



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**LINDOMAR MARIA DE SOUZA**

**DESCRIÇÃO DAS ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS À LIMITADA  
DISPONIBILIDADE HÍDRICA EM *Myracrodruon urundeuva* Allemão, ESPÉCIE DA  
CAATINGA AMEAÇADA DE EXTINÇÃO**

**RECIFE – PE  
FEVEREIRO DE 2018**

**LINDOMAR MARIA DE SOUZA**

**DESCRIÇÃO DAS ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS À LIMITADA  
DISPONIBILIDADE HÍDRICA EM *Myracrodruon urundeuva* Allemão, ESPÉCIE DA  
CAATINGA AMEAÇADA DE EXTINÇÃO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica – PPGB da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para a obtenção do título de doutora em Botânica.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dra. Terezinha Rangel Camara

Coorientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dra. Cláudia Ulisses

**RECIFE – PE  
FEVEREIRO DE 2018**

**LINDOMAR MARIA DE SOUZA**

**Descrição das estratégias adaptativas à limitada disponibilidade hídrica em  
*Myracrodruon urundeuva* Allemão, espécie da Caatinga ameaçada de extinção**

**Tese defendida em \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ pela banca examinadora:**

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Terezinha Rangel Camara – Presidente da banca (Orientadora)  
Professora Titular do Departamento de Química – Área Química Agrícola da UFRPE

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz  
Professora permanente do Programa de Pós-graduação em Botânica da UFRPE

---

Prof. Dr. Marciel Teixeira de Oliveira  
Professor do Departamento de Botânica da UFPE

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Emília Cristina Pereira Arruda  
Professora do Departamento de Botânica da UFPE

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Marina Medeiros de Araújo Silva  
Professora do Instituto Federal de Rondônia

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Ana Virgínia de Lima Leite – Suplente  
Professora do Departamento de Botânica da UFRPE

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Flávia Carolina Lins da Silva – Suplente  
Professora do Departamento de Biologia da UFRPE

A Deus, autor da minha história,  
minha família que sem dúvidas me serviu  
de inspiração ao longo dessa caminhada.

Dedico

*Suba o primeiro degrau com fé.  
Não é necessário que você veja toda a escada.  
Apenas dê o primeiro passo.  
(Martin Luther King)*

## AGRADECIMENTOS

A Deus, o sentido da minha existência.

À minha família, pelo apoio e inspiração.

As três profissionais sensacionais que tive a oportunidade de trabalhar: professora Terezinha, minha orientadora, a quem agradeço por todos os ensinamentos acadêmicos e de vida, por me ensinar a encarar os desafios, sejam eles quais forem. À professora Cláudia, minha coorientadora, por todos os ensinamentos acadêmicos, por essa leveza que trás consigo e pelos incentivos ao longo dessa jornada, imprescindíveis na minha vida acadêmica. À professora Lília, por seus incentivos e ensinamentos, que contribuíram para meu crescimento acadêmico. Com muito carinho, agradeço a esse trio sensacional por tudo, por todos os ensinamentos (acadêmicos e de vida) que me proporcionaram durante esses anos de parceria.

A toda família do LCTV (Bruna, Bárbara, Gabriella, Igor, Nani, Pamela, Rafael e Wilma), pela amizade e carinho de todos!

À Gabriella, por sua parceria na iniciação científica, contribuindo para a finalização das pesquisas histológicas.

A Rafael, pela amizade e assistência nos momentos em que muito precisei.

A Wellington pelo carinho e amizade, por toda alegria que traz consigo e que nos rouba risos no LCTV.

À minha amiga Gemima, por me apoiar em todos os momentos dessa jornada.

À Martinha, pelos risos soltos e cafés filosóficos ao longo de anos que me fazem ver a vida com mais leveza.

A Netinho, o que não dá para descrever tudo aqui, mas agradeço principalmente pelas conversas “papo cabeça” e tantos risos sinceros que me arrancou, mesmo quando não queria rir.

Ao professor Ignacio Hernán Salcedo, por ter incentivado a ideia desta pesquisa e pelo apoio institucional nos primeiros meses de curso (*In memória*).

Ao professor Levy, por todos os ensinamentos desde o início da minha vida acadêmica.

À UFRPE, pela oportunidade de desenvolvimento e capacitação científica e pessoal.

A CAPES, pela concessão de bolsa de estudos.

E não poderia deixar de agradecer a todas as circunstâncias que dificultaram minha chegada até aqui, por alguns momentos achei que elas me derrubariam, mas me tornei forte, sobrevivi e venci.

Muito obrigada!

## LISTA DE FIGURAS

### REVISÃO DE LITERATURA

**Figura 1.** Árvore de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (A) em área de Caatinga localizada na Estação Experimental José Nilson de Melo do IPA (Instituto Agrônômico de Pernambuco) no município de Caruaru em Pernambuco. Folha composta (B), frutos alados presos na haste (C), frutos sem ala (D) (Imagens: Cláudia Ulisses e Lindomar Souza, 2017).....21

### ARTIGO I

**Figura 1.** Efeitos de dois regimes hídricos e dois tipos de substratos em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão aos 30 e 45 dias (15 dias após retomada da rega), respectivamente, no Balanço Foliar Relativo (BFR) (A-B), altura da planta (C-D); TCA (E-F) e teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (G-H). Letras diferentes, minúsculas para os tipos de substratos e maiúsculas para os tipos de regime hídrico, indicam diferenças significativas ( $P \leq 0,05$ ) de acordo com o teste de Tukey.....48

**Figura 2.** Efeitos de dois regimes hídricos sob dois tipos de substratos em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão aos 30 e 45 dias (15 dias após a retomada da rega), respectivamente, na atividade das enzimas SOD (A-B), CAT (C-D), APX (E-F) e teores de MDA (G-H). Letras diferentes, minúsculas para os substratos e maiúsculas para os regimes hídricos, indicam diferenças significativas ( $P \leq 0,05$ ) de acordo com o teste de Tukey.....50

**Figura 3.** Análise dos componentes principais (PCA): altura, taxa de crescimento absoluto (TCA), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e malondialdeído (MDA) em folhas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão, cultivadas em casa de vegetação sob dois diferentes substratos (solo ou areia) e dois regimes hídricos (rega contínua = controle ou suspensão de rega = estresse) aos 30 dias de cultivo.....51

**Figura 4.** Análise dos componentes principais (PCA): altura, superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e malondialdeído (MDA) em folhas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão, cultivadas em casa de vegetação sob dois diferentes substratos (solo ou areia) e dois regimes hídricos (rega contínua=controle ou suspensão de rega = estresse) aos 15 dias após a retomada da rega.....52

## ARTIGO II

**Figura 1.** Déficit de pressão de vapor (DPV) durante os 40 dias experimentais em casa de vegetação da UFRPE durante os meses de junho e julho de 2016.....69

**Figura 2.** Plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas sob rega contínua (A) e com suspensão de rega (B) aos 20 dias de suspensão da rega e aos 20 dias após o restabelecimento da rega (plantas com rega contínua (C) e reidratadas (D)).....73

**Figura 3.** Balanço Foliar Relativo (BFR) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....74

**Figura 4.** Fotomicrografias em vista frontal de folhas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (A e C) e suspensão de rega (B e D) aos 20 dias de restrição hídrica e rega contínua (E e G) e plantas reidratadas (F e H) aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega). Face adaxial (A, C, E, G) e face abaxial (B, D, F, H). es = estômatos; Tg = tricoma glandular. (escala = 10µm).....78

**Figura 5.** Fotomicrografias de corte transversal de folhas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (A-C) e suspensão de rega (D-F) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega), Rega Contínua (G-I) e plantas reidratadas (J-L). DS= ductos secretores; IdT= idioblasto tanífero; Tt= tricoma tector; \*(asterístico) = cristais; cb = células braciciformes; seta vermelha= lignificação dos vasos condutores (escala = 10 µm).....81



## ANEXO

**Figura 1.** Esquema representativo dos resultados obtidos no artigo: Estratégias bioquímicas e morfofisiológicas de plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão sob déficit hídrico, a qual será utilizada como resumo gráfico do referido artigo para submissão à Revista Plant Physiology and Biochemistry.....98

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO I

**Tabela 1.** Composição granulométrica (%) e de matéria orgânica (M.O.) do solo.....45

### ARTIGO II

**Tabela 1.** Teor de clorofila total (ChlT), carotenoides (CAR), proteínas solúveis totais (PST) e conteúdo relativo de água (CRA) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....75

**Tabela 2.** Altura do caule (AC) e biomassa seca da parte aérea (BSPA) e das raízes (BSR) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....75

**Tabela 3.** Teor de sacarose, carboidratos solúveis totais (CST), aminoácidos livres totais (AA) e fenóis totais (FnT) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....76

**Tabela 4.** Atividade da superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....76

**Tabela 5.** Teor de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), malondialdeído (MDA) e percentual do dano de membrana (PDM) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....77

**Tabela 6.** Média da densidade estomática (DEAD e DEAB) e perímetro estomático (PAD e PAB) nas superfícies adaxial e abaxial em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão

cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....79

**Tabela 7.** Média da densidade de tricomas glandulares e tectores nas superfícies adaxial (TGAD e TTAD) e abaxial (TGAB e TTAB) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....80

**Tabela 8.** Perímetro da nervura central (PNC), espessura do mesófilo, número de ductos secretores (DS) e perímetro de ductos secretores (DS) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).....82

## SUMÁRIO

<b>1. RESUMO.....</b>	<b>13</b>
<b>2. ABSTRACT.....</b>	<b>14</b>
<b>3. INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>15</b>
<b>4. REVISÃO DE LITERATURA .....</b>	<b>17</b>
<b>4.1. Caatinga .....</b>	<b>17</b>
<b>4.2. <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão .....</b>	<b>19</b>
<b>4.3. Estratégias adaptativas das plantas ao estresse hídrico .....</b>	<b>23</b>
<b>4.3.1. Morfoanatômicas .....</b>	<b>24</b>
<b>4.3.2. Fisiológicas.....</b>	<b>25</b>
<b>4.3.3. Bioquímicas.....</b>	<b>27</b>
<b>5. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>30</b>
<b>6. CAPÍTULO I - Estresse oxidativo e crescimento em plantas jovens de <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão em diferentes substratos e regimes hídricos .....</b>	<b>41</b>
<b>7. CAPÍTULO II - Estratégias bioquímicas e morfofisiológicas de plantas de <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão sob déficit hídrico.....</b>	<b>65</b>
<b>8. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>95</b>
<b>9. NORMAS DAS REVISTAS .....</b>	<b>97</b>
<b>10. ANEXO .....</b>	<b>98</b>

