMIG-ADAMS, B. Chlorophyll fluorescence as a tool for monitoring plant response to the environment. In: PAPAGEORGIOU, G. C. e GOVINDJEE (Ed.). Dordrecht: Springer, 2004. p.583-604.
- AL HASSAN, M.; VICENTE, O.; BOSCAIU, M. Effects of Salt and Water Stress on Plant Growth and on Accumulation of Osmolytes and Antioxidant Compounds in Cherry Tomato. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici** v. 43, n. 1, 04/16/ 2015. Disponível em: < <http://www.notulaebotanicae.ro/index.php/nbha/article/view/9793> >.
- ALEXIEVA, V. et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant Cell Environ**, v. 24, p. 1337-1344, 2001.
- ALLEN, C. D et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660-684, 2010/02/05/ 2010. ISSN 0378-1127. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S037811270900615X> >.
- ALPERT, P.; BONE, E.; HOLZAPFEL, C. Invasiveness, invisibility and role of environmental stress in the spread of non-native plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic**, v. 3, p. 52-66, 2000.
- AMORIM, I. L.; SAMPAIO, E. V. B.; ARAÚJO, E. L. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga do Seridó, RN. . **Rev Arvore**, v. 33, n. 3, p. 491-499, 2009.
- AMZALLAG, G. N. Connectance in Sorghum development: beyond the genotype–phenotype duality. **Biosystems**, v. 56, n. 1, p. 1-11, 3// 2000. ISSN 0303-2647. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030326470000068X> >.
- AMZALLAG, G. N. Data analysis in plant physiology: are we missing the reality? **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 881-890, 2001.
- ANJUM, S. A. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of camellia oleifera to low-temperature stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 9, n. 6, p. 2026-2032, 2011. ISSN 1991-637X.
- ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Ann Rev Plant Phys**, v. 50, n. 1, p. 601-639, 1999.
- ASHRAF, M. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. **Biotechnology Advances**, v. 27, n. 1, p. 84-93, 2009. ISSN 0734-9750. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.09.003> >.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v. 51, n. 2, p. 163-190, 2013/06/01 2013. ISSN 1573-9058. Disponível em: < <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6> >.

ASHRAF, M.; FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 2, p. 206-216, 2007. ISSN 0098-8472.

ASSUMPÇÃO, J.; NASCIMENTO, M. T. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. **Acta Bot Bras**, v. 14, n. 3, p. 301-315, 2000.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 89-113, 2008.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004. ISSN 0022-0957. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erh196> >.

BANIK, P. et al. Effects of drought acclimation on drought stress resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 126, p. 76-89, 2016. ISSN 00988472. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.008> >.

BARBOSA, D. C. A.; TABARELLI, M.; VICENTE, A. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. **J Arid Environ**, v. 53, n. 2, p. 197-210, 2003.

BARBOSA, M. R. et al. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, p. 453-460, 2014. ISSN 0103-8478.

BARROS, V. A. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and foliar phosphorus inorganic supply alleviate salt stress effects in physiological attributes, but only arbuscular mycorrhizal fungi increase biomass in woody species of a semiarid environment. **Tree Physiology**, v. 38, n. 1, p. 25-36, 2018. ISSN 0829-318X. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpx105> >.

BARRS, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Aust J Biol Sci**, v. 15, p. 413-428, 1962.

BARTELS, D.; SUNKAR, R. Drought and Salt Tolerance in Plants. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 24, n. 1, p. 23-58, 2005/02/23 2005. ISSN 0735-2689. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1080/07352680590910410> >.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant Soil**, v. 39, p. 205-207, 1973.

BEHERA, S. K. et al. Evaluation of plant performance of *Jatropha curcas* L. under different agro-practices for optimizing biomass - A case study. **Biomass Bioenerg**, v. 34, n. 1, p. 30-41, 2010.

BELIN, C.; THOMINE, S.; SCHROEDER, J. I. Water Balance and the Regulation of Stomatal Movements. In: PAREEK, A.; SOPORY, S., et al (Ed.). **Abiotic Stress Adaptation in Plants**. Dordrecht: Springer, 2009.

BEN REJEB, K.; ABDELLY, C.; SAVOURÉ, A. How reactive oxygen species and proline face stress together. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 80, p. 278-284, 7// 2014. ISSN

- 0981-9428. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0981942814001417> >.
- BERTOLLI, S. C.; VÍTOLO, H. F.; SOUZA, G. M. Network Connectance Analysis as a Tool to Understand Homeostasis of Plants under Environmental Changes. **Plants**, v. 2, p. 473-488, 2013.
- BHARGAVA, S.; SAWANT, K. Drought stress adaptation: Metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, v. 132, n. 1, p. 21-32, 2013. ISSN 0179-9541.
- BLUM, A.; SULLIVAN, C. Y. The Comparative Drought Resistance of Landraces of Sorghum and Millet From Dry and Humid Regions. **Annals of Botany**, v. 57, n. 6, p. 835-846, 1986. ISSN 0305-7364. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087168> >.
- BLUMENTHAL, D. M. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. **Ecology Letters**, v. 9, p. 887-895, 2006.
- BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist**, v. 162, n. 3, p. 671-681, 2004. ISSN 0028-646X.
- BRADFORD, M. M. Rapid and quantitative method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Anal. Biochem**, v. 72, p. 284-252, 1976.
- BRIGHT, J. et al. ABA-induced NO generation and stomatal closure in Arabidopsis are dependent on H₂O₂ synthesis. **The Plant Journal**, v. 45, n. 1, p. 113-122, 2006/01/01 2006. ISSN 0960-7412. Disponível em: < <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02615.x> >. Acesso em: 2018/12/19.
- BRUCE, T. J. A. et al. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v. 173, n. 6, p. 603-608, 2007.
- BUCHANAN-WOLLASTON, V. The molecular biology of leaf senescence. **Journal of Experimental Botany**, v. 48, n. 307, p. 181-199, 1997.
- CAKMAK, I.; HORST, W. J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiol. Plant**, v. 83, p. 463-68, 1991.
- CAMARGO-BORTOLIN, L. H. G. D. et al. Autonomy and network modulation of photosynthesis and water relations of Coffea arabica in the field. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 2, p. 141-151, 2008. ISSN 1677-0420. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202008000200006> >.
- CAMPBELL, G. S.; NORMAN, J. M. **Introduction to environmental biophysics**. 2nd ed. New York: 1998, 1998.
- CATFORD, J. A.; JANSSON, R.; NILSSON, C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. **Diversity and Distributions**, v. 15, p. 22-40, 2009.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. **Ann Bot**, v. 103, n. 4, p. 551-560, 2009.

CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 407, p. 2365-2384, 2004.

CHAVES, M. M. et al. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. **Ann Bot**, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

CHOWTIVANNAKUL, P.; SRICHAIKUL, B.; TALUBMOOK, C. Antidiabetic and antioxidant activities of seed extract from *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. **Agriculture and Natural Resources**, v. 50, n. 5, p. 357-361, 9// 2016. ISSN 2452-316X. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2452316X16302447> >.

COCHARD, H. et al. Unraveling the Effects of Plant Hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in Walnut. **Plant Physiology**, v. 128, p. 282-290, 2002.

COLAUTTI, R. I.; MACISAAC, H. J. A neutral terminology to define 'invasive' species. **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 2, p. 135-141, 2004. ISSN 1472-4642. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x> >.

COLAUTTI, R. I.; MACISSAC, H. J. A neutral terminology to define 'invasive' species. **Diversity and distributions** v. 10, p. 135-141, 2004.

CORNIC, G.; MASSACCI, A. Leaf photosynthesis under drought stress. In: BAKER, N. R. (Ed.). **Photosynthesis and the Environment**. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 2004.

COSTA, J. N. M. N.; DURIGAN, G. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae): Invasora ou ruderal? **Rev. Árvore vol.34 no.5 Viçosa Sept./Oct. 2010**, v. 34, n. 5, p. 825-833, 2010.

CRAWLEY, M. J.; HARVEY, P. H.; PURVIS, A. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, v. 351, p. 1251-1259, 1996.

D'OTTAVIANO, I. M. L.; BRESCIANI FILHO, E. Auto-organização e criação. **Revista Multiciência**, v. 3, p. 1-23, 2004.

DAMINELLI, D. S. C.; SOUZA, G. M. A cognição como um processo auto-organizado e auto-referente em sistemas complexos adaptativos. In: (Ed.). **Auto-Organização: estudos interdisciplinares**. Campinas: UNICAMP/CLE, v.58, 2008.

DAR, N. A. et al. Absciscic acid: A key regulator of abiotic stress tolerance in plants. **Plant Gene**, v. 11, p. 106-111, 2017. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.plgene.2017.07.003> >.

DAVIS, M. A.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **J. Ecol**, v. 88, p. 528-534, 2000.

DGHIM, F. et al. Physiological and biochemical changes in *Periploca angustifolia* plants under withholding irrigation and rewatering conditions. **South African Journal of Botany**, v. 114, p. 241-249, 2018. Disponível em: < <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.11.007> >.

DIAS, M. C. et al. Chlorophyll fluorescence and oxidative stress endpoints to discriminate olive cultivars tolerance to drought and heat episodes. **Scientia Horticulturae**, v. 231, p. 31-35, 2018/01/27/ 2018. ISSN 0304-4238. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304423817307203> >.

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: Energy metabolism and antioxidative stress defense. **Plant Science**, v. 182, p. 29-41, 1// 2012. ISSN 0168-9452. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168945211000379> >.

DRUMOND, M. A.; RIBASKI, J. Leucena (*Leucaena leucocephala*): leguminosa de uso múltiplo para o semiárido brasileiro. **Embrapa Semiárido**, v. 142, p. 1-8, 2010.

DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Anal. Chem**, v. 28, p. 350-356, 1956.

ENGELBRECHT, B. M. J.; KURSAR, T. A. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. **Oecologia**, v. 136, n. 3, p. 383-393, 2003. ISSN 0029-8549.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blusher, 2000. 293.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1992. 176.

FANG, Y.; XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cell Mol Life Sci**, v. 72, n. 4, p. 673-89, Feb 2015. ISSN 1420-682x

FICETOLA, G. T.; THUILLER, W.; MIAUND, C. Prediction and validation of the potencial global distribution of a problematic alien invasive species – the American bullfrog. **Diversity and Distributions**, v. 13, p. 476-485, 2007.