## 1. RESUMO

A Caatinga, floresta tropical sazonal seca é, proporcionalmente, a menos estudada e protegida e está em acelerado processo de alteração e deterioração ambiental provocado pelo uso inadequado dos seus recursos. A contínua e intensiva exploração predatória acarreta na destruição e diminuição do habitat, constituindo sérias ameaças às espécies, pois algumas fornecem madeira de boa qualidade, tais como a aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão). Esta espécie pertence à família Anacardiaceae e apresenta grande valor econômico e social decorrente de seu uso pelas comunidades locais na região do Semiárido na construção de casas, preparo de curtumes e principalmente na medicina popular. Espécies vegetais da Caatinga estão adaptadas aos rigores climáticos da região, caracterizada por elevada temperatura e luminosidade, além de uma pluviosidade escassa e irregular. Conhecer as respostas morfofisiológicas de plantas adaptadas às condições do semiárido levará à compreensão das estratégias utilizadas em um ambiente com elevada demanda evaporativa, devido à alta temperatura e à baixa umidade relativa, além da irregularidade hídrica e do excesso de energia luminosa. Plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* foram avaliadas visando identificar e compreender estratégias bioquímicas e fisiológicas dessa espécie frente ao déficit hídrico. Para isso, dois experimentos foram realizados. No primeiro, plantas com três meses de idade foram cultivadas em areia ou solo em duas condições hídricas, a de rega contínua (RC) ou suspensão total da rega (SR) por 30 dias. Posteriormente, as plantas submetidas à restrição hídrica voltaram a ser irrigadas por 15 dias. A redução da disponibilidade hídrica afetou negativamente o crescimento do caule das plantas e promoveu o aumento na atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD) e ascorbato peroxidase (APX). Os teores de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e malondialdeído (MDA) também foram maiores nas plantas submetidas à restrição hídrica. O restabelecimento da rega promoveu a retomada do crescimento e a redução nos teores de MDA nas plantas submetidas ao déficit hídrico. No segundo experimento foram utilizadas plantas com dois meses de idade, cultivadas em areia lavada em condições de RC ou SR por 20 dias. Após o período de restrição hídrica as plantas foram reidratadas por 20 dias. O crescimento em altura e a biomassa seca foram afetados negativamente pelo déficit hídrico. O metabolismo celular foi reduzido durante o período de restrição hídrica, com rápido retorno às atividades fenológicas após o restabelecimento hídrico. A redução no perímetro estomático em condições de restrição hídrica contribuiu para redução da perda de água por transpiração em *Myracrodruon urundeuva*. As estratégias de *Myracrodruon urundeuva* frente ao déficit hídrico são alteradas em função do estágio fenológico e do tipo de substrato.

**Palavras-chaves:** Déficit hídrico, enzimas antioxidantes, estratégias adaptativas, carboidratos.

## 2. ABSTRACT

The Caatinga, a dry tropical rainforest, is proportionally less studied and protected and is undergoing an accelerated process of environmental change and deterioration caused by the inadequate use of its resources. The continuous and intensive predatory exploitation leads to the destruction and diminution of the habitat, constituting serious threats to the species, since some provide good quality wood, such as aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão). This species belongs to the family Anacardiaceae and presents great economic and social value due to its use by local communities in the semi-arid region in the construction of houses, preparation of tanneries and mainly in folk medicine. Plant species of the Caatinga are adapted to the climatic rigors of the region, characterized by high temperature and luminosity, besides a sparse and irregular rainfall. Knowing the morphophysiological responses of plants adapted to the semi-arid conditions will lead to an understanding of the strategies used in an environment with high evaporative demand, due to high temperature and low relative humidity, besides water irregularity and excess light energy. Young plants of *Myracrodruon urundeuva* were evaluated in order to identify and understand biochemical and physiological strategies of this species against water deficit. For this, two experiments were performed. In the first, three - month - old plants were cultivated in sand or soil in two water conditions, continuous irrigation (CR) or total irrigation (SR) suspension for 30 days. Subsequently, the plants submitted to water restriction were re-irrigated for 15 days. Reduction in water availability negatively affected plant stem growth and promoted increased activity of the enzymes superoxide dismutase (SOD) and ascorbate peroxidase (APX). Hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) and malondialdehyde (MDA) contents were also higher in plants subject to water restriction. The reestablishment of irrigation promoted the resumption of growth and the reduction of MDA levels in plants submitted to water deficit. In the second experiment, two-month-old plants were grown on sand washed in RC or SR conditions for 20 days. After the period of water restriction the plants were rehydrated for 20 days. Growth in height and dry biomass were negatively affected by water deficit. Cell metabolism was reduced during the period of water restriction, with a rapid return to phenological activities after water reestablishment. The reduction in the stomatal perimeter under conditions of water restriction contributes to the reduction of water loss through transpiration in *Myracrodruon urundeuva*. The strategies of *Myracrodruon urundeuva* against the water deficit are altered according to the phenological stage and the type of substrate.

**Key words:** Water deficit, antioxidants enzymes, adaptive strategies, carbohydrates.

### 3. INTRODUÇÃO GERAL

Os estudos acerca dos impactos das mudanças climáticas sobre a estabilidade das vegetações no Brasil mostram mudanças significativas na Caatinga, floresta tropical sazonal seca. O alto grau de degradação do Semiárido sinaliza que a Caatinga está em condição vulnerável e altamente ameaçada no cenário de aumento das temperaturas globais, o que coloca tal região em alerta (NOBRE, 2011). Muitas de suas espécies de plantas são amplamente conhecidas e utilizadas na medicina popular, bem como na produção comercial de produtos fitoterápicos, as quais são utilizadas pelas populações de maneira exploratória e não renovável (SILVA et al., 2012).

Na Caatinga há duas estações climáticas, a época chuvosa e a seca. As chuvas são erráticas e concentradas em poucos meses do ano. Durante a estação seca, há uma predominância do tempo quente e extremamente seco, com temperaturas de até 45°C. As condições climáticas da Caatinga podem ser consideradas como as de um ambiente extremo, com altas temperaturas, longos e irregulares períodos de seca, além da baixa disponibilidade de água e umidade atmosférica. Esta floresta tropical sazonal seca abriga árvores e arbustos que são altamente adaptados a este clima, entretanto ainda é pouco estudada (SAMPAIO, 2010; KAVAMURA et al., 2014).

Estresses abióticos desempenham importante papel na determinação da distribuição de diferentes espécies de plantas em diferentes tipos de ambientes. Os efeitos resultantes do estresse abiótico em ambientes naturais e agrícolas estão cada vez mais ganhando atenção devido aos impactos resultantes das mudanças climáticas sobre os padrões de precipitação e altas temperaturas, além da salinização dos solos. Regiões áridas e semiáridas do mundo, como o Nordeste brasileiro enfrentam problemas com precipitações irregulares (OLIVEIRA et al., 2013).

Estratégias para assegurar sistemas de conservação e manejo sustentável exigem o conhecimento de mecanismos desenvolvidos pelas espécies diante de estresses ambientais. Essas informações irão auxiliar no planejamento para a manutenção da biodiversidade, reduzindo perdas por extinção (ALBUQUERQUE et al., 2012). Nesse contexto, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, conhecida popularmente como aroeira, palavra que provém de “arara” e da terminação “eira”, significando “árvore da arara”, é encontrada no nordeste brasileiro e atualmente encontra-se na lista de espécies da flora ameaçadas de extinção (NUNES et al., 2008; MMA, 2014; CNIP, 2017).

A aroeira é uma espécie arbórea que apresenta dioicéia, com flores unissexuais, cuja polinização é realizada por insetos, como abelhas, moscas e besouros (FREITAS et al., 2005; GAINO et al., 2011). Esse fator pode dificultar a reprodução da espécie e levar a redução no tamanho de populações dessa espécie, ocasionando a perda da variabilidade genética por endogamia e desencadear diminuições na capacidade de adaptação por perda de genes responsáveis pela

adaptação a ambientes e condições específicas (FREITAS et al., 2005; CARDERALLI et al., 2013). Além disso, alterações populacionais de polinizadores afetam potencialmente os níveis de polinização e conseqüentemente a produção de sementes por essas plantas (GAINO et al., 2011).

As comunidades locais utilizam flores e folhas da aroeira, sendo a principal utilização a casca e a entrecasca que tem função medicinal no tratamento de ferimentos e úlceras. A aroeira apresenta um grande valor de uso geral, atual e potencial dentre as demais espécies utilizadas pelas comunidades (SILVA et al., 2014). Devido aos seus múltiplos usos e por ser uma espécie dioica, *M. urundeuva* encontra-se na lista oficial de espécies da flora ameaçadas de extinção, na categoria em perigo (LUZ et al., 2013; MMA, 2014).

Pesquisas sobre germinação, crescimento e acúmulo de alguns metabólitos em plantas de *M. urundeuva* sob condições de limitada disponibilidade hídrica são encontradas na literatura (MEDEIROS et al., 2000; QUEIROZ et al., 2002; FIGUEIRÔA et al., 2004; DORNELES et al., 2005; PACHECO et al., 2006; TROVÃO et al., 2007; NUNES et al., 2008; MARIANO et al., 2009; GUEDES et al., 2011; OLIVEIRA VIRGENS et al., 2012; COSTA et al., 2015). Entretanto, nenhum trabalho buscou avaliar aspectos bioquímicos do estado redox de plantas de aroeira submetidas à restrição hídrica nos estádios iniciais do desenvolvimento. Essas informações servirão em programas de conservação e uso consciente da espécie. Diante disso, foi proposto avaliar e descrever os mecanismos de adaptação ao déficit hídrico de *Myracrodruon urundeuva*, espécie da Caatinga ameaçada de extinção, respondendo as seguintes hipóteses:

- 1) Plantas de *M. urundeuva* em estádios iniciais de desenvolvimento conseguem suportar períodos de restrição hídrica através da ativação do sistema de defesa antioxidante enzimático e através do acúmulo de solutos compatíveis para o ajustamento osmótico;
- 2) A espécie em condições de restrição hídrica investe no desenvolvimento da biomassa radicular para otimizar a captação de água;
- 3) Os solutos armazenados durante o período de déficit hídrico são utilizados para a retomada do crescimento, assim que as condições ambientais voltam a ser favoráveis.



## 4. REVISÃO DE LITERATURA

### 4.1. Caatinga

A Caatinga, floresta tropical seca que se estende por todos os estados da região Nordeste e norte de Minas Gerais, apresenta área total aproximada de 844.453 km<sup>2</sup> correspondendo a aproximadamente 11% da área total do território brasileiro. Apesar da sua importância no cenário social e ambiental, pouco mais de 8% da Caatinga estão protegidos por Unidades de Conservação Federal e apenas 1,4% em Unidades de Conservação de Proteção Integral (MITTERMEIER & SCARANO, 2013). Ainda são poucos os estudos e as ações voltadas para o conhecimento e a conservação da Caatinga, a qual se encontra em acelerado processo de alteração e deterioração ambiental provocado pelo uso inadequado dos recursos naturais (MILES et al., 2006).

A devastação na qual a Caatinga se encontra atinge as comunidades locais. Essas populações possuem conhecimento empírico sobre a vegetação local, que é repassado de geração para geração (CORDEIRO et al., 2017). A conservação e o uso sustentável da biodiversidade garantem à sociedade uma série de serviços ambientais, que afetam diretamente a vida das populações, como a qualidade da água e do ar, o controle da erosão e a polinização, diretamente vinculada à produção agrícola e à fixação de carbono, e fortemente relacionada ao aquecimento global (DRUMOND et al., 2000).

É fundamental manter e garantir esses serviços para as populações, pois na Caatinga grande parte das comunidades depende diretamente da biodiversidade, por exemplo, sendo facilmente percebível através da dependência no uso de plantas medicinais, por estas serem, na maioria das vezes, o único recurso disponível para o tratamento de doenças na região (ROQUE et al., 2010). Diferentes comunidades rurais da Caatinga usam os recursos naturais de forma direta e esse é um dos aspectos mais positivos da biodiversidade. As famílias da zona rural, ao contrário das pessoas das grandes cidades, dependem do meio ambiente para várias finalidades como alimentação, construção de casas e cercas, tratamento de doenças, entre outras (ALBUQUERQUE et al., 2012). Entretanto, as atividades extrativistas de uso dos recursos vegetais têm o potencial de modificar a dinâmica populacional das espécies (SOUZA et al., 2017).