FIGUEIREDO, K. V. et al. Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 6, p. 108-108, 2015. Disponível em: < <http://link.springer.com/10.1007/s11738-015-1855-2> >.

FIGUEIREDO, K. V. et al. Epicuticular-wax removal influences gas exchange and water relations in the leaves of an exotic and native species from a Brazilian semiarid region under induced drought stress. **Australian Journal of Botany**, v. 60, n. 8, p. 685-692, 2012.

FILIPPOU, P.; ANTONIOU, C.; FOTOPOULOS, V. Effect of drought and rewatering on the cellular status and antioxidant response of *Medicago truncatula* plants. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 2, p. 270-277, 2011. Disponível em: < <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3121988/> >.

FINI, A. et al. Water relations, growth, and leaf gas exchange as affected by water stress in *Jatropha curcas*. **Journal of Arid Environments**, v. 89, p. 21-29, 2013. ISSN 0140-1963. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0140196312002674> >.

FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress Memory and the Inevitable Effects of Drought: A Physiological Perspective. **Frontiers in plant science**, v. 7, n. 143, p. 1-6, 2016.

FLEXAS, J. et al. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. **Plant Science**, v. 193-194, p. 70-84, 2012. ISSN 0168-9452. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.05.009> >.

FLEXAS, J. et al. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 8, p. 2361-2377, May 1, 2009. Disponível em: < <http://jxb.oxfordjournals.org/content/60/8/2361.abstract> >.

FROSI, G. et al. Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. **Acta Botanica Brasilica**, p. 0-0, 2017. ISSN 0102-3306. Disponível em: < http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0102-33062017005003101&nrm=iso >.

FROSI, G. et al. Ecophysiological performance of *Calotropis procera*: an exotic and evergreen species in Caatinga, Brazilian semi-arid. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, n. 2, p. 335-344, 2013/02/01 2013. ISSN 0137-5881. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1007/s11738-012-1076-x> >.

GALMÉS, J. et al. Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*. **Plant, cell & environment**, v. 34, n. 2, p. 245-60, 2011.

GHOLAMI, M.; RAHEMI, M.; RASTEGAR, S. Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (*Ficus carica* L.). **Sci Horticulture-Amsterdam**, v. 143, n. 1, p. 7-14, 2012.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiol Biochem**, v. 48, n. 12, p. 909-930, 2010.

GISP. **Programa Global de Espécies Invasoras: América do Sul Invasida**. 2005. ISBN 9788578110796.

GOODWIN, B. J.; MCALLISTER, A. J.; FAHRIG, L. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. **Conservation Biology**, v. 13, p. 422-426, 1999.

GORAI, M. et al. Rapid recovery of photosynthesis and water relations following soil drying and re-watering is related to the adaptation of desert shrub *Ephedra alata* subsp. *alata* (Ephedraceae) to arid environments. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 113-121, 2015. ISSN 0098-8472. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847214002251> >.

HANSON, A. D.; HITZ, W. D. Metabolic Responses of Mesophytes to Plant Water Deficits. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, n. 1, p. 163-203, 1982/06/01 1982. ISSN 0066-

4294. Disponível em: < <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001115> >. Acesso em: 2018/08/20.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. C. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiol**, v. 84, p. 450-455, 1987.

HAYES, K. R.; BARRY, S. C. Are there any consistent predictors of invasion success? **Biological Invasions**, v. 10, p. 483-506, 2008.

HESSINI, K. et al. **Drought stress obliterates the preference for ammonium as an N source in the C4 plant *Spartina alterniflora***. Elsevier GmbH., 2017. 98-107 ISBN 0535791976. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2017.03.003> >.

HOBBS, R. J.; HUMPHRIES, S. E. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. **Conservation Biology**, v. 9, p. 761-770, 1995.

HOQUE, M. A. et al. Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells. **Journal of Plant Physiology**, v. 165, n. 8, p. 813-824, 2008. ISSN 0176-1617.

HULME, P. E. Beyond control; wider implication for the management of biological invasions. **Journal of Applied Ecology**, v. 43, p. 835-847, 2006.

HURKA, H.; BLEEKER, W.; NEUFFER, B. Evolutionary processes associated with biological invasions in the Brassicaceae. **Biological Invasions**, v. 5, p. 281-292, 2003.

INSTITUTO HÓRUS. Base de dados nacional de espécies exóticas invasoras I3N Brasil. Florianópolis – SC, 2018. Disponível em: < <http://i3n.institutohorus.org.br/www> >. Acesso em: 25/05/2018.

JENKS, A.; ASHWORTH, E. N. Plant Epicuticular Waxes: Function, production and genetics. **Horticultural Reviews**, v. 23, p. 68-68, 1999. ISSN 9780471254454.

JIA, J. et al. Effects of drought and salt stresses on growth characteristics of euhalophyte *Suaeda salsa* in coastal wetlands. **Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C**, v. 103, p. 68-74, 2018/02/01/ 2018. ISSN 1474-7065. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1474706516301516> >.

KEANE, R. M.; CRAWLEY, M. J. Exotic plant invasions and the enemy-release hypothesis. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 164-170, 2002.

KEUNEN, E. et al. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. **Plant Cell Environ**, v. 36, p. 1242-1255, 2013. ISSN 1365-3040. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12061> >.

KIM, T. H. et al. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Absciscic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 61, n. 1, p. 561-591, 2010. ISSN 1543-5008. Disponível em: < <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-arplant-042809-112226> >.

KIMBERLING, D. N. Lessons From History: Predicting Successes and Risks of Intentional Introductions for Arthropod Biological Control. **Biological Invasions**, v. 6, n. 3, p. 301-318,

2004. ISSN 1573-1464. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1023/B:BINV.0000034599.09281.58> >.

KOLAR, C. S.; LODGE, D. M. Progress in invasion biology: Predicting invaders. **Trends Ecol Evol**, v. 16, p. 199-204, 2001.

KOOYERS, N. J. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. **Plant Science**, v. 234, p. 155-162, 2015. ISSN 0168-9452. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.02.012> >.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses. v. 68, n. 2, p. 270-334, 2002.

KRASAVINA, M. S.; BURMISTROVA, N. A.; RALDUGINA, G. N. Chapter 11 - The Role of Carbohydrates in Plant Resistance to Abiotic Stresses. In: AHMAD, P. e RASOOL, S. (Ed.). **Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance**. San Diego: Academic Press, 2014. p.229-270. ISBN 978-0-12-800876-8.

KUMAR, A.; VERMA, J. P. Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review? **Microbiological Research**, v. 207, n. October 2017, p. 41-52, 2018. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2017.11.004> >.

KUMAR, M. S. S. et al. Role of phytosterols in drought stress tolerance in rice. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 96, p. 83-89, 2015. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.07.014> >.

LAKE, J. L.; LEISHMAN, M. R. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. **Biological Conservation**, v. 117, p. 215-226, 2004.

LAWLOR, D. W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 275-294, 2002.

LEÃO, T. C. C. et al. **Espécies Exóticas Invasoras no Nordeste do Brasil: Contextualização, Manejo e Políticas Públicas**. Recife-PE: 2011.

LECOEUR, J.; SINCLAIR, T. R. Field Pea Transpiration and Leaf Growth in Response to Soil Water Deficits. **Crop Science**, v. 36, n. 2, p. 331-335, 1996. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600020020x> >.

LEE, B. R. et al. Water-deficit accumulates sugars by starch degradation--not by de novo synthesis--in white clover leaves (*Trifolium repens*). **Physiol Plant**, v. 134, n. 3, p. 403-11, Nov 2008. ISSN 0031-9317.

LEVINE, J. M.; ADLER, P. B.; YELENIK, S. G. A meta-analysis of biotic resistance to exotic pant invasions. **Ecology Letters**, v. 7, p. 975-989, 2004.

LEY MOY, N. G. et al. Absciscic acid perception and signaling: Structural mechanisms and applications. **Acta Pharmacologica Sinica**, v. 35, n. 5, p. 567-584, 2014. ISSN 1671-4083. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1038/aps.2014.5> >.

LICHTENTHALER, H. K. The stress concept in plants: An introduction. **Journal of Plant Physiology**, v. 148, n. 1, p. 4-14, 1996. Disponível em: < [http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80287-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80287-2) >.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. **Curr. Protoc. Food Anal. Chem**, v. F4.3, p. 1-8, 2001.

LIMA, C. S. et al. Antioxidant protection and PSII regulation mitigate photo-oxidative stress induced by drought followed by high light in cashew plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 149, n. February, p. 59-69, 2018. Disponível em: < <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.02.001> >.

LIU, C. et al. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 2, p. 174-183, 2011/06/01/ 2011. ISSN 0098-8472. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009884721000256X> >.

LLORET, F. et al. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean island. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 512-520, 2005.

LOGAN, B. A. et al. The role of antioxidant enzymes in photoprotection. **Photosynthesis Research**, v. 88, n. 2, p. 119-132, 2006. ISSN 1112000690.

LÓPEZ, F. et al. Leucaena species valoration for biomass and paper production in 1 and 2 year harvest. **Bioresource Technology**, v. 99, n. 11, p. 4846-4853, 7// 2008. ISSN 0960-8524. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960852407007936> >.

LOWE, S. et al. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. In: (Ed.): The Invasive Species Specialist Group/Species Survival Commission/World Conservation Union IUCN, 2000.

LUCAS, M.; LAPLAZE, L.; BENNETT, M. J. Plant systems biology: network matters. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 4, p. 535-553, 2011. ISSN 1365-3040. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02273.x> >.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. B. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MACK, R. N. et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecol Appl**, v. 10, p. 689-710, 2000.

MADMONY, A. et al. Monoterpene responses to interacting effects of drought stress and infection by the fungus *Heterobasidion parviporum* in two clones of Norway spruce (*Picea abies*). **Environmental and Experimental Botany**, 2018. Disponível em: < <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847218303307> >.

MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 444, n. 2, p. 139-58, 2005. ISSN 0003-9861. Disponível em: < <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16309626> >.

MANAVALAN, L. P. et al. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. **Plant & cell physiology**, v. 50, n. 7, p. 1260-1276, 2009.

MANSUR, R. J.; CUSTODIO, N.; BARBOSA, D. C. D. **Physiological behavior of four species of young trees from the caatinga during two cycles of water stress**. 2000. 97-106.

MCCREE, K. J.; FERNÁNDEZ, C. J. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. **Crop Science**, v. 29, p. 353-360, 1989.

MEDEIROS, C. D. et al. Leaf epicuticular wax content changes under different rainfall regimes, and its removal affects the leaf chlorophyll content and gas exchanges of *Aspidosperma pyrifolium* in a seasonally dry tropical forest. **South African Journal of Botany**, v. 111, p. 267-274, 2017. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2017.03.033> >.

MHAMDI, A.; NOCTOR, G.; BAKER, A. Plant catalases: peroxisomal redox guardians. **Arch Biochem Biophys**, v. 525, n. 2, p. 181-94, Sep 15 2012. ISSN 0003-9861.

MISHRA, A.; SINGH, V. P. A review of drought concepts. **Journal of Hydrology**, v. 391, n. 1-2, p. 202-216, 2010. ISSN 0022-1694. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.07.012> >.

MITCHELL, C. E. et al. Biotic interactions and plant invasions. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 726-740, 2006/06/01 2006. ISSN 1461-023X. Disponível em: < <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x> >. Acesso em: 2018/08/20.

MOORE, S.; STEIN, W. H. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. **J Biol Chem**, v. 221, p. 907-913, 1954.

MORALES, F.; ABADÍA, J.; ABADÍA, A. Thermal Energy Dissipation in Plants Under Unfavorable Soil Conditions. In: DEMMING-ADAMS, B.; GARAB, G., *et al* (Ed.). Dordrecht: Springer Science+Business Media, v.40, 2014. p.531-550. ISBN 978-94-017-9031-4.

MORGAN, J. M. Osmoregulation and Water Stress in Higher Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 35, n. 1, p. 299-319, 1984/06/01 1984. ISSN 0066-4294. Disponível em: < <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.35.060184.001503> >. Acesso em: 2018/08/20.

MREMA, A. F.; GRANHALL, U.; SENNERBY-FORSSE, L. Plant growth, leaf water potential, nitrogenase activity and nodule anatomy in *Leucaena leucocephala* as affected by water stress and nitrogen availability. **Trees**, v. 12, n. 1, p. 42-48, 1997. ISSN 1432-2285. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1007/PL00009695> >.

MYERS, J. H. et al. Eradication revisited: dealing with exotic species. **Trends in ecology and Evolution**, v. 15, p. 316-320, 2000.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v. 22, n. 5, p. 867-880, August 1, 1981 1981. Disponível em: < <http://pcp.oxfordjournals.org/content/22/5/867.abstract> >.

NEHDI, I. A. et al. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit seed oil: Characterization and uses. **Industrial Crops and Products**, v. 52, p. 582-587, 1/ 2014. ISSN 0926-6690. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S092666901300647X> >.

NEILL, S. J.; DESIKAN, R.; HANCOCK, J. T. Hydrogen peroxide signalling. **Curr Opin Plant Biol**, v. 5, p. 388-395, 2002.

NOCTOR, G.; FOYER, C. H. ASCORBATE AND GLUTATHIONE: Keeping Active Oxygen Under Control. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 49, n. 1, p. 249-279, 1998/06/01 1998. ISSN 1040-2519. Disponível em: < <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.249> >. Acesso em: 2018/12/19.

OLIVEIRA, M. T. et al. Stress Tolerance and Ecophysiological Ability of an Invader and a Native Species in a Seasonally Dry Tropical Forest. **Plos One**, v. 9, 2014.

OLIVEIRA, M. T. et al. Seasonal variability in physiological and anatomical traits contributes to invasion success of *Prosopis juliflora* in tropical dry forest. **Tree Physiology**, v. 37, n. 3, p. 326-337, 2017. ISSN 0829-318X. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpw123> >.

ORT, D. R.; BAKER, N. R. A photoprotective role for O(2) as an alternative electron sink in photosynthesis? **Curr Opin Plant Biol**, v. 5, n. 3, p. 193-8, Jun 2002. ISSN 1369-5266 (Print)1369-5266.

OZKUR, O. et al. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, n. 3, p. 487-492, 9// 2009. ISSN 0098-8472. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009884720900080X> >.

PANDEY, V. C.; KUMAR, A. *Leucaena leucocephala*: an underutilized plant for pulp and paper production. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 60, n. 3, p. 1165-1171, 2013// 2013. ISSN 1573-5109. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1007/s10722-012-9945-0> >.

PEAK, D.; MOTT, K. A. A new, vapour-phase mechanism for stomatal responses to humidity and temperature. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 1, p. 162-178, 2011. ISSN 0140-7791.

PER, T. S. et al. Jasmonates in plants under abiotic stresses: Crosstalk with other phytohormones matters. **Environmental and Experimental Botany**, v. 145, n. November 2017, p. 104-120, 2018.

PIMENTEL, C.; HÉBERT, G.; DA SILVA, J. V. Effects of drought on O₂ evolution and stomatal conductance of beans at the pollination stage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 42, n. 2, p. 155-162, 1999. ISSN 0098-8472. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847299000301> >.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris*. **Physiologia Plantarum**, v. 106, n. 2, p. 184-189, 1999. ISSN 0031-9317. Disponível em: < <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.106206.x> >. Acesso em: 2018/08/20.

PIRES, N. M. et al. Atividade alelopática da leucena sobre espécies de plantas daninhas. **Scientia Agricola**, v. 58, n. 1, p. 61-65, 2001. ISSN 0103-9016. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162001000100011> >.

POLLE, A.; RENNENBERG, H. Field studies on Norway spruce trees at high altitudes. **New Phytologist**, v. 121, n. 1, p. 89-99, 1992. ISSN 1469-8137. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01096.x> >.

PRASAD, J. V. N. S. et al. Optimum stand density of *Leucaena leucocephala* for wood production in Andhra Pradesh, Southern India. **Biomass and Bioenergy**, v. 35, n. 1, p. 227-235, 1// 2011. ISSN 0961-9534. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0961953410002692> >.

PRATES, H. T. Controle de plantas daninhas na cultura do milho utilizando leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de wit). **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 2, n. 2, p. 36-43, maio/ago. 2003., 2003. Disponível em: < <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/handle/doc/487131> >.

PYŠEK, P. et al. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, p. 237-244, 2008.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal, 7ª edição**. Rio de Janeiro: Guanabara Joogan, 2007. 830.

REJMÁNEK, M.; RICHARDSON, D. M. What attributes make some plant species more invasive? **Ecology**, v. 77, p. 1655-1661, 1996.

RICHARDSON, D. M.; PYŠEK, P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. **Progress in Physical Geography**, v. 30: 409-431., 2006.

RICHARDSON, D. M. et al. Naturalization and invasions of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and Distributions**, v. 6, p. 93-107, 2000.

RISTIC, Z.; JENKS, M. A. Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration avoidance. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, n. 6, p. 645-651, 2002. ISSN 0176-1617.

RIVAS, R. et al. Drought tolerance in cowpea species is driven by less sensitivity of leaf gas exchange to water deficit and rapid recovery of photosynthesis after rehydration. **South African Journal of Botany**, v. 103, p. 101-107, 3// 2016. ISSN 0254-6299. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0254629915003920> >.

RIVAS, R. et al. Photosynthetic limitation and mechanisms of photoprotection under drought and recovery of *Calotropis procera*, an evergreen C3 from arid regions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 118, p. 589-599, 2017. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.07.026> >.

RIVAS, R.; OLIVEIRA, M. T.; SANTOS, M. G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. **Plant Physiol. Biochem**, v. 63, p. 200-208, 2013.

SANTOS, M. G. et al. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus application in *Phaseolus vulgaris* L. under drought. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, p. 171-179, 2004. ISSN 1677-0420.

SAPETA, H. et al. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 85, p. 76-84, 1// 2013. ISSN 0098-8472. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847212001724> >.

SATO, A. M. et al. The use of network analysis to uncover homeostatic responses of a drought-tolerant sugarcane cultivar under severe water deficit and phosphorus supply. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, n. 6, p. 1145-1151, 2010// 2010. ISSN 1861-1664. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1007/s11738-010-0506-x> >.

SGHERRI, C. L. M.; MAFFEI, M.; NAVARI-IZZO, F. Antioxidative enzymes in wheat subjected to increasing water deficit and rewatering. **Journal of Plant Physiology**, v. 157, n. 3, p. 273-279, 2000. Disponível em: < [http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80048-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80048-6) >.

SHARMA, S. S.; DIETZ, K. J. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 4, p. 711-726, 2006. ISSN 0022-0957.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **J Botany**, v. 2012, p. 1-26, 2012.

SHEPHERD, G. J. **FITOPAC. Versão 2.1**. Campinas, SP: Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP 2010.

SHER, A. A.; HYATT, L. A. The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: A New Framework for Patterns of Plant Invasion. **Biological Invasions**, v. 1, n. 2, p. 107-114, 1999. ISSN 1573-1464. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1023/A:1010050420466> >.

SILVA, E. C. et al. Physiological responses to salt stress in young umbu plants. **Environ Exp Bot**, v. 63, p. 147-157, 2008.

SILVA, E. N. et al. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **J Plant Physiol**, v. 167, n. 14, p. 1157-1164, 2010.

SINGH, M. et al. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. **Reviews in Environmental Science and Biotechnology**, v. 14, n. 3, p. 407-426, 2015.

SIVACI, A. Seasonal changes of total carbohydrate contents in three varieties of apple (*Malus sylvestris* Miller) stem cuttings. **Scientia Horticulturae**, v. 109, n. 3, p. 234-237, 2006.

SOUZA, B. D. et al. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. **Acta Physiol Plant**, v. 32, n. 2, p. 235-244, 2010.

SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Sistemas complexos: novas formas de ver a Botânica. **Brazilian Journal of Botany**, v. 27, p. 407-419, 2004. Disponível em: < http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0100-84042004000300002&lng=en&nrm=iso&tlng=en >.

SOUZA, G. M.; MANZATTO, A. G. Hierarquia auto-organizada em sistemas biológicos. In: D'OTTAVIANO, I. M. L., GONZALES, M.E.Q. (Ed.). **Auto-organização: estudos interdisciplinares**. . Campinas: Coleções CLE, v.30, 2000. p.153-173.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F. Estabilidade e complexidade em sistemas biológicos. In: SOUZA, G. M., D'OTTAVIANO, I.M.L., GONZALES, M.E.Q. (Ed.). **Auto-organização: estudos interdisciplinares**. Campinas: Coleções CLE, v.38, 2004. p.123-136.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; CARDOSO, V. J. M. Temporal dynamics of stomatal conductance of plants under water deficit: can homeostasis be Improved by more complex dynamics? **Braz Arch Biol Technol**, v. 47, n. 3, p. 423-431, 2004.