Essas atividades, em sua maioria de caráter predatório, estão resultando em rápida perda de espécies, eliminação de processos ecológicos e formação de extensos núcleos de desertificação em vários locais da região (LEAL et al., 2003). Além disso, a Caatinga já perdeu de 30% a 50% de sua área para a agricultura, abertura de estradas e retirada de madeira para lenha e carvão (DUTILH et al., 2013). Alternativas para o uso sustentável dos recursos vegetais da Caatinga são de grande

importância para a conservação desses recursos e garantia de qualidade de vida para as populações que deles se utilizam. A adequação do uso dos recursos passa pela transformação do extrativismo em manejo sustentável e essa transformação exige disponibilidade de indivíduos vegetais e orientação de cultivo.

A Caatinga caracteriza-se pela irregularidade das chuvas, acompanhada pelas altas temperaturas, com um período curto de condições favoráveis para a reprodução das plantas (SANTOS et al., 2014). O clima de acordo com a classificação de Köppen é do tipo BSh, semiárido quente, com chuvas de verão (BARBOSA et al., 2017). A seca é considerada um dos principais fatores ambientais que causam estresse, influenciando no crescimento e desenvolvimento das plantas. Em termos de intensidade e duração da escassez de água, as plantas são capazes de desenvolver mecanismos de tolerância para se adaptar às condições de estresse (SRIVASTAVA & SRIVASTAVA, 2014).

A vegetação da região semiárida brasileira inclui espécies com alto potencial de uso como madeira, que são facilmente adaptáveis a diferentes condições do solo, bem como às condições climáticas do semiárido (BESSA et al., 2017). Dessa forma, a Caatinga fornece cerca de 30% da matriz energética da região semiárida, além de produtos florestais não madeireiros fundamentais na geração de emprego e renda da população. Entre as ameaças às espécies destacam-se a destruição e diminuição de habitat, em especial para aquelas de distribuição restrita, além da contínua exploração predatória intensiva, consequência da utilização desordenada de madeira de boa qualidade (LUZ et al., 2013).

A vegetação da Caatinga é constituída por 4.320 espécies, e a variação na fitofisionomia resulta da combinação entre o clima seco e o solo (em sua maioria raso), caracterizada por uma vegetação de porte médio a baixo, tipicamente decídua, onde muitas espécies apresentam espinhos e algumas características xerofíticas (ANDRADE-LIMA, 2007; SAMPAIO, 2010). Entre as famílias de angiospermas mais diversas ocorrentes na Caatinga estão as seguintes, com seus respectivos números de espécies: Fabaceae (620), Poaceae (289), Asteraceae (271), Euphorbiaceae (199), Rubiaceae (155), Malvaceae (144), Cyperaceae (137), Apocynaceae (135), Orchidaceae (134), Melastomataceae (112) (FORZZA et al., 2010).

A família Anacardiaceae é bastante conhecida, porém sua representação não é tão expressiva quanto às citadas acima, embora no Brasil ocorram cerca de 70 espécies, apenas 13 ocorrem na Caatinga (FLORA DO BRASIL, 2018). Muitas das espécies dessa família são conhecidas por produzirem boa madeira e / ou pela produção de substâncias com propriedades medicinais, por exemplo, a espécie *Myracrodruon urundeuva* Allemão (FREIRE ALLEMÃO, 1862), que tem

destaque por seus múltiplos usos pelas comunidades, especialmente pela qualidade da madeira e por suas particularidades medicinais (BARROSO et al., 1991; PRADO, 2003).

#### 4.2. *Myracrodruon urundeuva* Alemão

Pertencente à família Anacardiaceae, *Myracrodruon urundeuva* é popularmente conhecida como aroeira, aroeira-do-sertão, aroeira-do-campo, aroeira-da-serra, urundeúva, urindeúva e arindeúva (MACHADO & OLIVEIRA, 2014). A aroeira tem ocorrência em diferentes regiões fitoecológicas, como floresta semi decídua, floresta decídua, matagal e savana, caatinga e matas secas, desde o Ceará até os estados do Paraná e Mato Grosso do Sul, especialmente no lado oeste dos estados da Bahia, Minas Gerais, São Paulo e sul dos estados do Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, e nos estados da região Nordeste. Está presente em formações mais secas e abertas até as formações úmidas e fechadas, compondo áreas de caatinga, cerrado e floresta pluvial (PEREIRA et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2015; CNIP, 2017).

A aroeira é uma árvore de grande valor econômico devido às propriedades químicas da casca, a qual apresenta elevado teor de taninos, que é utilizada tanto em curtumes, como na medicina popular, com uso tópico para tratamento de feridas e no tratamento de gastrites e outras doenças internas, graças as propriedades cicatrizante e anti-inflamatória. Sua ação antimicrobiana é a propriedade mais bem estudada até o momento (ALBUQUERQUE & OLIVEIRA, 2007; MACHADO & OLIVEIRA, 2014; CNIP, 2017). O óleo essencial é o principal responsável por vários benefícios desta planta, especialmente a ação antimicrobiana contra vários tipos de bactérias e fungos e contra vírus encontrados em plantas, bem como atividade repelente contra a mosca doméstica (PEREIRA et al., 2014; DAIO et al., 2017). É eficaz também contra micoses, candidíase e alguns tipos de câncer, pois possui ação regeneradora dos tecidos. A atividade antifúngica dos extratos de *M. urundeuva* pode ser atribuída à presença de flavonoides e taninos (ALVES et al., 2009; MACHADO et al., 2014; MONTEIRO et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2017; SILVA et al., 2017). Maior concentração de compostos funcionais é encontrada nas cascas em comparação com as folhas (OLIVEIRA et al., 2017; SANTOS et al., 2017). Devido as suas propriedades antioxidante e anti-inflamatória, *M. urundeuva* vem sendo avaliada no tratamento de doenças associadas ao estresse oxidativo e processos inflamatórios, como por exemplo, a doença de Alzheimer (PENIDO et al., 2017).

Seu tronco é muito empregado na indústria da construção civil, pois sua madeira destaca-se por ser praticamente imputrescível, com grande resistência aos decompositores, com densidade de 1,21 gramas/cm<sup>3</sup>, muito durável, considerada a madeira mais resistente às intempéries do Brasil

(CAMPOS FILHO & SARTORELLI, 2015). Mourões de aroeira podem durar mais de cem anos ao ar livre sem tratamento (LUCENA et al., 2011). A madeira ainda pode ser utilizada para carvão e lenha de boa qualidade devido à queima lenta com poder calorífico de 4.582 kcal/kg (CAMPOS FILHO & SARTORELLI, 2015). Suas folhas também são utilizadas como forragem (LUCENA et al., 2011).

Num estudo etnobotânico realizado no Rio Grande do Norte, a aroeira apresentou o maior valor de uso (VU=2,33), entre 57 espécies arbóreas estudadas, entre nativas e exóticas, com destaque para as categorias madeira, medicina/higiene, lenha, veterinária popular, forragem e apicultura, produzindo o melhor mel dentre todas as árvores encontradas na região (CORDEIRO et al., 2017). Além das relevâncias já descritas, tem importância ecológica visto que diversas aves se alimentam dos frutos dessa espécie, além de servir para o empoleiramento (VASCONCELOS et al., 2006). Também existem relatos de uso dessa espécie para a fabricação linhas para telhado, móveis, ancoretas (utensílio utilizado para transportar água em cima de animais), pilão para preparo de temperos de cozinha e cachimbos (LUCENA et al., 2011). Além de ser utilizada como medicinal pelas populações locais, a aroeira tem sido estudada como potencial fitoterápico na odontologia, devido a sua alta atividade antibacteriana (MACHADO & OLIVEIRA, 2014; SALVADOR et al., 2017). Dois dos sete componentes fitoquímicos encontrados em suas cascas apresentam propriedade anti-inflamatória, as chalconas diméricas naturais, que foram denominadas de Urundeuveína A e B (ANDRADE et al., 2000). Em decorrência desses múltiplos usos, a aroeira vem sofrendo um processo de exploração intenso, de forma predatória, o que vem causando a devastação de suas populações naturais (NUNES et al., 2008; ANDRADE et al., 2013; XAVIER et al., 2017).

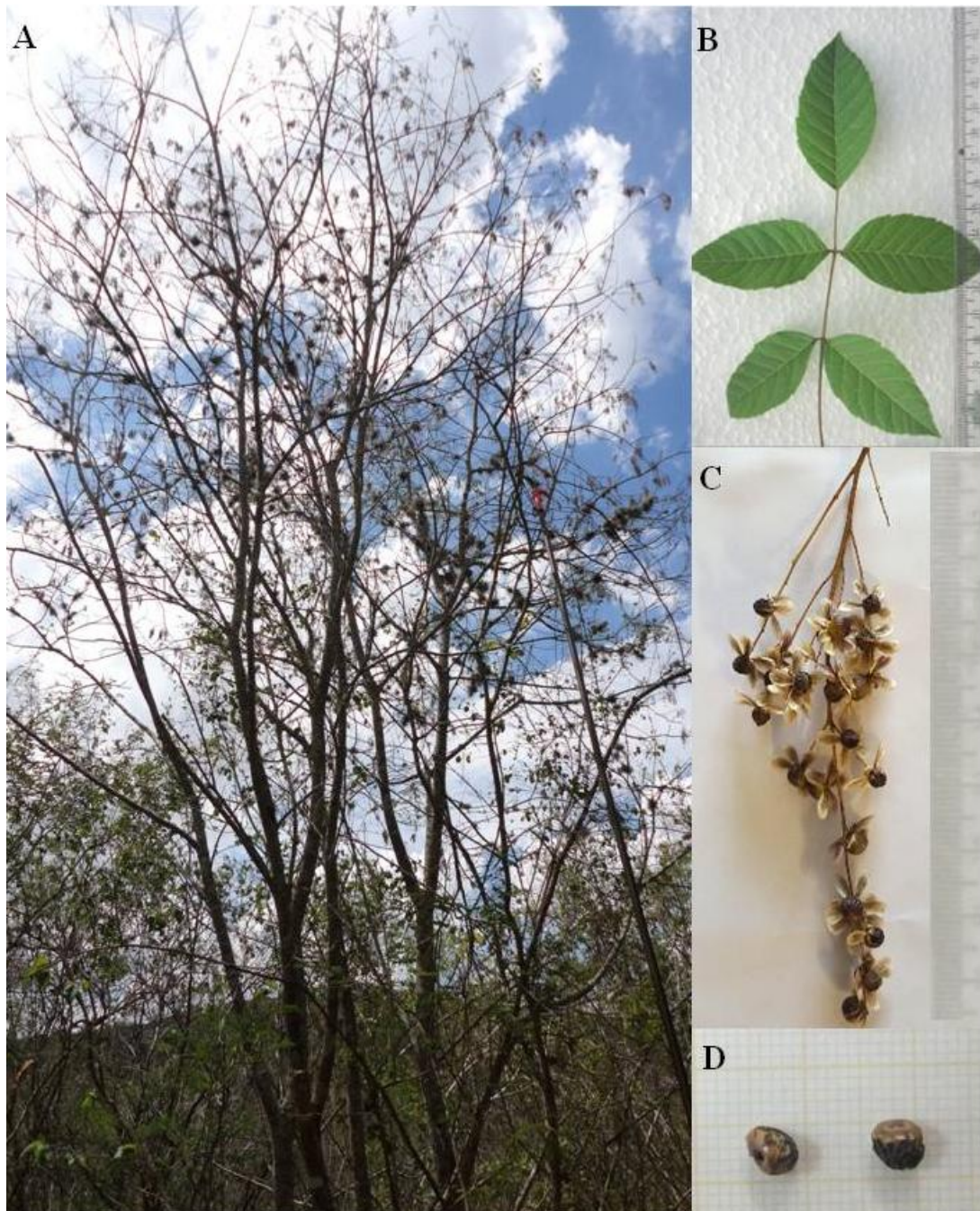
Em estudos voltados para a conservação da diversidade vegetal em regiões de Caatinga foi verificado o impacto da pressão causada pelo uso da floresta nativa sobre a conservação das espécies. Neste contexto *M. urundeuva* foi incluída no grupo de espécies com prioridade para a conservação local no Nordeste brasileiro (LUCENA et al., 2013).