SOUZA, G. M.; PINCUS, S. M.; MONTEIRO, J. A. F. The complexity-stability hypothesis in plant gas exchange under water deficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 17, n. 5, p. 363-373, 2005a.

SOUZA, G. M. et al. Toward a systemic plant physiology. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 28, n. 4, p. 341-346, 2016. ISSN 2197-0025. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1007/s40626-016-0071-9> >.

SOUZA, G. M. et al. Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 1, p. 47-59, 2005b. Disponível em: < http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-84042005000100005&lng=en&nrm=iso&tlng=en >.

SOUZA, G. M. et al. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. **Ecological Complexity**, v. 6, n. 1, p. 15-26, 3// 2009. ISSN 1476-945X. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1476945X08000536> >.

STOHLGREN, T. J. et al. Exotic plants species invade hot spots of native plant diversity. **Ecological monographs**, v. 69, p. 25-46, 1999.

SUBBARAO, G. V. et al. Strategies for Improving Drought Resistance in Grain Legumes. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 14, n. 6, p. 469-523, 1995/01/01 1995. ISSN 0735-2689. Disponível em: < <https://doi.org/10.1080/07352689509701933> >.

SUTHERLAND, S. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. **Oecologia**, v. 141, p. 24-39, 2004.

SYAMSUDIN; SUMARNY, R.; SIMANJUNTAK, P. Antidiabetic Activity of Active Fractions of Leucaena Leucocephala (lmk) Dewit Seeds in Experiment Model Antidiabetic Activity of Active Fractions of Leucaena Leucocephala (lmk) Dewit Seeds in Experiment Model. **European Journal of Scientific Research**, v. 43, n. 3, p. 384-391, 2010.

SZABADOS, L.; SAVOURE, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends Plant Sci**, v. 15, n. 2, p. 89-97, Feb 2010. ISSN 1360-1385.

TALBI, S. et al. Drought tolerance in a Saharian plant Oudneya africana: Role of antioxidant defences. **Environmental and Experimental Botany**, v. 111, p. 114-126, 3// 2015. ISSN

- 0098-8472. Disponível em: <
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847214002561> >.
- TAKAHASHI, S.; BADGER, M. R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. **Trends Plant Sci**, v. 16, n. 1, p. 53-60, Jan 2011. ISSN 1360-1385.
- TALUBMOOK, C.; BUDDHAKALA, N. Hypoglycemic and Hypolipidemic Properties of Leaf Extracts from *Phyllanthus acidus* (L.) Induced Diabetic Rats. **International Journal of BioSciences**, v. 2, n. 2, 2013.
- TELES, M. M. et al. Métodos para quebra da dormência em sementes de leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, n. 2, p. 387-391, 2000.
- THAPA, G. et al. An insight into the drought stress induced alterations in plants. **Biologia Plantarum**, v. 55, n. 4, p. 603, 2011// 2011. ISSN 1573-8264. Disponível em: <
<http://dx.doi.org/10.1007/s10535-011-0158-8> >.
- TOSCANO, S. et al. Responses of Mediterranean ornamental shrubs to drought stress and recovery. **Scientia Horticulturae**, v. 178, p. 145-153, 10/23/ 2014. ISSN 0304-4238. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030442381400452X> >.
- TOUNEKTI, T. et al. Water relations and photo-protection mechanisms during drought stress in four coffee (*Coffea arabica*) cultivars from southwestern Saudi Arabia. **South African Journal of Botany**, v. 117, p. 17-25, 2018. Disponível em: <
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.04.022> >.
- TURNER, N. C. Adaptation to Water Deficits: a Changing Perspective. **Functional Plant Biology**, v. 13, n. 1, p. 175-190, 1986. Disponível em: < <https://doi.org/10.1071/PP9860175> >.
- UZILDAY, B. et al. Comparision of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynadra* (C₄) and *Cleome spinosa* (C₃) under drought stress. **Plant Sci**, v. 182, n. 1, p. 59-70, 2012.
- VAN DEN ENDE, W.; EL-ESAWI, S. K. Sucrose signaling pathways leading to fructan and anthocyanin accumulation: A dual function in abiotic and biotic stress responses? **Environmental and Experimental Botany**, v. 108, p. 4-13, 2014/12/01/ 2014. ISSN 0098-8472. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847213001536> >.
- VIEIRA, E. A. et al. Physiological and biochemical changes attenuate the effects of drought on the Cerrado species *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. **Plant Physiol Biochem**, v. 115, p. 472-483, Jun 2017. ISSN 0981-9428.
- VITOUSEK, P. M. Biological invasions and ecosystem processes: towards and integration of population biology and ecosystem studies. **Oikos**, v. 57, p. 7-13, 1990.
- VITOUSEK, P. M. et al. Introduced species: a significant component of human-caused global change. **New Zeland Journal of Ecology** v. 21, p. 1-16, 1997.

VON BERTALANFFY, L. **General system theory: foundations, development, applications.** G. Braziller, 1968. Disponível em: < <https://books.google.com.br/books?id=5mVQAAAAMAAJ> >.

WALTER, J. et al. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. **Environmental Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 34-40, 2011.

WILLIAMS, A. P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 3, p. 292-297, 2013. ISSN 1758-678X. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1693> >.

WILLIAMSON, M.; FITTER, A. The characters of successful invaders. **Biological Conservation**, v. 78, p. 163-170, 1996.

WRIGHT, S. T. Tropical forest in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, p. 553-560, 2005.

XAVIER, T. M. T.; MORENO, M. R. **Prejuízos Causados pelas Espécies Exóticas Invasoras na Floresta Nacional de Pacotuba.** XII Encontro Latino Americano de Iniciação Científica e VIII Encontro Latino Americano de Pós-Graduação Universidade do Vale do Paraíba: 1-2 p. 2008.

YAMAGUCHI, T.; BLUMWALD, E. Developing salt-tolerant crop plants : challenges and opportunities. v. 10, n. 12, 2005.

YAN, W.; ZHONG, Y.; SHANGGUAN, Z. Responses of different physiological parameter thresholds to soil water availability in four plant species during prolonged drought. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 247, n. August, p. 311-319, 2017. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.08.017> >.

ZEGAOUI, Z. et al. Variation in relative water content, proline accumulation and stress gene expression in two cowpea landraces under drought. **Journal of Plant Physiology**, v. 218, p. 26-34, 2017. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2017.07.009> >.

ZHAO, J. et al. Physiological response of four wolfberry (*Lycium* Linn.) species under drought stress. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 17, n. 3, p. 603-612, 2018/03/01/ 2018. ISSN 2095-3119. Disponível em: < <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2095311917617544> >.

APÊNDICE A – FIGURAS E TABELAS

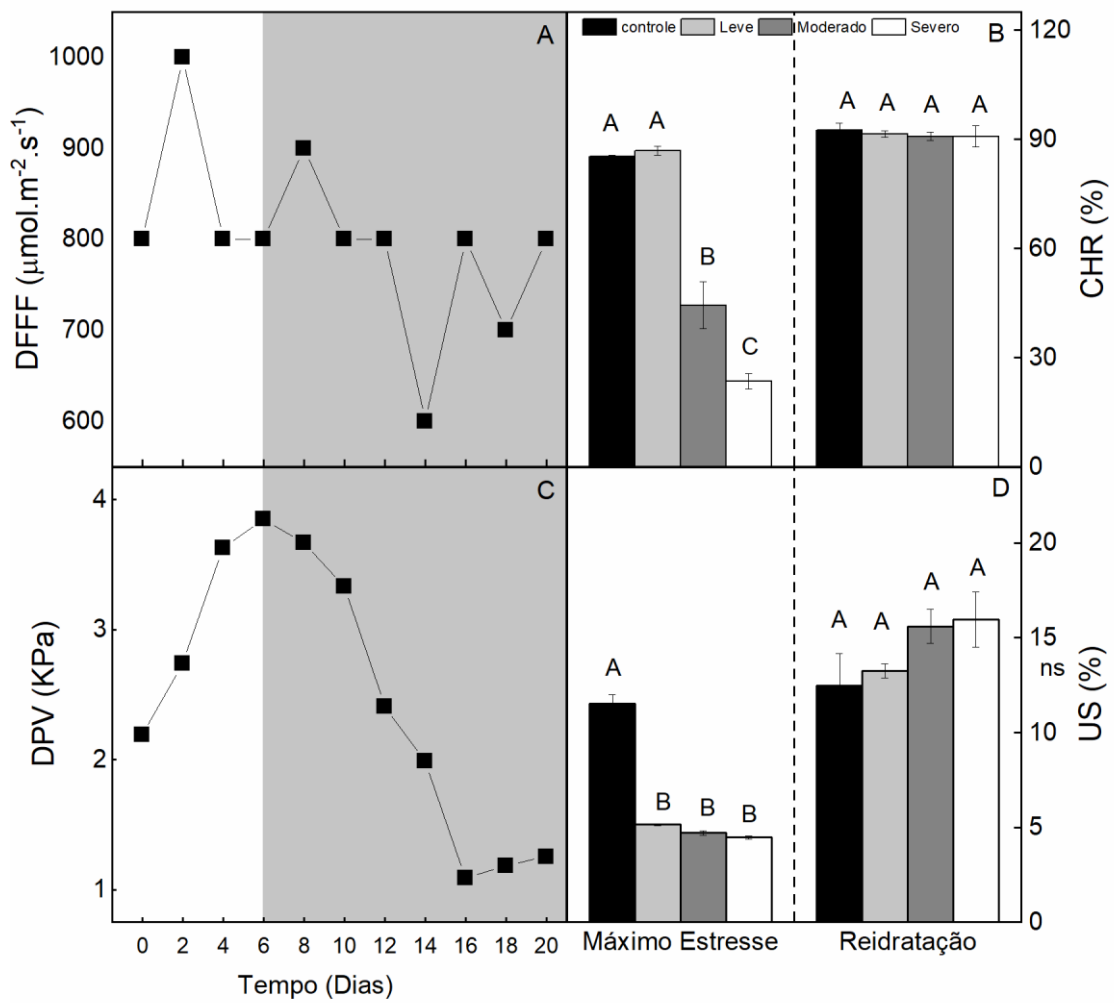


Figura 3. Condições ambientais em plantas jovens da espécie *Leucaena leucocephala* em condições de déficit hídrico: (A) Densidade do fluxo de fótons fotossintetizantes (DFFF), (B) Conteúdo hídrico relativo foliar (CHR), (C) déficit de pressão de vapor (DPV) e (D) Umidade do solo (US). Área cinza representa o período da reidratação (A, C). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm \text{EP}$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

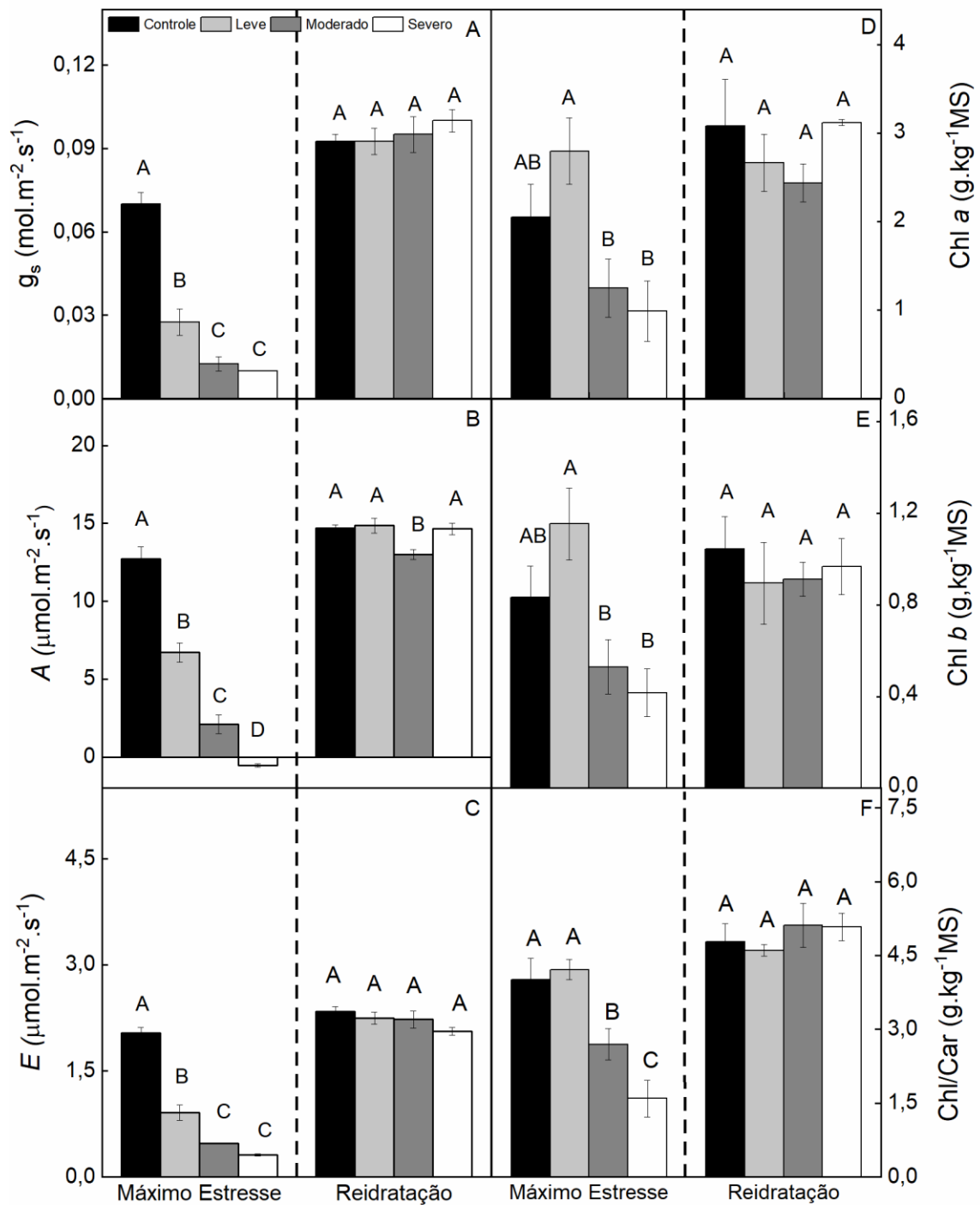


Figura 4. Parâmetros fotossintéticos de *Leucena leucocephala* em condições de déficit hídrico: (A) Condutância estomática (g_s), (B) assimilação líquida de CO_2 (A), (C) transpiração foliar (E), (D) Clorofila a (chl a), (E) Clorofila b (chl b) e (F) relação clorofilas e carotenoides (chl/car). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm \text{EP}$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

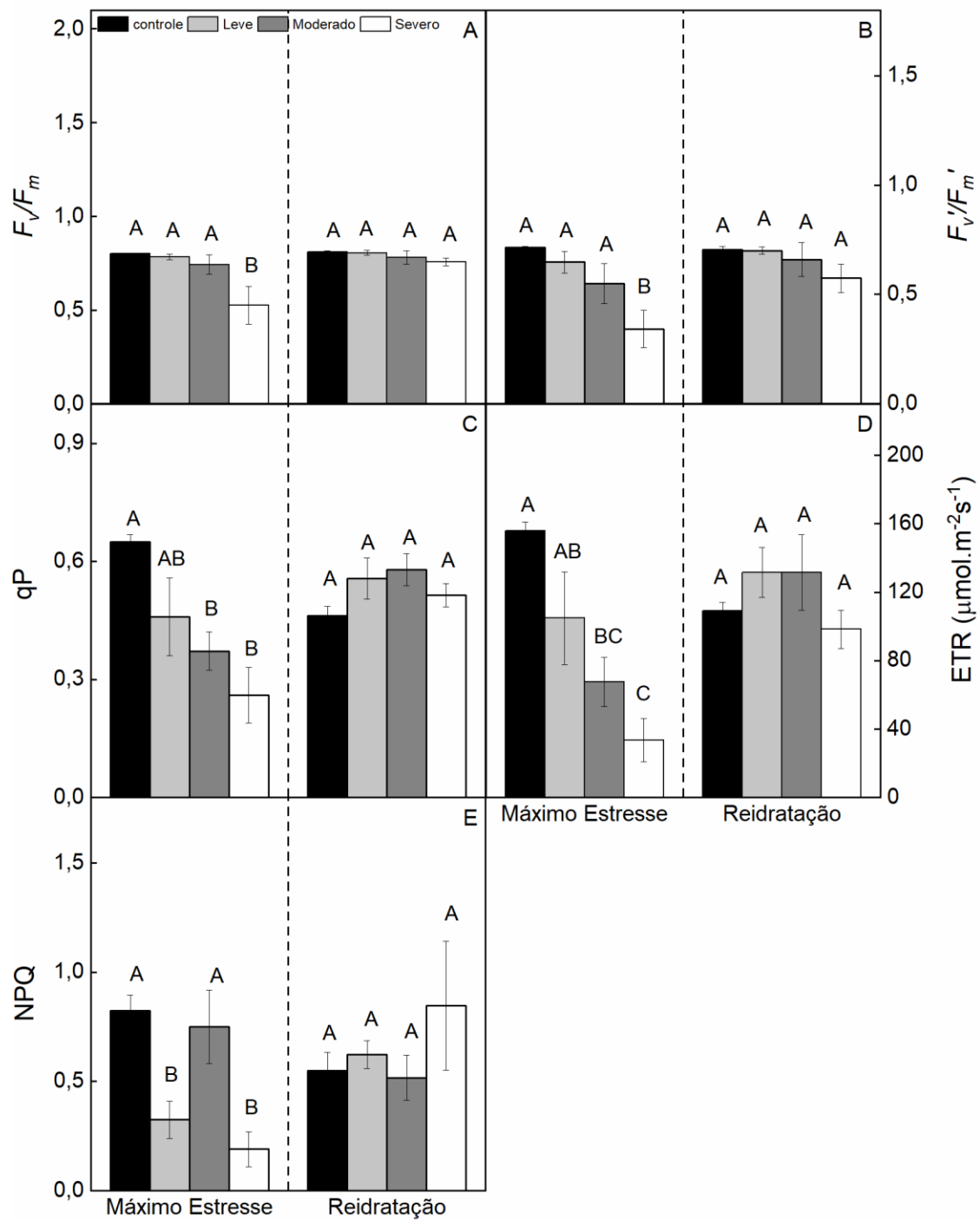


Figura 5. Fluorescência da clorofila a em plantas de *Leucaena leucocephala* em condições de déficit hídrico: (A) Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), (B) eficiência máxima do PSII à luz (F_v'/F_m'), (C) quenching fotoquímico (qP), (D) taxa de transporte de elétrons (ETR) e (E) quenching não-fotoquímico (NPQ). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm \text{EP}$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