A aroeira é uma árvore caducifólia, cujo porte varia de acordo com a região onde é encontrada (Figura 1 A), podendo chegar até 15m de altura, apresentando caule, copa larga e tronco com diâmetro de aproximadamente 35 cm. As folhas são compostas, imparipenadas, de inserção alterna, com 5 a 7 pares de folíolos opostos, com até 5 cm de comprimento e 3 cm de largura (Figura 1 B). Os folíolos macerados exalam forte odor de terebintina (CNIP, 2017).

A madeira é de coloração pardo-avermelhada, com sabor adstringente, muito dura e imputrescível, sendo preferida para utilização na indústria civil (KIILL et al., 2010). Apresenta inflorescência do tipo panícula com 13 a 20 cm de comprimento, pendente e de coloração pardacenta a púrpura. Os botões florais são globosos com 1 a 1,5 mm de comprimento. As flores

são sésseis, unissexuais, sendo os sexos em indivíduos separados. O cálice da flor masculina apresenta lacínios com 1 mm de comprimento, são ovados, verdes, de margens mais claras e ciliadas. O cálice feminino frutífero apresenta de 6 a 7 x 4 mm, obovado-espátulado, verde no dorso, os filetes dos estames com 1 mm de comprimento e as anteras são oblogo-elípticas (CNIP, 2017).

**Figura 1.** Árvore de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (A) em área de Caatinga localizada na Estação Experimental José Nilson de Melo do IPA (Instituto Agronômico de Pernambuco) no município de Caruaru em Pernambuco. Folha composta (B), frutos alados presos na haste (C), frutos sem ala (D).



Fonte: Cláudia Ulisses e Lindomar Souza (2017).

A coleta dos diásporos é dificultada pela presença de partes aladas (Figura 1 C) dispersando as sementes a longas distâncias. O fruto é uma drupa, globoso ovoide de 4 a 4,5 mm de comprimento (Figura 1D) que apresenta exocarpo e mesocarpo um pouco carnudo e com endocarpo resistente (ANDRADE et al., 2000; VASCONCELOS et al., 2006).

A taxa de germinação das sementes é de 82%, iniciando cinco dias após a semeadura, com duração de oito dias entre o início e o fim da germinação (PEREIRA, 2011). A floração ocorre entre os meses de junho e setembro, e a frutificação no período de agosto a novembro, estando associada com a estação seca. Esta característica favorece a polinização por várias abelhas nativas em época específica do ano, após a maioria das espécies arbóreas e arbustivas terem florescido destacando-se como importante fonte alimentar no início da estação seca (VASCONCELOS et al., 2006; KIILL et al., 2010).

A produção de flores ocorre inicialmente nos indivíduos masculinos e, posteriormente, nos indivíduos femininos. Esta estratégia aumenta a visitação às flores femininas, uma vez que os agentes polinizadores estariam inicialmente voltados para o néctar e o pólen em indivíduos masculinos, e posteriormente nos indivíduos femininos favorecendo e tornando mais eficiente a polinização. A frutificação ocorre ao longo da estação seca e início da estação chuvosa. Os frutos passam por um período de desidratação e são dispersos pelo vento (anemocoria), facilitando o processo de dispersão (KIILL et al., 2010).

A inflorescência masculina apresenta em média  $474,9 \pm 78,79$  botões por inflorescência, enquanto, nas femininas este número é de  $103,2 \pm 39,92$  (KIILL et al., 2010). Isto é um importante fator que pode limitar a reprodução dessa espécie em populações naturais, o que pode ter contribuído para a sua inclusão na Lista de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção (MMA, 2008). As flores são pentâmeras e pequenas (2,0 a 3,0 mm), com simetria radial e corola de coloração creme e formato raso campanulado. Nas flores masculinas, o androceu é composto por cinco estames, que ficam posicionados entre as pétalas e expostos para fora da corola, facilitando assim o contato com o corpo do visitante floral. Os filetes apresentam coloração creme e as anteras são bitecas, com deiscência longitudinal e quando maduras, apresentam coloração castanho-escura (CNIP, 2017). O gineceu nas flores femininas é formado por um ovário pequeno ( $\pm 1,0$  mm de diâmetro), súpero, uniovulado, estilete único e estigma trifido e o androceu é composto por cinco estames estéreis. A antese é diurna e o tempo de vida da flor é de, aproximadamente, 12 horas, sendo que se não houver fecundação, 24 horas depois ocorre a queda das flores masculinas e femininas (SIQUEIRA FILHO et al., 2009; KIILL et al., 2010).

Havendo fecundação, verifica-se a queda das pétalas, estilete e estigma, restando o cálice que protege o desenvolvimento do fruto. Outras espécies da caatinga também apresentam sua

floração na estação seca, como por exemplo, *Schinopisis brasiliensis*. Essas espécies podem partilhar dos mesmos agentes polinizadores, podendo ocorrer uma competição pela atração dos mesmos e resultar na redução ou ausência de visitantes nas flores de *M. urundeuva* (KIILL et al., 2010).

As abelhas sem ferrão apresentam importante papel no processo de polinização, sendo considerados os principais polinizadores da aroeira. Entretanto, a ação antrópica tem acarretado na fragmentação de habitats naturais, reduzindo a disponibilidade de recursos alimentares e conseqüentemente dificultando sua conservação (KIILL, 2009; MAIA-SILVA et al., 2012).

### **4.3. Estratégias adaptativas das plantas ao déficit hídrico**

Variações no tipo de vegetação ocorrem porque organismos de uma mesma espécie não são capazes de sobreviver e competir com sucesso numa faixa ampla de condições ambientais. Portanto, a sobrevivência e a capacidade competitiva dependem de estruturas morfofisiológicas que são resultado do processo evolutivo (PILLAR, 1994).

A redução e a irregularidade na disponibilidade de água, que dificulta a absorção pelas raízes é um dos principais fatores abióticos de ambientes áridos e semiáridos que exige o desenvolvimento de estratégias, as quais podem resultar em características que influenciem na capacidade de absorver e armazenar água de maneira eficiente e reduzir danos às plantas (SANTOS & CARLESSO, 1998). À medida que se deu a evolução das plantas, houve a necessidade do desenvolvimento de ajustes que possibilitariam a conquista do ambiente terrestre (PIMENTEL, 2004).

A ocupação das plantas em ambientes áridos e semiáridos vem acompanhada de várias alterações morfoanatômicas, fisiológicas e bioquímicas tais como, a redução da relação entre superfície e volume foliar, presença de cutícula, presença de ceras, estômatos protegidos, tecidos armazenadores de água, dentre outras (BARROS & SOARES, 2013).

Na Caatinga, as plantas utilizam diferentes estratégias para conseguir fazer uso eficiente da água no enfrentamento de longos períodos secos (8 a 10 meses secos por ano). A tolerância de espécies nativas das regiões semiáridas tem sido relacionada com alterações anatômicas, fisiológicas e bioquímicas que promovem a eficiência do uso da água pelas plantas (AMANCIO ALVES et al., 2009; SANTOS et al., 2014; 2017;).

O déficit hídrico provoca alterações no comportamento vegetal, cuja irreversibilidade vai depender da espécie, da duração, da severidade e do estágio de desenvolvimento da planta (SANTOS & CARLESSO, 1998).

### 4.3.1. Morfoanatômicas

As alterações morfoanatômicas ocorrem em plantas sob déficit hídrico, visando proteger e adaptar as espécies, auxiliando no enfrentamento dessa condição ambiental adversa (GRISI et al., 2008). A redução gradativa no tamanho de células epidérmicas, espessamento de parede e aumento em espessura da cutícula podem ser entendidos como estratégias contra a perda excessiva de água em estratos xerofíticos, e a presença de esclerênquima é interpretada como estruturas que reduzem os efeitos do murchamento (MEDRI & LLERAS, 1980).

Mudanças na composição da cera epicuticular e presença de tricomas, bem como alterações no tamanho e na densidade estomática auxiliam na redução da perda de água por transpiração, constituindo mecanismos anatômicos importantes na eficiência do uso da água em condições de restrição hídrica (BARROS & SOARES, 2013; SANTOS et al., 2014).

Os principais papéis atribuídos à presença de tricomas na superfície foliar é a redução da perda de água através da transpiração, e refletem o excesso de luminosidade, reduzindo a fotoinibição do aparato fotossintético e contra danos UV (XIAO et al., 2017). *M. urundeuva* é um exemplo de espécie com a presença de tricomas multicelulares que cobrem toda a superfície dos folíolos, o que proporciona a reflexão de parte da luz, evitando altas temperaturas e consequentemente reduzindo a perda de água (MACHADO & CARMELLO-GUERREIRO, 2001; SANT'ANA-SANTOS et al., 2006; SILVA et al., 2011). A redução na proporção de estômatos e aumento na produção de tricomas auxiliam as plantas em condições de restrição hídrica (QUARRIE & JONES, 1977).

Os folíolos de *M. urundeuva* são caracterizados como anfi-hipoestomáticos por apresentarem maior número de estômatos na face abaxial, envolvidos por um número variável de células que não diferem em formato e tamanho das demais células epidérmicas. Esse posicionamento reduz a perda de água por transpiração (SILVA et al., 2011).

Sabe-se que o aumento da densidade e/ou a redução no tamanho dos estômatos são fatores reconhecidamente importantes para adaptabilidade ou tolerância de plantas a diferentes condições adversas ao seu desenvolvimento (AMARAL DE MELO et al., 2017). Figueirôa et al. (2004) verificaram redução na densidade estomática em plantas jovens de *M. urundeuva* em condições de baixa disponibilidade hídrica. Segundo os autores, esse comportamento deve refletir na eficiência da transpiração em espécies da Caatinga, tendo em vista que as plantas desse ecossistema apresentam movimentos estomáticos rápidos, curto período com estômatos abertos restringindo a transpiração e apresentando também transpiração cuticular baixa.



Melo et al. (2007) verificaram que em condições de restrição hídrica, plantas de *Paspalum paniculatum* aumentam a densidade estomática na face abaxial da epiderme, acompanhado com a redução no diâmetro estomático. Segundo os autores, essas variações no comportamento estomático é uma característica muito variável em função do ambiente onde as plantas se encontram e ocorrem freqüentemente em plantas submetidas a diferentes estresses.

Fu et al. (2012) avaliando as diferentes estratégias utilizadas por plantas perenes e caducas em floresta tropical seca, verificaram correlações entre a vida útil das folhas e a eficiência hidráulica do caule na estação seca, onde as folhas de plantas caducifólias, por exemplo, apresentaram maior eficiência hidráulica e maior capacidade fotossintética, conseguindo assim, maior ganho de carbono em curto período de tempo. Os autores concluem que a eficiência hidráulica do caule é de caráter evolutivo e correlacionam-se com a resistência à cavitação do xilema.