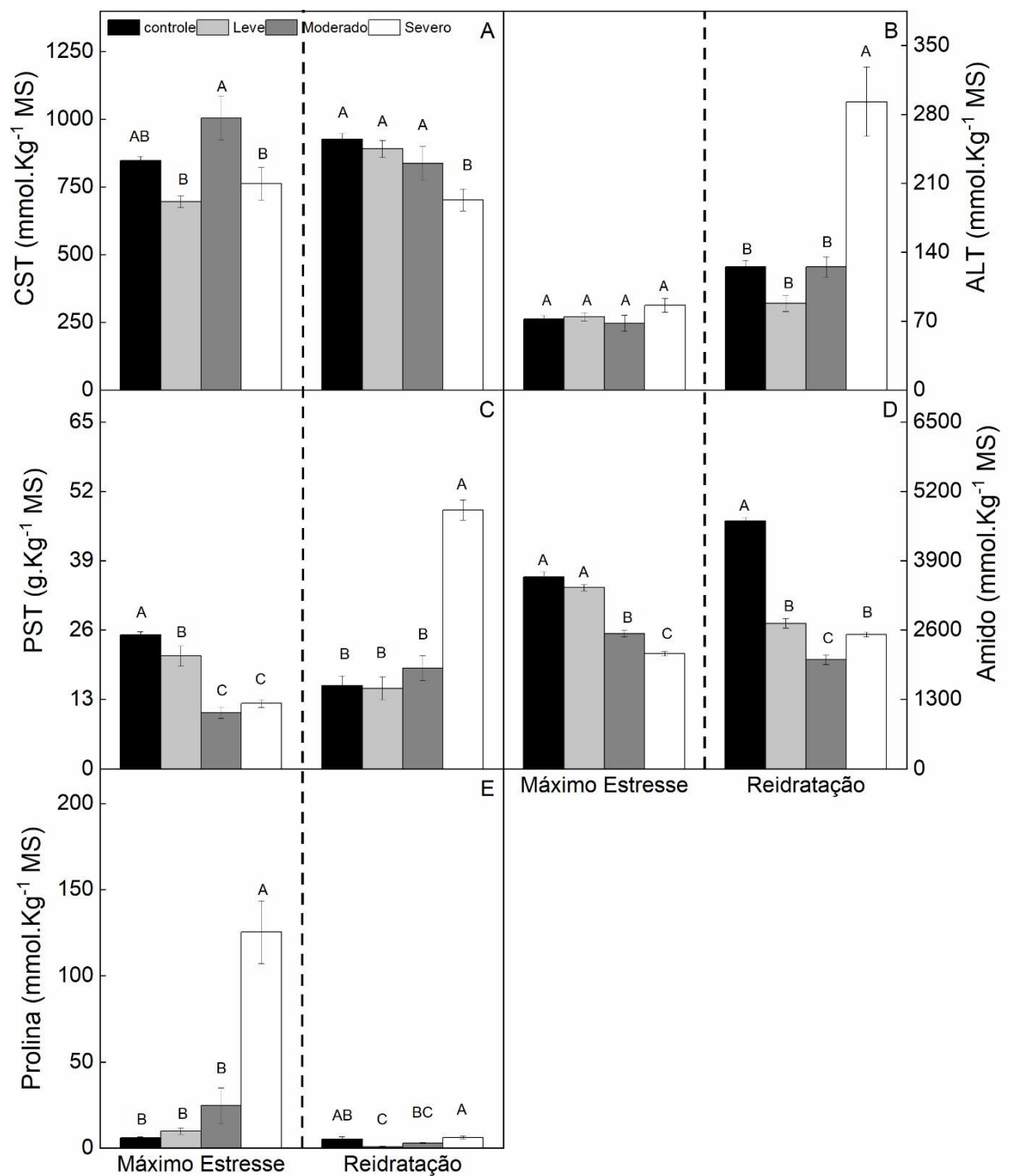


Figura 6. Concentração de solutos orgânicos em plantas de *Leucaena leucocephala* em condições de déficit hídrico: (A) Carboidratos solúveis totais (CST), (B) Aminoácidos livres totais (Walter et al.), (C) proteínas solúveis totais, (D) Amido e (E) prolina. Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

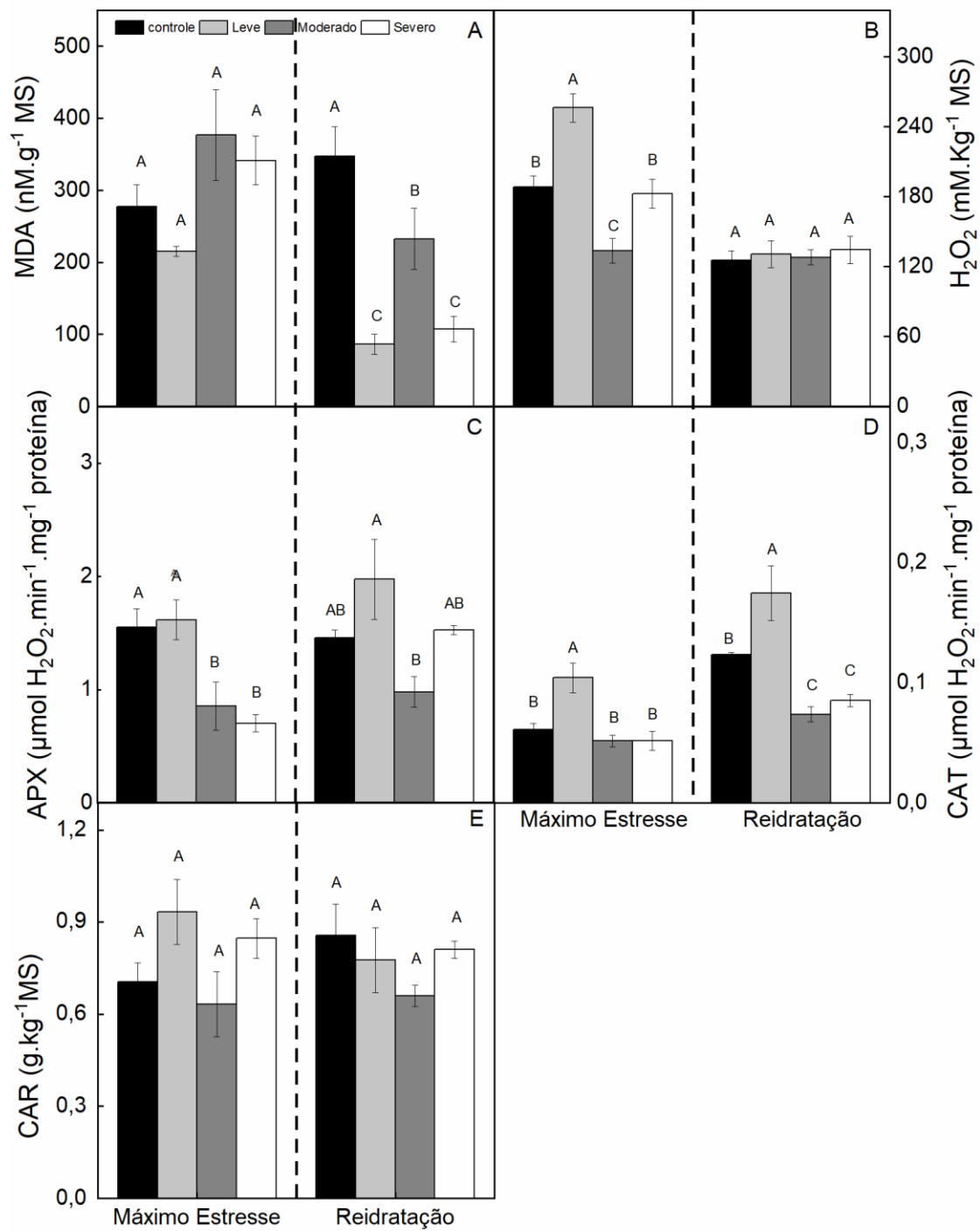


Figura 7. Compostos referentes ao módulo antioxidante em *Leucaena leucocephala* em condições de déficit hídrico: (A) Dialdeído Malônico (MDA), (B) Peróxido de Hidrogênio (H₂O₂), (C) Ascorbato peroxidase (APX), (D) Catalase (CAT), (E) Carotenoides (CAR). Valores representam o valor médio para as réplicas experimentais ($n = 4 \pm EP$) e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

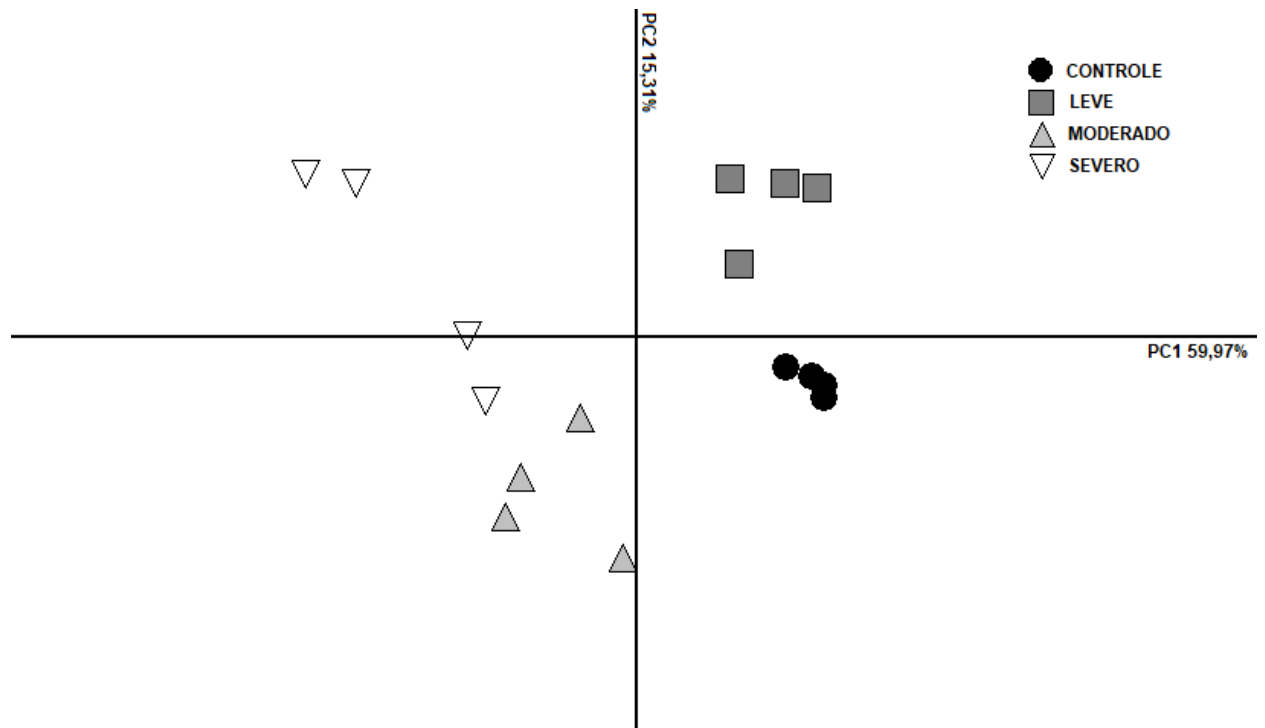


Figura 8. Análise de componentes principais baseado nos parâmetros fisiológicos de *Leucaena leucocephala* sob diferentes níveis hídricos em casa de vegetação, no máximo estresse.

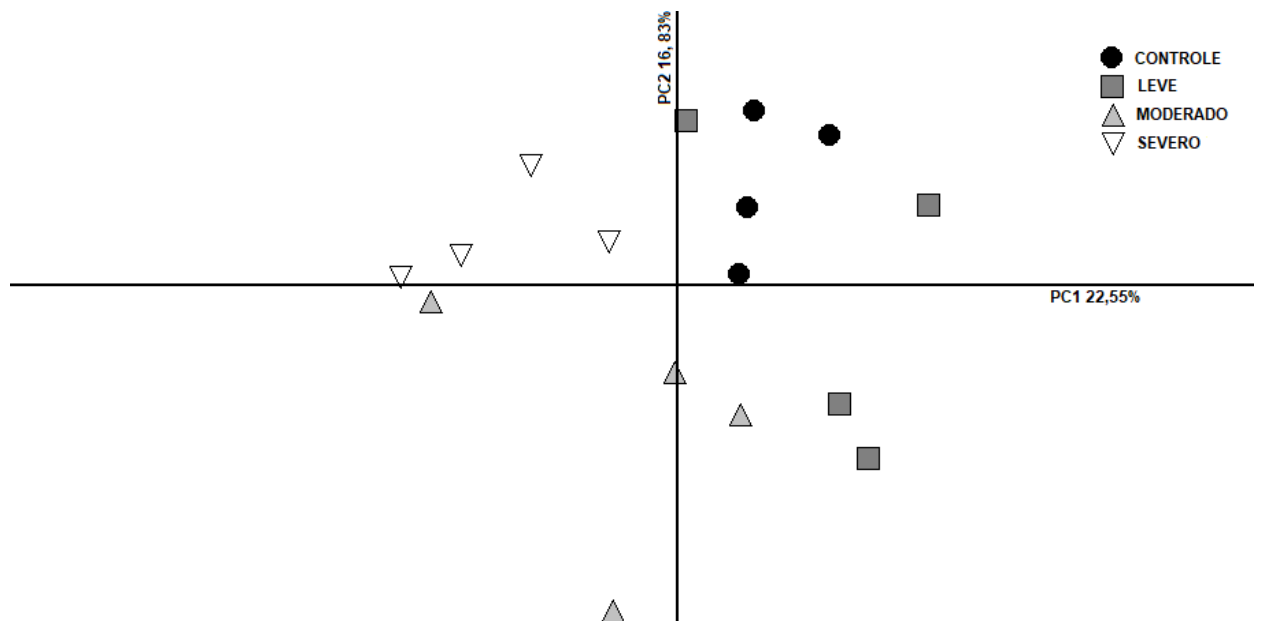


Figura 9. Análise de componentes principais baseado nos parâmetros fisiológicos de *Leucaena leucocephala* sob diferentes níveis hídricos em casa de vegetação, após a reidratação.

Tabela 1. Conectância global (Cg) dos módulos: Fotossintético (FS), Fotoquímico (FQ), Osmótico (OS), Antioxidante (AO), links entre módulos e a conectância global total (Cg_{total}) da rede fisiológica em *Leucaena leucocephala* para diferentes níveis hídricos no período do máximo estresse. Valores com destaque (*) representam nível de significância p<0.05.

Rede	Correlação	Controle		Leve		Moderado		Severo	
		r	Z	r	Z	r	Z	r	Z
FS	gs -A	0,52	0,58	0,59	0,67	0,63	0,75	-0,88	1,38
FS	gs-E	0,89	1,43	0,99*	2,89	0,44	0,47	0,88	1,38
FS	gs-Chl/Car	0,12	0,12	-0,47	0,51	0,24	0,24	-0,10	0,10
FS	Chla-A	-0,14	0,14	0,07	0,07	0,16	0,16	0,39	0,41
FS	ChlA-Chl/Car	0,96*	2,01	0,70	0,88	0,93	1,69	0,98*	2,30
FS	Chlb-Chl/Car	0,90	1,48	0,61	0,71	0,87	1,31	0,97*	2,13
FS	Chlb-A	-0,25	0,25	0,15	0,15	0,24	0,24	0,19	0,20
FS	Chl/Car-A	0,02	0,02	-0,38	0,40	-0,13	0,13	0,29	0,30
FS	E-Chl/Car	-0,31	0,32	-0,47	0,51	0,62	0,72	0,30	0,31
FS	E-A	0,66	0,79	0,67	0,81	-0,39	0,42	-0,81	1,12
FS	Chla-Chlb	0,98*	2,30	0,99*	2,79	0,99*	2,48	0,98*	2,27
FS-OS	E-Amido	-0,79	1,07	-0,01	0,01	0,24	0,24	-0,18	0,18
FS-OS	E-PST	-0,65	0,78	0,35	0,36	0,55	0,62	0,89	1,43
FS-OS	E-Prolina	-0,94	1,74	-0,98*	2,38	0,05	0,05	-0,53	0,59
FS-OS	E-CHR	-0,96*	1,95	0,81	1,13	1,00*	3,88	0,18	0,18
FS-OS	gs-Amido	-0,48	0,52	-0,10	0,10	-0,27	0,28	-0,60	0,70
FS-OS	gs-PST	-0,29	0,30	0,26	0,27	-0,28	0,29	1,00*	3,83
FS-OS	gs-Prolina	-0,88	1,38	-0,99*	2,93	-0,38	0,41	-0,86	1,29
FS-OS	A-PST	-0,84	1,22	0,68	0,83	-0,85	1,25	-0,90	1,46
FS-OS	A-Prolina	-0,85	1,26	-0,56	0,63	-0,26	0,27	0,63	0,74
FS-OS	A-Amido	-0,31	0,32	0,64	0,76	-0,63	0,74	0,63	0,73
FS-OS	CHR-A	-0,43	0,46	-0,97*	2,09	0,92	1,56	0,32	0,33
FS-OS	Chla-Amido	0,74	0,95	-0,61	0,71	-0,59	0,67	0,93	1,64
FS-OS	Chlb-Amido	0,66	0,79	-0,59	0,68	-0,54	0,60	0,86	1,29
FS-OS	Chl/Car-Amido	0,82	1,16	-0,49	0,54	-0,53	0,59	0,84	1,22
FS-OS	CHR-gs	-0,86	1,30	-0,74	0,95	0,89	1,43	-0,67	0,81
FS-OS	PST-Chla	0,66	0,79	0,67	0,82	-0,25	0,25	-0,26	0,27
FS-OS	PST-Chlb	0,73	0,93	0,68	0,83	-0,25	0,25	-0,10	0,10
FS-OS	PST-Chl/Car	0,52	0,58	0,42	0,45	-0,11	0,11	-0,10	0,10
FS-OS	Prolina-Chl/Car	0,07	0,07	0,56	0,63	0,75	0,96	0,37	0,39
FS-OS	Chla-CHR	0,29	0,30	-0,25	0,26	0,39	0,42	0,42	0,44
FS-OS	Chlb-CHR	0,2	0,20	-0,34	0,35	0,50	0,55	0,41	0,43
FS-OS	Chl/Car-CHR	0,4	0,42	0,32	0,34	0,86	1,31	0,24	0,24

Tabela 1. Continuação

Rede	Correlação	Controle		Leve		Moderado		Severo	
		r	Z	r	Z	r	Z	r	Z
FQ	FvFm-Fv'/Fm'	0,16	0,16	-0,66	0,80	-0,64	0,76	0,50	0,55
FQ	ETR-Fv/Fm	0,48	0,53	0,63	0,75	0,33	0,35	0,84	1,22
FQ	ETR-Fv'/Fm'	0,67	0,80	0,99*	2,87	0,77	1,03	0,94	1,72
FQ	qP-Fv/Fm	0,52	0,58	0,58	0,67	-0,69	0,85	0,57	0,64
FQ	qP-Fv'/Fm'	0,48	0,52	0,99*	2,66	-0,25	0,25	0,62	0,73
FQ	qP-ETR	0,97*	2,17	1,00*	3,17	0,42	0,45	0,83	1,20
FS-FQ	A-ETR	0,42	0,44	0,24	0,25	0,17	0,17	-0,44	0,48
FS-FQ	gs-qP	0,2	0,20	0,64	0,76	0,46	0,50	0,13	0,13
FS-FQ	gs-Fv'/Fm'	0,04	0,04	0,54	0,60	0,44	0,47	0,63	0,74
FS-FQ	gs-ETR	0,18	0,18	0,63	0,74	0,73	0,94	0,39	0,41
FS-FQ	E-Fv/Fm	-0,37	0,39	-0,16	0,16	0,82	1,17	0,99*	2,92
FS-FQ	E-Fv'/Fm'	0,39	0,41	0,50	0,56	1,00*	5,32	0,92	1,57
FS-FQ	E-qP	0,6	0,69	0,61	0,72	-0,24	0,25	0,49	0,54
FS-FQ	E-ETR	0,61	0,71	0,59	0,68	0,78	1,04	0,78	1,04
FS-FQ	A-Fv/Fm	-0,41	0,44	0,81	1,13	0,82	1,15	0,80	1,09
FS-FQ	A-Fv'/Fm'	0,83	1,19	-0,16	0,16	0,65	0,78	0,58	0,66
FS-FQ	qP-A	0,24	0,24	0,32	0,33	0,80	1,09	-0,44	0,48
FS-FQ	chl/car-Fv/Fm	-0,77	1,02	-0,55	0,62	0,09	0,09	0,38	0,40
FS-FQ	Fv'/Fm'-Chla	-0,58	0,66	-0,61	0,71	0,64	0,76	0,54	0,61
FS-FQ	Fv'/Fm'-Chlb	-0,7	0,87	-0,52	0,57	0,67	0,81	0,69	0,85
FS-FQ	Fv'/Fm'-Chl/car	-0,38	0,40	-0,96*	1,97	0,61	0,71	0,64	0,76
FS-FQ	qP-Chl/Car	-0,95	1,83	-0,96*	1,96	0,41	0,43	0,33	0,34
FS-FQ	ETR-Chl/Car	-0,9	1,47	-0,94	1,77	0,82	1,16	0,67	0,82
FQ-OS	FvFm-Amido	-0,26	0,27	-0,16	0,16	0,73	0,94	-0,08	0,08
FQ-OS	Fv/Fm-PST	-0,12	0,12	-0,98*	2,32	0,86	1,30	0,84	1,22
FQ-OS	Fv/Fm-CHR	0,27	0,28	0,57	0,02	-0,20	0,20	-0,25	0,25
FQ-OS	Fv/Fm-Prolina	0,55	0,62	-0,02	0,24	-0,39	0,41	-0,44	0,47
FQ-OS	Fv'/Fm'-amido	-0,38	0,40	0,24	0,24	0,25	0,25	0,22	0,23
FQ-OS	Fv'/Fm'-CHR	-0,18	0,18	-0,20	0,21	0,00	0,00	-0,07	0,07
FQ-OS	Fv'/Fm'-Prolina	-0,52	0,58	-0,63	0,61	0,04	0,04	-0,20	0,20
FQ-OS	Fv'/Fm'-PST	-0,94	1,74	-0,54	0,73	0,55	0,62	0,64	0,76
FQ-OS	NPQ-PST	-0,43	0,46	-0,33	0,34	-0,49	0,53	0,62	0,72
FQ-OS	NPQ-Prolina	-0,9	1,47	0,84	1,23	-0,54	0,60	-0,52	0,57
FQ-OS	NPQ-CST	0,43	0,45	-0,98*	2,26	0,60	0,69	-0,30	0,31