Em plantas de *M. urundeuva*, pertencente à família anacardiaceae, a presença de feixes vasculares de pequeno calibre auxiliam na autodefesa dessa espécie em períodos de seca, visto que feixes de calibre espesso pode favorecer a perda de água (ALQUINI et al., 2006; DUARTE et al., 2009).

A família Anacardiaceae é caracterizada pela presença de canais secretores ou dutos de látex e terpenos resiníferos e também apresentam cristais de oxalato de cálcio no parênquima e sílica em algumas células do xilema como estratégias adaptativas ao déficit hídrico (DUARTE et al., 2009).

Nascimento-Silva et al. (2007) estudando as características morfoanatômicas de folhas de *Spondias tuberosa* Arruda, descrevem que a espécie apresenta número considerável de cristais de oxalato de cálcio na região na nervura principal e poucos no mesofilo. Os autores relacionam essa característica com a alta incidência luminosa a que as plantas estavam expostas e reforçam que os prismas formados pelos cristais podem potencializar a energia luminosa, otimizando dessa maneira, as taxas fotossintéticas.

Tooulakou et al. (2016), desenvolveram uma hipótese acerca do papel dos cristais de oxalato em plantas sob condições de déficit hídrico: cristais de oxalato de cálcio representam uma fonte rica de grupos carboxi que pode ser convertido em CO<sub>2</sub> pela enzima oxalato oxidase quando a entrada de CO<sub>2</sub> atmosférico torna-se limitado em condições de déficit hídrico. Por fim, os autores reforçam a vantagem da presença de cristais em plantas sob déficit hídrico: economia de água e tolerância à seca.

### 4.3.2. Fisiológicas

Quando as plantas são expostas a situações de déficit hídrico exibem, frequentemente, respostas fisiológicas que resultam de modo indireto, na eficiência do uso da água, como um período de economia para períodos posteriores (SANTOS & CARLESSO, 1998).

A regulação do fechamento estomático nos períodos mais quentes do dia e a caducifolia, sendo esta última, característica da maioria das plantas da Caatinga, são estratégias fisiológicas que contribuem para a redução na perda de água ao longo da estação seca e mantém altas taxas fotossintéticas durante o período chuvoso (BARROS & SOARES, 2013; SANTOS et al., 2014).

Segundo Ranney et al (1990), o sucesso do crescimento de plantas em ambientes com baixa disponibilidade hídrica resulta da integração de várias características que contribuem para a tolerância ao déficit hídrico e que qualquer combinação de características para conferir o sucesso das plantas nesses ambientes é dependente das condições ambientais. Por exemplo, maior profundidade no enraizamento pode contribuir pouco para a tolerância à seca em locais onde os solos são superficiais. Nesses casos, a manutenção da turgescência com o baixo potencial hídrico e a alta eficiência no uso da água, pode ser particularmente importante para conferir tolerância à seca. Por outro lado, em ambientes com solos profundos, plantas com hábito de enraizamento profundo pode ser melhor adaptada ao déficit hídrico.

O déficit hídrico imposto em plantas de *M. urundeuva* com um ano de idade, submetidas a 14 dias de restrição hídrica, levou à diminuição da atividade fotossintética, caracterizada pela redução da condutância estomática e decréscimos na taxa máxima aparente de elétrons (QUEIROZ et al., 2002).

Costa et al. (2015) avaliando as trocas gasosas em *M. urundeuva* sob condições de suspensão de rega, observaram que o déficit hídrico promoveu a redução progressiva na condutância estomática, na transpiração, na fotossíntese e da eficiência no uso da água pelas plantas. Segundo os autores, após a reidratação, as plantas restabeleceram rapidamente os padrões hídricos, entretanto, para a condutância estomática, a recuperação ocorreu de maneira gradativa, e apenas no 18º dia após a retomada da rega, foi observada igualdade estatística entre os tratamentos.

Segundo Carlesso (1995), a absorção de água do solo pelas plantas está relacionada com a produtividade de três maneiras: 1) está relacionada com a demanda evaporativa, determinando se a planta está ou não em condições de déficit hídrico; 2) a extensão da absorção de água, que determina a produtividade em condições de limitação hídrica; 3) e a variação temporal da absorção de água, que controla o tempo de produção de biomassa em condições de déficit hídrico,

implicando na redistribuição de biomassa para órgãos economicamente importantes da planta, por exemplo, as raízes.

Em condições de estresse hídrico moderado é possível verificar o aumento no crescimento da raiz, podendo alcançar uma área cerca de duas a três vezes maior que a parte aérea, o que constitui uma característica de plantas adaptadas ao clima semiárido (BARBOSA et al., 2013; SOUZA et al., 2014; DAVID et al., 2016). A regulação do crescimento no ápice radicular por meio de um sistema sensorial também desempenha um importante papel na resposta adaptativa ao estresse hídrico. O alongamento de raízes primárias, bem como de pelos radiculares, tem sido descrito como uma resposta adaptativa das plantas em condições de baixo potencial hídrico (SANTOS & CARLESSO, 1998; ASHRAF & HARRIS, 2013). Entretanto, quando a densidade radicular é baixa, especialmente nas camadas mais profundas, nem toda água disponível é extraída pela planta durante o período de restrição hídrica. Por isso, a intensidade do déficit hídrico, pode ser influenciada também pela capacidade de captação de recursos pela espécie (CARLESSO, 1995).

Pessoa et al. (2017) observaram que plantas de *Handroanthus impetiginosus* em condições severas de déficit hídrico, com redução de 57% no conteúdo relativo de água, e de 95% na condutância estomática, conseguiram recuperar os parâmetros fisiológicos quando foram reidratadas no 10º dia de suspensão da rega, comprovando que o déficit hídrico imposto não afetou a eficiência no uso da água pelas plantas.

#### **4.3.3. Bioquímicas**

Outras estratégias foram desenvolvidas pelas plantas como mecanismos de adaptação que lhes permitem perceber as tensões do ambiente e regulam rapidamente sua fisiologia e metabolismo para lidar com esses estresses por meio de processos biológicos. Esses mecanismos incluem respostas bioquímicas, que desencadeiam, por exemplo, maior produção e acúmulo de solutos compatíveis, tais como aminoácidos e carboidratos para o ajustamento osmótico (OLIVEIRA et al., 2013; MONTEIRO et al., 2014; MOURA et al., 2016).

Diversos estudos relatam o acúmulo de solutos em condições de déficit hídrico (MOHAMMADKHANI & HEIDARI, 2008; SILVA et al., 2009; GARCIA et al., 2011; 2010; SLAMA et al. 2015), onde o tipo e a quantidade do soluto acumulado irá depender da espécie, da intensidade e da duração do período de restrição hídrica (COSTA et al., 2015). O acúmulo de solutos nas células faz com que o potencial hídrico da planta fique menor que o do solo, possibilitando a absorção de água pelas raízes (CHAVES-FILHO & STACCIARINI-SERAPHIN, 2001).

Plantas de *M. urundeuva* com doze meses de idade, quando foram submetidas a déficit hídrico por 12 dias, apresentaram aumento de 41% nos teores de carboidratos solúveis. Os teores de aminoácidos livres totais foi 3 vezes maior nas plantas submetidas ao déficit hídrico, o que pode ter sido reflexo do aumento na proteólise ou inibição da síntese protéica (COSTA et al., 2015).

Carboidratos desempenham outro importante papel no que diz respeito à proteção contra danos causados pelo déficit hídrico, pois ajudam a proteger as plantas impedindo os danos celulares causados por espécies reativas de oxigênio (EROs) (BARNABY et al., 2013), atuando como sinalizadores metabólicos em resposta à alterações ambientais (CHAVES et al., 2004).

Em plântulas de *Arabidopsis thaliana* tratadas com atrazina e sacarose foram capazes de ativar eficientes sistemas de defesa antioxidantes devido às mudanças nos níveis de ROS, enquanto que, na ausência de sacarose, as plântulas tratadas apenas com atrazina não conseguiram desenvolver plenamente estes mecanismos de defesa (RAMEL et al., 2009).

A glicose é outro exemplo de carboidrato envolvido na proteção das plantas ao déficit hídrico. É uma das principais fontes de carbono e também é o precursor inicial para síntese de carotenoide e ascorbato, bem como na síntese de esqueletos carbônicos de aminoácidos, incluindo a cisteína, glutamina e glicina os quais são constituintes da glutatona, compostos envolvidos na defesa das plantas contra o estresse oxidativo (COUEÉET et al., 2006; BOLOURI-MOGHADDAM et al., 2010; CHEYNIER et al., 2013).

Segundo Carvalho (2005), O acúmulo de aminoácidos e carboidratos em plantas de *Schizolobium amazonicum* em condições de déficit hídrico, pode ser decorrente da restrição na síntese de proteínas e da hidrólise das reservas de amido. Além de reduzirem o potencial osmótico, servem de reservas de carbono e nitrogênio para a imediata retomada do crescimento quando as condições ambientais voltam a ser favoráveis.

Outra importante resposta observada em plantas adaptadas às condições de déficit hídrico é a capacidade de manter níveis adequados de clorofila, que provavelmente está relacionada à tolerância e eficiência fotossintética, onde essas respostas podem estar atreladas à atividade de enzimas envolvidas na biossíntese de clorofila, ou estratégias que reduzem a degradação desses pigmentos evitando, assim, a redução dos níveis de clorofila em condições de estresse (ASHRAF & HARRIS, 2013). A redução do teor de clorofila em plantas sob estresse osmótico pode ser um sintoma do estresse oxidativo, resultado da foto-oxidação e degradação da clorofila, onde baixas concentrações de pigmentos fotossintéticos podem limitar o potencial fotossintético e conseqüentemente na produção de compostos do metabolismo primário (JAMIL et al., 2007; ANJUM et al., 2011).

Condições ambientais estressantes podem desencadear o aumento na produção de EROs, moléculas oxidantes que podem causar danos na estrutura celular, por exemplo, o peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ), o radical superóxido ( $\bullet O_2^-$ ), o radical hidroxila ( $\bullet OH$ ) e o oxigênio singlete ( $^1O_2$ ), principalmente nos cloroplastos, mitocôndrias e nos peroxissomos (BATKOVÁ et al., 2008; CHOUDHURY et al., 2017). O aumento na produção de EROs em plantas submetidas ao déficit hídrico, é um evento inicial de resposta que atua como um massageiro para desencadear reações de defesa antioxidante nas plantas (ANJUM et al., 2011).

As plantas possuem um sistema de defesa antioxidante (enzimático e não enzimático) que previne possíveis danos ocasionados por EROs. O sistema de defesa antioxidante enzimático é representado principalmente pelas enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), peroxidase (POD) e glutathione redutase (GR) (SILVA et al., 2015; VIEIRA et al., 2017).

A capacidade das plantas em regular o sistema antioxidante enzimático pode ser um atributo importante relacionado à tolerância à seca (AHMED et al., 2009). A sincronia entre a atividade de SOD, APX e CAT, por exemplo, é importante porque a SOD dismuta o  $\bullet O_2^-$  gerando  $H_2O_2$  e este, é removido pelas enzimas APX e CAT. A alta atividade da SOD não acompanhada pela atividade da APX e CAT, pode acarretar em acúmulo de  $H_2O_2$  (PAN et al., 2006), levando a formação de outras EROs, através de reação com íons ferrosos ( $Fe^{2+}$ ) e formar o radical hidroxila ( $\bullet OH$ ), um dos principais responsáveis pela peroxidação lipídica em membranas (GILL & TUTEJA, 2010; SEWELAM et al., 2016). Reações entre EROs e os sistemas biológicos podem acarretar danos a muitas classes de biomoléculas, incluindo a peroxidação de lipídios de membrana (ANJUM et al., 2011).

Plantas de aroeira com um ano de idade e submetidas à suspensão total da rega por 14 dias, apresentaram aumento de 31% na peroxidação lipídica, com rápida recuperação dos padrões de malondialdeído (MDA) após 6 horas de reidratação (QUEIROZ et al., 2002).

Os componentes do sistema de defesa não enzimáticos consistem de compostos com baixo peso molecular com ação protetora, por exemplo, glutathione, ácido ascórbico, tocoferol e carotenoides (FERREIRA et al., 2007; SILVA et al., 2015; VIEIRA et al., 2017).

Além de desempenharem a função de pigmentos acessório na fotossíntese, os carotenóides, por exemplo, apresentam função antioxidante devido ao seu baixo estado tripleto, permitindo a remoção da clorofila tripleto ( $Chl^*$ ) e  $^1O_2$ , sendo esta ERO, responsável pelo desenvolvimento de danos ao aparato fotossintético (HAVAUX, 2013). A manutenção dos níveis desses pigmentos em condições de déficit hídrico pode indicar tolerância frente ao estresse, onde esses pigmentos compreendem uma das primeiras respostas na linha de defesa das plantas, por desempenharem

importante papel na proteção das células contra danos oxidativos causados por EROs (HEATON & MARANGONI, 1996; HASSAN et al., 2015; PARK & JUNG, 2016). Já foi comprovado que mutantes de *Arabidopsis thaliana* deficientes em carotenoides estão mais sensíveis ao dano fotooxidativo causado por EROs (ALURU et al., 2009).

## 5. REFERÊNCIAS

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

ALBUQUERQUE, U. P.; OLIVEIRA, R. F. Is the use-impact on native caatinga species in Brazil reduced by the high species richness of medicinal plants? **Journal of Ethnopharmacology**, v. 113, p.156 – 170, August 2007.

ALBUQUERQUE, U. P.; ARAÚJO, E. L.; EL-DEIR, A. C. A.; LIMA, A. L. A.; SOUTO, A.; BEZERRA, B. M.; FERRAZ, E. M. N.; FREIRE, E. M. X.; SAMPAIO, E. V. S. B.; LAS-CASAS, F. M. G.; MOURA, G. J. B.; PEREIRA, G. A.; MELO, J. G.; RAMOS, M. A.; RODAL, M. J. N.; SCHIEL, N.; LYRA-NEVES, R. M.; ALVES, R. R. N.; AZEVEDO-JÚNIOR, S. M.; TELINO JÚNIOR, W. R.; SEVERI, W. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. **The Scientific World Journal**, p. 18.May 2012.

ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M. R. T.; COSTA, C. G.; BARROS, C. F. Epiderme. In: Apezatto-da-Glória, B.; Carmello-Guerreiro, S. M. **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Viçosa: UFV, 2006. Cap.3, p. 87 - 96.

ALURU, M.R., ZOLA, J., FOUDEE, A. AND RODERMEL, S.R. Chloroplast photooxidation-induced transcriptome reprogramming in *Arabidopsis thaliana* white leaf sectors. **Plant Physiol.** v.150, p.904 – 923, 2009.

ALVES, P. M.; QUEIROZ, L. M. G.; PEREIRA, J. V.; PEREIRA, M. S. V. Atividade antimicrobiana, antiaderente e antifúngica in vitro de plantas medicinais brasileiras sobre microrganismos do biofilme dental e cepas do gênero *Candida*. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v.42, n.2, p. 222 - 224, 2009.

AMANCIO ALVES, J. J.; ARAÚJO, M. A.; SANTOS DO NASCIMENTO, S. Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, Mossoró, v.22, n3, p 126 - 135, julho/setembro 2009.

AMARAL DE MELO, L.; CABRAL DE MELO, H.; DAVIDE, A. C.; CASTRO, E. M.; SANTOS, J. P. Estaquia e efeito da deficiência hídrica ou inundação sobre características morfoanatômicas de *Cestrum axillare* Vell. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 1, p. 325 - 337, jan.- mar., 2017.

ANDRADE, M. W.; LUZ, J. M. Q.; LACERDA, A. S.; MELO, P. R. A. Micropropagação da aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Fr. All)<sup>1</sup>. **Ciênc. agrotec.**, Lavras, v.24, n.1, p. 174 - 180, jan. / mar., 2000.

ANDRADE, A. P.; BRITO, C. C.; SILVA JÚNIOR, J.; COCOZZA, F. D. M.; SILVA, M. A. V. Estabelecimento inicial de plântulas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão em diferentes substrato. **Revista Árvore**, Viçosa, v.37, n.4, p. 737 - 745. 2013.

ANDRADE-LIMA, D. Estudos Fitogeográficos de Pernambuco. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica**, Recife, v. 4, p. 243 - 274, 2007.

ANJUM, S. A.; XIE, X; WANG, L.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026 - 2032, May, 2011.

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v.51, p.163 - 190, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>>, acesso: dezembro de 2017.

BARBOSA, M. L.; SILVA, T. G. F.; SILVA, A. C.; ALMEIDA, M. G.; LIMA, A. L. A.; SOUZA, C. A. A. Crescimento Inicial de Espécies Ocorrentes no Semiárido Brasileiro: Biomassa, Biometria e Análise Morfogênica. **Revista Brasileira de Geografia Física** v.6, n.3, p. 522 - 539, 2013.

BARBOSA, A. S.; ANDRADE, A. P.; PEREIRA JÚNIOR, L. R.; ALCÂNTARA BRUNO, L. R.; MEDEIROS, R. L. S.; BARBOSA NETO, M. A. Estrutura populacional e espacial de *Cereus jamacaru* dc. Em duas áreas de caatinga do agreste da Paraíba, Brasil. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 1, p. 315 - 324, jan. - mar., 2017.

BARNABY, J. Y.; KIM, M.; BAUCHAN, G.; BUNCE, J.; REDDY, V.; SICHER, R. C. Drought Responses of Foliar Metabolites in Three Maize Hybrids Differing in Water Stress Tolerance. **Plos One**, v.8, 2013. Disponível em: < <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077145>>, acesso: novembro de 2017.

BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. **Rev. Ciênc. Agron.**, Fortaleza, v. 44, n. 1, p. 192 - 198. Jan., 2013.

BARROSO, G. M.; PEIXOTO, A. L.; COSTA, C. G.; ICHASO, C. L. F.; GUIMARÃES, E. F.; LIMA, H. C. Sistemática de Angiospermas do Brasil. v. 2, Universidade Federal de Viçosa, **Imprensa Universitária**, Viçosa, 1991.

BATKOVÁ, P.; POSPÍŠILOVÁ, J.; SYNKOVÁ, H. Production of reactive oxygen species and development of antioxidative systems during in vitro growth and ex vitro transfer. **Biologia Plantarum**, v. 52, n. 3, p. 413 - 422, 2008. Disponível em: < <https://doi.org/10.1007/s10535-008-0085-5>>, acesso: setembro de 2017.

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

BOLOURI-MOGHADDAM, M. R.; ROY, K. L.; XIANG, L.; ROLLAND, F.; ENDE, W. V. D. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. **FEBS Journal**, v. 277, p. 2022 – 203, 7April, 2010. Disponível em: < doi:10.1111/j.1742-4658.2010.07633.x>, acesso: setembro de 2017.

CAMPOS FILHO, E. M.; SARTORELLI, P. A. R. - Guia de árvores com valor econômico. **Agroicone**, São Paulo , ISBN 978-85-5655-000-2. p.57, 2015.

CARDERALLI, A.; COSTA, R. B.; AZEVEDO, L. P. A.; RIBEIRO, E. S.; BATISTA, B. M. F.; MELO E SOUSA, R. A. T. Seleção precoce em progênies de meios irmãos de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. via metodologia reml/blup. **Ambiência Guarapuava** (PR), v. 9, n. 3, p. 605-607, set/dez., 2013. Disponível em : <http://revistas.unicentro.br/index.php/ambiencia/article/view/1665/68>, acesso: março de 2017.

CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extraível e a profundidade das culturas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 25, n.1, p. 183 - 188. 1995.

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

CARVALHO, C. J. R. Respostas de plantas de *Schizolobium amazonicum* [*S. parahyba* var. *amazonicum*] E *Schizolobium parahyba* [*Schizolobium parahybum*] à deficiência hídrica. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 29, n. 6, p. 907 - 914, 2005.

CENTRO NORDESTINO DE INFORMAÇÕES SOBRE PLANTAS (CNIP). **Aroeira**. BRASIL. Disponível em:<http://www.cnip.org.br/>, acesso: jun. 2017.

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

CHAVES FILHO, J. T.; STACCIARINI-SERAPHIN, E. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. **Revista brasil. Bot.**, São Paulo, v. 24, n. 2, p.199 - 204, jun. 2001.

CHEYNIER, V.; COMTE, G.; DAVIES, K. M.; LATTANZIO, V.; MARTENS, S. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 72, p.1 - 20, 2013.

CHOUDHURY, F. K.; RIVERO, R. M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress Combination. **The Plant Journal**, v. 90, p. 856 – 867, 2017. Disponível em :< <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.13299/epdf>>, acesso: janeiro de 2018.

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

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



COUEÉ, I.; SULMON, C. C.; GOUESBET, G.; AMRANI, A. E. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 3, p. 449–459, January 2006. Disponível em: <doi:10.1093/jxb/erj027>, acesso: outubro de 2016.

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

DAVID, T. S.; PINTO, C. A.; NADEZHDINA, N.; DAVID, J. S. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. Sob diferentes regimes hídricos. **Revista Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 2, p. 345-354, abr.-jun., 2016.

DORNELES, M. C.; RANAL, M.; SANTANA, D. G. Germinação de diásporos recém-colhidos de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) ocorrente no cerrado do Brasil Central. **Revista Brasil. Bot.**, v.28, n.2, p.399 - 408, abr.-jun. 2005.

DRUMOND, M. A.; KIILL, L. H. P.; LIMA, P. C. F.; OLIVEIRA, M. C.; OLIVEIRA, V. R.; ALBUQUERQUE, S. G.; NASCIMENTO, C. E. S.; CAVALCANTI, J. **Estratégias para o Uso Sustentável da Biodiversidade da Caatinga**. Petrolina, 23 p., 2000. Disponível em: <http://biodiversitas.org.br/caatinga/relatorios/uso\_sustentavel.pdf >, acesso: agosto de 2017.

DUARTE, M. R.; SCHRODER, L. M.; TOLEDO, M. G.; YANO, M; MACHADO, A. A.; MODOLO, A. K. Anatomia foliar comparada de espécies de aroeira: *Myracrodruon urundeuva* Allemão e *Schinus terebinthifolius* Raddi. **Visão Acadêmica**, Curitiba, v. 10, n. 1, p. 18 - 29, 2009. Disponível em: http://dx.doi.org/10.5380/acd.v10il.21315, acesso: novembro de 2017.

DUTILH, J.H.; FERNANDEZ, E.P.; PENEDO, T.S.A.; MORAES, M.M.V.; MESSINA, T. Amaryllidaceae. In: **Livro Vermelho da Flora do Brasil**. 1. ed. - Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2013.

FERREIRA, I. C.F.R.; ABREU, R. M. V. Stress Oxidativo, Antioxidantes e Fitoquímicos. **Bioanálise**, Ano IV, n. 2, jul - dez., 2007.