Tabela 1. Continuação

Rede	Correlação	Controle		Leve		Moderado		Severo	
		r	Z	r	Z	r	Z	r	Z
FQ-OS	qP-amido	-0,95*	1,83	0,26	0,26	-0,97*	2,05	0,33	0,34
FQ-OS	qP-PST	-0,69	0,85	-0,42	0,45	-0,94	1,76	0,17	0,17
FQ-OS	qP-Prolina	-0,39	0,41	-0,72	0,90	0,36	0,38	0,38	0,40
FQ-OS	qP-CHR	-0,66	0,79	-0,33	0,35	0,71	0,89	0,64	0,76
FQ-OS	ETR-PST	-0,83	1,19	-0,48	0,52	-0,10	0,10	0,41	0,44
FQ-OS	ETR-Prolina	-0,46	0,50	-0,71	0,88	0,25	0,25	0,42	0,44
FQ-OS	ETR-amido	-0,91	1,53	0,19	0,19	-0,40	0,42	0,12	0,12
FQ-OS	ETR-CHR	-0,61	0,71	-0,27	0,28	0,49	0,53	0,28	0,28
OS	Amido-PST	0,65	0,78	-0,80	1,11	0,92	1,61	0,94	1,76
OS	CHR-Amido	0,85	1,27	-0,44	0,47	-0,51	0,57	0,65	0,77
OS	Amido-Prolina	0,58	0,66	0,18	0,18	-0,10	0,10	0,84	1,22
OS	PST-Prolina	0,7	0,87	0,55	0,62	-0,65	0,78	0,75	0,97
OS	PST-CHR	0,5	0,55	-0,52	0,58	0,19	0,19	0,96*	1,95
OS	AA-Prolina	0,35	0,37	-0,67	0,81	-0,84	1,21	0,98*	2,28
OS	Prolina-CHR	0,82	1,16	0,56	0,64	0,60	0,70	-0,83	1,18
FQ-AO	Car-NPQ	0,29	0,29	-0,29	0,30	-0,43	0,47	-0,04	0,04
FS-AO	E-APX	-0,23	0,23	0,98*	2,27	0,37	0,38	-0,96*	2,01
FS-AO	A-APX	-0,72	0,91	0,79	1,07	-0,02	0,02	0,62	0,73
FS-AO	gs-APX	-0,41	0,44	0,95*	1,84	0,11	0,11	-0,79	1,06
FS-FQ	Chla-Car	0,89	1,42	0,92	1,57	0,95	1,78	0,87	1,35
FS-FQ	Chla-MDA	0,01	0,01	-0,70	0,86	-0,85	1,25	-0,18	0,18
FS-FQ	Chla-H ₂ O ₂	0,13	0,13	0,75	0,97	-0,98*	2,42	-0,21	0,21
FS-FQ	Chla-APX	-0,56	0,63	0,35	0,37	0,86	1,31	-0,38	0,40
FS-FQ	Chlb-CAR	0,96*	1,95	0,96*	1,93	0,98*	2,31	0,85	1,26
FS-FQ	Chlb-MDA	0,02	0,02	-0,76	1,01	-0,92	1,61	0,00	0,00
FS-FQ	Chlb-APX	-0,44	0,47	0,46	0,50	0,77	1,02	-0,53	0,58
FS-FQ	Chlb-H ₂ O ₂	0,07	0,07	0,75	0,97	-0,94	1,76	-0,05	0,05
FS-FQ	Chl/Car-MDA	-0,01	0,01	-0,08	0,08	-0,61	0,70	-0,02	0,02
FS-FQ	Chl/Car-APX	-0,71	0,89	-0,38	0,40	0,96*	1,91	-0,52	0,58
FQ-AO	Fv'/Fm'-APX	0,8	1,10	0,38	0,40	0,36	0,37	-0,96*	1,99
FQ-AO	qP-APX	0,5	0,55	0,50	0,55	0,56	0,64	-0,43	0,46
FQ-AO	ETR-APX	0,34	0,35	0,47	0,50	0,68	0,83	-0,81	1,14

Tabela 1. Continuação

Rede	Correlação	Controle		Leve		Moderado		Severo	
		r	Z	r	Z	r	Z	r	Z
OS-AO	CST-H ₂ O ₂	0,23	0,23	-0,41	0,44	-0,14	0,14	0,50	0,56
OS-AO	Amido-MDA	-0,56	0,63	0,04	0,04	0,46	0,50	-0,51	0,57
OS-AO	Amido-APX	-0,37	0,39	0,09	0,09	-0,71	0,88	-0,02	0,02
OS-AO	PST-APX	0,23	0,23	0,52	0,58	-0,33	0,34	-0,79	1,08
OS-AO	PST-H ₂ O ₂	-0,62	0,73	0,02	0,02	0,29	0,29	0,26	0,26
OS-AO	PST-MDA	-0,58	0,66	-0,82	1,17	0,30	0,31	0,99*	2,93
OS-AO	Prolina-APX	0,53	0,59	-0,93	1,63	0,87	1,34	0,45	0,48
OS-AO	H ₂ O ₂ -CHR	-0,62	0,73	0,21	0,22	-0,29	0,30	0,49	0,54
OS-AO	CHR-CAT	-0,5	0,55	-0,75	0,97	-0,57	0,65	0,01	0,01
OS-AO	MDA-CHR	-0,86	1,29	0,86	1,31	-0,77	1,01	-0,57	0,65
OS-AO	CHR - APX	-0,01	0,01	-0,91	1,51	0,05	0,05	0,33	0,35
AO	Car-MDA	0,12	0,12	-0,87	1,33	-0,97*	2,08	-0,44	0,47
AO	CAT-H ₂ O ₂	-0,08	0,08	-0,32	0,33	-0,62	0,72	0,41	0,43
AO	CAT - APX	0,65	0,78	0,80	1,10	0,79	1,06	0,62	0,72
AO	Car-H ₂ O ₂	0,07	0,07	0,70	0,87	-0,89	1,40	0,11	0,11
AO	MDA-APX	-0,50	0,55	-0,88	1,39	-0,49	0,54	-0,84	1,23
AO	CAT-MDA	0,13	0,13	-0,45	0,49	0,02	0,02	-0,12	0,12
Cg_{FS}			0,86		0,94		0,78		1,08
Cg_{FQ}			0,79		1,82		0,61		1,01
Cg_{OS}			0,81		0,63		0,74		1,45
Cg_{AO}			0,29		0,92		0,97		0,51
Cg_{Total}			0,70		0,85		0,81		0,78

Tabela 2. Conectâncias globais (Cg) dos módulos: Fotossintético (FS), Fotoquímico (FQ), Osmótico (OS), Antioxidante (AO), links entre módulos e a conectância global total (Cg_{total}) da rede fisiológica em *Leucaena leucocephala* para diferentes níveis hídricos após a reidratação. Valores com destaque (*) representam nível de significância p<0.05.

REDE	Correlações	Controle		Leve		Moderado		Severo	
		r	Z	r	Z	r	Z	r	Z
FS	gs-E	0,88	1,38	0,95*	1,87	0,95*	1,87	0,99*	2,65
FS	Chla-Chl b	0,94	1,76	0,87	1,34	0,94	1,76	0,38	0,41
FS-OS	E-PST	-0,19	0,20	-0,93	1,64	-0,93	1,64	-0,42	0,44
FS-OS	gs-CST	-0,93	1,62	0,22	0,23	-0,93	1,62	0,03	0,03
FS-AO	E-MDA	0,84	1,21	0,74	0,95	0,24	0,24	0,95*	1,85
FQ	Fv/Fm-Fv'/Fm'	0,77	1,01	0,96	1,95	0,96*	1,95	0,90	1,49
FQ	ETR-Fv/Fm	0,17	0,17	0,96	1,92	0,96*	1,92	0,99*	2,65
FQ	ETR-Fv'/Fm'	-0,37	0,39	1,00	4,90	1,00*	4,90	0,88	1,36
FQ	qP-ETR	0,94	1,77	1,00*	3,27	1,00*	3,27	0,08	0,08
FS-FQ	Chla-CAR	0,84*	1,21	0,28	0,29	0,28	0,29	-0,79	1,06
FS-FQ	Chlb-CAR	0,96	2,01	0,45	0,49	0,45	0,49	-0,04	0,04
OS	PST-Prolina	0,07	0,07	0,74	0,96	0,74	0,96	0,69	0,86
OS	CST-PST	-0,11	0,11	0,67	0,82	-0,11	0,11	-0,73	0,93
OS	ALT-Prolina	0,95	1,80	0,45	0,49	0,45	0,49	0,65	0,78
OS	ALT-PST	-0,24	0,25	0,16	0,16	-0,24	0,25	0,48	0,53
OS	ALT-CST	-0,50	0,55	0,99*	2,75	-0,50	0,55	-0,73	0,93
OS-AO	Amido-MDA	-0,69	0,85	-0,52	0,58	-0,52	0,58	-0,02	0,02
OS-AO	Prolina-CAT	-0,46	0,50	0,27	0,27	-0,19	0,19	-0,97*	2,08
AO	CAT-APX	-0,34	0,35	-0,72	0,90	-0,72	0,90	0,67	0,82
Cg_{FS}			1,57		1,61		1,82		1,53
Cg_{FQ}			0,83		3,01		3,01		1,39
Cg_{OS}			0,55		1,03		0,47		0,81
Cg_{AO}			0,35		0,90		0,90		0,82
Cg_{Total}			0,90		1,36		1,26		1,00