FIGUEIRÔA, J. M.; BARBOSA, D. C. A.; SIMABUKURO, E. A. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. **Acta bot. bras.** v.18, n. 3, p.573 – 580, jan., 2004.

**FLORA DO BRASIL**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/PrincipalUC/PrincipalUC.do#CondicaoTaxonCP. Acessado em: 29 de janeiro de 2018.

FORZZA, R. C.; BAUMGRATZ, J. F. A.; COSTA, A.; HOPKINS, M.; LEITMAN, P. M.; LOHMANN, L. G.; MARTINELLI, G.; MORIM, M. P.; COELHO, M. A. N.; PEIXOTO, A. L.; PIRANI, J. R.; QUEIROZ, L. P.; STEHMANN, J. R.; WALTER, B. M. T.; & ZAPPI, D. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. **Catálogo de plantas e fungos do Brasil** [online]. Estúdio: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Introdução: as angiospermas do Brasil, p. 78-89. v. 1. ISBN 978-85-8874-242-0. http://books.scielo.org, 2010.

FREIRE ALLEMÃO, F. Relatório da Seção Botânica. In *Trabalhos da Comissão científica de exploração*. I. Introdução. Rio de Janeiro: **Laemmert**. p. 93-119. 1862.

FREITAS, M. L. M.; AUKAR, A. P. A.; SEBBENN, A. M.; MORAES, M. L. T.; LEMOS, E. G. M. Variabilidade genética intrapopulacional em *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. por marcador AFLP **Scientia Forestalis**, n. 68, p.21-28, ago., 2005.

FU, P.; JIANG, Y.; WANG, A.; BRODRIBB, T. J.; ZHANG, J.; ZHU, S.; CAO, K. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, p. 189 – 199, 2012.

GAINO, A. P. S. C.; MORAES, M. L. T.; MOREIRA, J. P.; CARDIN, L. T.; MORAES, M. A.; SILVA, A. M.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Mating system in *Myracrodruon urundeuva* (Anarcadiaceae): implications for conservation genetics. **Revista Brasil. Bot.**, v.34, n.4, p.545 - 551, out. - dez., 2011.

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

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

GRISI, F. A.; ALVES, J. D.; CASTRO, E. M.; OLIVEIRA, C.; BIAGIOTTI, G.; MELO, L. A. Avaliações anatômicas foliares em mudas de café 'catuai' e 'siriema' submetidas ao estresse hídrico. **Ciênc. agrotec.**, Lavras, v. 32, n. 6, p. 1730 - 1736, nov. / dez., 2008.

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

HASSAN, M.; FUERTES, M. M.; SÁNCHEZ, F. J. R.; VICENTE, O.; BOSCAIU, M. Effects of Salt and Water Stress on Plant Growth and on Accumulation of Osmolytes and Antioxidant Compounds in Cherry Tomato. **Not Bot Horti Agrobo**, Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.15835/nbha4319793>>, v. 43, n. 1, p.1 - 11, 2015.

HAVAUX, M. Carotenoid oxidation products as stress signals in plants. **The Plant Journal**, disponível em:< <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.12386/epdf>>, v. 79, p. 597 – 606, 2013.

HEATON, J. W.; MARANGONI, A. G. 1996. Chlorophyll degradation in processed foods and senescent plant tissues. **Trends in Food Science & Technology.**, v. 7, n. 1, p. 8-15, January 1996.

JAMIL, M.; REHMAN, S. U.; LEE, K. J.; KIM, J. M.; KIM, H.; RHA, E. S. Salinity reduced growth PH2 photochemistry and chlorophyll content in *Radish*. **Sci. Agric.**, Piracicaba, Braz., v. 64, n. 2, p. 111 - 118, March / April 2007.

JIANG, M.; ZHANG, J. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 379, p. 2401 - 2410, December 2002.

KAVAMURA, V. N.; TAKETANI, R. G.; LANÇONI, M. D.; ANDREOTE, F. D.; MENDES, R.; MELO, I. S. Water regime influences bulk soil and rhizosphere of *Cereus jamacaru* bacterial

communities in the Brazilian Caatinga Biome. **Plos One**, v. 8, n. 9, p. 1 - 10, 2014. Disponível em: < <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073606> >, acesso: setembro de 2017.

KEYVAN, S. The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars. **Journal of Animal & Plant Sciences**, v. 8, n. 3, p. 1051- 1060, 2010. Disponível em: <http://www.biosciences.elewa.org/JAPS>, acesso : março de 2017.

KILL, L. H. P. Plantas da Caatinga Ameaçadas de Extinção e Sua Associação Com Polinizadores. In: **Segunda semana de polinizadores**. Petrolina, PE: Embrapa Semiárido, 84 p.: il. Documentos, 229. ISSN 1808-9998. 2009.

KIILL, L. H. P.; MARTINS, C. T. V. D.; SILVA, P. R. Biologia reprodutiva de duas espécies de Anacardiaceae da caatinga ameaçadas de extinção. In: MOURA, A. N.; ARAÚJO, E. L.; ALBUQUERQUE, U. P. **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. Bauru, Canal 6, v. 2, 538p. 2010.

LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. Ecologia e conservação da caatinga: uma introdução ao desafio. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e conservação da Caatinga**. 822p. 2003.

LUCENA, R. F. P; FARIAS, D. C.; CARVALHO, T. K. N.; LUCENA, C. M.; VASCONCELOS NETO, C. F. A.; ALBUQUERQUE, U. P. Uso e conhecimento da aroeira (*Myracrodruon urundeuva*) por comunidades tradicionais no Semiárido brasileiro. **Sitientibus série Ciências Biológicas**, v.11, n. 2, p. 255 – 264, 2011.

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

LUZ,C.L.S.; PIRANI,J.R.; VALENTE, A.S. M; FERNANDEZ, E.P.; PENEDO, T. S. A.; BORGES, R. A. X. ANACARDIACEAE. In: **Livro Vermelho da Flora do Brasil**. 1. ed. - Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2013.

MACHADO, S. R.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Estrutura e desenvolvimento de canais secretores em frutos de *Terebinthifolius raddi* (Anacardiaceae). **Acta Bot. Bras.**, v. 15, n. 2. p. 189 – 195, 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062001000200005>>, acesso: janeiro de 2018.

MACHADO e OLIVEIRA, Medicamentos Fitoterápicos na odontologia: evidências e perspectivas sobre o uso da aroeira-do-sertão (*Myracrodruon urundeuva* Allemão). **Rev. Bras. Pl. Med.**, Campinas, v.16, n.2, p. 283 - 289. 2014.

MEDEIROS, A. C. S.; SMITH, R.; PROBERT, R.; SADER, R. Comportamento fisiológico de sementes de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Fr. All.), em condições de armazenamento. **Bol. Pesq. Fl.**, Colombo, n. 40, p. 85 - 98, jan./jun., 2000

MEDRI, M. E.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasillensis* Müell. Arg. **Acta Amazonica**, v. 10, n. 3, p. 463 - 493. 1980.

MELO, H. C.; CASTRO, E. M.; SOARES, A. M.; MELO, L. A.; ALVES, J. D. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p.145 – 153, 2007.

MILES, L.; NEWTON, A. C.; DEFRIES, R. S.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.; KAPOS, V.; GORDON, J. E. J. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 491 – 505, 2006.

MAIA-SILVA, C.; SILVA, C. I.; HRNCIR, M.; QUEIROZ, R. T.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. **Guia de plantas visitadas por abelhas na caatinga**. Fortaleza – CE. Copyright Editora Fundação Brasil Cidadão, 1º Ed., 196 p. 2012.

MARIANO, K. R.; BARRETO, L. S.; SILVA, A. H. B.; NEIVA, G. K. P.; AMORIM, S. Fotossíntese e tolerância protoplasmática foliar em *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. submetida ao déficit hídrico. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 1, p. 72 - 77, Universidade Federal Rural do Semi-Árido Mossoró, Brasil. enero-marzo, 2009.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). BRASIL. **Portaria MMA Nº 443**, de 17 de dezembro de 2014. Disponível em: < <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal>>, acesso em: janeiro de 2018.

MITTERMEIER, R.; SCARANO, F. Ameaças globais à biodiversidade de plantas. In: MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. **Livro Vermelho da Flora do Brasil**. 1. ed. - Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. p. 20-25. 2013.

MOHAMMADKHANI, N.; HEIDARI, R. Drought-induced Accumulation of Soluble Sugars and Proline in Two Maize Varieties. **World Applied Sciences Journal**, v. 3, n. 3, p. 448 - 453, 2008.

MONTEIRO, J. G.; CRUZ, F. J. R.; NARDIN, M. B.; SANTOS, D. M. M. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.49, n.1, p.18 - 25, jan. 2014.

MOURA, A. R.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, J. A. A.; LIMA, T. V. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 2, p. 345-354, abr.-jun., 2016.

NASCIMENTO-SILVA, O.; ANTUNES DE PAIVA, J. G. Estudos morfológicos e anatômicos em folhas adultas de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae Lindley). **Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas**, v. 6, n. 2, marzo, p. 36 - 43, 2007.

NOBRE, P. Mudanças climáticas e desertificação: os desafios para o Estado Brasileiro. In: LIMA, R. C. C.; CAVALCANTE, A. M. B.; MARIN, A. M. P. **Desertificação e mudanças climáticas no semiárido brasileiro**. Instituto Nacional do Semiárido (INSA), Campina Grande - PB, p. 25 – 35, 2011.

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

OLIVEIRA, L. S.; DIAS, P. C.; BRONDANI, G. E. Micropropagação de espécies florestais brasileiras. **Pesq. flor. bras.**, Colombo, v. 33, n. 76, p. 439 – 453, 2013.

OLIVEIRA, F. P., FERNANDES FILHO, E. I., SOUZA, A. L., & SOARES, V. P. Mapping of Forests Monodominated by *Myracrodruon urundeuva* through Landsat/TM5 and Rapideye Images. *Floresta e Ambiente*, v. 22, p 322 - 333, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.090114>, acesso: outubro de 2017.

OLIVEIRA, F. A.; RORATO, V. C.; ALMEIDA-APOLONIO, A. A.; et al. In vitro antifungal activity of *Myracrodruon urundeuva* Allemão against human vaginal *Candida* species. **An Acad Bras Cienc.**, p. 1 - 10. 2017. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201720170254>, acesso: janeiro de 2018.

OLIVEIRA VIRGENS, I.; DELMONDEZ DE CASTRO, R.; GONZAGA FERNANDEZ, L.; PELACANI, C. R. Comportamento fisiológico de sementes de *myracrodruon urundeuva* fr. All. (anacardiaceae) submetidas a fatores abióticos. **Ciência Florestal**, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brasil, v. 22, n. 4, p. 681 – 692, outubro-diciembre, 2012.

PACHECO, M. V.; MATOS, V. P.; FERREIRA, R. L. C.; FELICIANO, A. L. P.; PINTO, K. M. S. EFEITO DE TEMPERATURAS E SUBSTRATOS NA GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. (ANACARDIACEAE). **R. Árvore**, Viçosa-MG, v. 30, n. 3, p. 359 - 367, 2006.

PAN, Y.; WU, L. J.; YU, Z. L. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). **Plant Growth Regul.**, v. 49, n. 157 – 165, 2006.

PENIDO, A. B.; MORAIS, S. M.; RIBEIRO, A. B.; ALVES, D. R.; RODRIGUES, A. L. M.; SANTOS, L. H.; MENEZES, J. E. S. A. Medicinal Plants from Northeastern Brazil against Alzheimer's Disease. **Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine**, p. 1-7, 2017. Disponível em: <<https://doi.org/10.1155/2017/1753673>>, acesso: janeiro de 2018.

PEREIRA, M. S. **Manual técnico: conhecendo e produzindo sementes de mudas da Caatinga**. Fortaleza: Associação Caatinga, ISBN: 978-85-7563-786-9. 86 p. ilustr., 2011.

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

PESSOA, J. L.; FREIRE A. L. O.; COSTA, A. S. Trocas gasosas de plantas de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, Lages, v.16, n. 3, p. 269 - 276, 2017

PILLAR, V. D. Estratégias adaptativas e padrões de variação da vegetação. Departamento de Botânica, **UFRGS**, 1994. Disponível em: <<http://www.ecoqua.ecologia.ufrgs.br>>, acesso: janeiro de 2018.

PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. In: Leal, I. R.; Tabarelli, M.; Silva, J. M. C. **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife : Ed. Universitária da UFPE, 822 p., 2003.

QUARRIE S. A.; JONES, H. G. Effects of Abscisic Acid and Water Stress on Development and Morphology of Wheat. **Journal of Experimental Botany**, v. 28, n. 102, p. 192 - 203, February 1977.

QUEIROZ, C.G.S.; GARCIA, Q. S.; LEMOS FILHO, J.P. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. **Braz. J. Plant Physiol.**, v. 14, n. 1, p. 59 – 63, 2002.

RAMEL, F.; SULMON, C.; BOGARD, M.; COUÉE, I.; GOUESBET, G. Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets. **BMC Plant Biology**, v. 9, n. 28, p. 1 – 18, 2009.

RANNEY, T. G.; WHITLOW, T. H.; BASSUK, N. L. Response of five temperate deciduous tree species to water stress. **Tree Physiology**, v. 6, p. 439 – 448, 1990.

ROQUE, A. A.; ROCHA, R. M.; LOIOLA, M. I. B. Uso e diversidade de plantas medicinais da Caatinga na comunidade rural de Laginhas, município de Caicó, Rio Grande do Norte (nordeste do Brasil). **Rev. Bras. Pl. Med.**, Botucatu, v. 12, n. 1, p. 31 - 42, 2010.

SALVADOR, I. S.; LEITE, R. S.; SOUZA, V. G.; ANDRADE, F. H. D.; BATISTA, R. S. A.; SOUZA, F. S.; MACEDO, R. O. The study of the acute and sub-acute oral toxicities of the nebulized extract of *Myracrodruon urundeuva* Allemão in rabbits. **Int J Pharm Pharm Sci**, v. 9, n. 4, p.154 – 160, 2017.

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

SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; THADEO, M.; MEIRA, R. M. S. A.; ASCENSÃO, L. Anatomia e histoquímica das estruturas secretoras do caule de *Spodias dulcis* Fost. F. (Anacardiaceae). **Ver. Árvore**, v. 30, n. 3, 2006.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.2, n.3, p. 287 - 294, 1998.

SANTOS, M. G.; OLIVEIRA, M. T.; FIGUEIREDO, K. V.; FALCÃO, H. M.; ARRUDA, E. C. P.; ALMEIDA-CORTEZ, J.; SAMPAIO, E. V. S. B.; OMETTO, J. P. H. B.; MENEZES, R. S. C.; OLIVEIRA, A. F. M.; POMPELLI, M. F.; ANTONIO, A. C. D. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theor. Exp. Plant Physiol.**, v. 26 p. 83–99, março de 2014.

SANTOS, A. L. L. M.; LIMA, J. D. P.; ANDRADE, C. R.; et al. *Myracrodruon urundeuva* Allemão: Chemical composition, antioxidant activity, antimicrobial activity and inotropic effect. **Afr. J. Biotechnol.** v. 16, n. 21, p. 1230 - 1241, 24 May 2017.

SEWELAM, N., KAZAN, N., SCHENK, P.M., Global Plant Stress Signaling: Reactive Oxygen Species at the Cross-Road. **Front. Plant Sci.**, v. 7, n. 187, p. 1 – 21, 2016.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; VALE, F. H. A.; MELO, N. F.; ARAÚJO, F. P. Water relations and organic solutes production in four umbu tree (*Spondias tuberosa*) genotypes under intermittent drought. **Braz. J. Plant. Physiol.**, v. 21, n. 1, p. 43 - 53, 2009.

SILVA, O. N.; LEITE, D. S.; BERNARDES, L. A.; PAIVA, J. G. A. Morphology, anatomy and histochemistry of the leaves of *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, v.10, n.1, p. 56 – 66, 2011.

SILVA, M. I. G.; MELO, C. T. V.; VASCONCELOS, L. F.; CARVALHO, A. M. R.; SOUSA, F. C. F. Bioactivity and potential therapeutic benefits of some medicinal plants from the Caatinga (semi-arid) vegetation of Northeast Brazil: a review of the literature. **Rev. Bras. Farmacogn. Braz. J. Pharmacogn.**, v. 22, n. 1, p. 193 – 207, 2012.

SILVA, N.; LUCENA, R. F. P.; LIMA, J. R. F.; LIMA, G. D. S.; CARVALHO, T. K. N.; SOUSA JÚNIOR, S. P.; ALVES, C. A. B. Conhecimento e Uso da Vegetação Nativa da Caatinga em uma Comunidade Rural da Paraíba, Nordeste do Brasil. **Bol . Mus . Biol . Mello leitão**, n. 34, p. 5 – 37, abril de 2014.

SILVA, P. A.; OLIVEIRA, I. V.; RODRIGUES, K. C. B.; COSME, V. S.; BASTOS, A. J. R.; DETMANN, K. S. C.; CUNHA, R. L.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees**, p. 1 – 12, 2015.

SILVA, L. L. H.; OLIVEIRA, E.; CALEGARI, L. PIMENTA, M. C.; DANTAS, M. K. L. Características Dendrométricas, Físicas e Químicas da *Myracrodruon urundeuva* e da *Leucaena leucocephala*. **Floresta e Ambiente**, v. 24, 2017. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.002216>>, acesso: janeiro de 2018.

SIQUEIRA FILHO, J. A.; SANTOS, A. P. B.; NASCIMENTO, M. F. S.; ESPÍRITO SANTO, F. S. **Guia de campo de árvores da caatinga**. Petrolina: Editora e gráfica Franciscana Ltda, v.1, 64 p., 2009.

Slama, I.; Abdelly, C.; Bouchereau, A.; Flowers, T.; Saviouré, A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. **Annals of Botany**, v. 115, p. 433 – 447, 2015.

SOUZA, M.T.C. et al. Caracterização climática e o efeito do estresse hídrico sob as plantas nativas da caatinga. **PUBVET**, Londrina, v. 8, n. 1, Ed. 250, Art. 1655, Janeiro, 2014.

SOUZA, A. S.; ALBUQUERQUE, U. P.; NASCIMENTO, A. L. B.; SANTORO, F. R.; AVILEZ, W. M. T.; LUCENA, R. F. P.; MONTEIRO, J. M. Temporal evaluation of the Conservation Priority Index for medicinal plants. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 2, p. 169 – 179, April-June 2017.

SRIVASTAVA, S.; SRIVASTAVA, M. Influence of water stress on morpho-physiological and biochemical aspects of medicinal plant *Stevia rebaudiana*. **Life Sciences Leaflets**. n. 49, p. 35 – 43, 2014.

TOOULAKOU, G.; GIANNOPOULOS, A.; NIKOLOPOULOS, D.; BRESTA, P.; DOTSIKA, E.; ORKOULA, M. G.; KONTOYANNIS, C. G.; FASSEAS, C.; LIAKOPOULOS, G.; KLAPA, M. I.; KARABOURNIOTIS, G. Reevaluation of the plant “gemstones”: Calcium oxalate crystals sustain photosynthesis under drought conditions. **Plant Signaling & Behavior**, v. 11.n. 9 p. 1 - 4, 2016.

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

VASCONCELOS, M. F.; D'ANGELO NETO, S.; HOFFMANN, D.; GOMES, H. B. Natural history notes on parrots feeding on fruits of *Myracrodruon urundeuva* (Anacardiaceae) in three South American dry forest regions. *Cotinga*, v, 26, p. 15-19, April 2006.

VIEIRA, E. A.; SILVA, M. G.; MORO, C. F.; LAURA, V. A. Physiological and biochemical changes attenuate the effects of drought on the Cerrado species *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 115, 472 – 483, 2017. Disponível em:<doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.04.022>, acesso: dezembro de 2017.

XAVIER, A. C. F.; SILVA-NETO, C. M.; MARTINS, T. O.; FERREIRA, F. G.; MONTEIRO, M. M.; OLIVEIRA, G. M.; VENTUROLI, F. Growth and volume of *Myracrodruon urundeuva* Allemão after ten years of silvicultural interventions. **AJCS**, v. 11, n. 03, p. 271 – 276, 2017.

XIAO, K.; MAO, X.; LIN, Y.; XU, H.; ZHU, Y.; CAI, Q.; XIE, H.; ZHANG, J. Trichome, a functional diversity phenotype in plant. **Mol Biol**. v. 6, n. 1, 2017.



## CAPÍTULO I

---

**ESTRESSE OXIDATIVO E CRESCIMENTO EM PLANTAS JOVENS DE  
*Myracrodruon urundeuva* Allemão EM DIFERENTES SUBSTRATOS E  
REGIMES HÍDRICOS**

---

A ser enviada ao periódico **Biochemical Systematics and Ecology**

1 **Estresse oxidativo e crescimento em plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva***  
2 **Alleirão em diferentes substratos e regimes hídricos**

3  
4 L. M. Souza<sup>a</sup>, M. R. Barbosa<sup>a</sup>, J. R. Z. Salazar<sup>a</sup>, C. Ulisses<sup>a, \*</sup>, T. R. Camara<sup>a</sup>

5 <sup>a</sup>*Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, Universidade Federal Rural de Pernambuco,*  
6 *Recife, Pernambuco, 52171-900, Brasil*

7 **Resumo**

8 Plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Alleirão foram avaliadas visando  
9 identificar e compreender as estratégias bioquímicas e fisiológicas dessa espécie frente ao  
10 déficit hídrico em diferentes tipos de substratos. O estudo foi realizado em casa de vegetação  
11 utilizando plantas com três meses de idade, cultivadas em areia ou em solo em condições de  
12 rega contínua (RC) ou suspensão total da rega (SR) por 30 dias. Posteriormente, as plantas  
13 submetidas à restrição hídrica voltaram a ser irrigadas por 15 dias. Todas as avaliações foram  
14 feitas aos 30 e 45 dias, correspondendo ao período de restrição hídrica e ao final da retomada  
15 da rega, respectivamente. Foram avaliadas as taxas de crescimento absoluto (TCA), altura do  
16 caule, balanço relativo foliar (BRF), atividade enzimática da superóxido dismutase (SOD),  
17 ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT), teor de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e de  
18 malondialdeído (MDA). A restrição hídrica reduziu em 46% o crescimento do caule nas  
19 plantas. Quando reidratadas, as plantas cultivadas em areia apresentaram um balanço foliar  
20 relativo (BFR) negativo (- 0,09). Nas plantas sob déficit hídrico a atividade das enzimas SOD  
21 e APX apresentaram aumento de 46 e 31%, respectivamente. Semelhantemente, os teores de  
22 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> foram 64% superior nas plantas sob déficit hídrico, enquanto que e o MDA foi quatro  
23 vezes maior, quando comparado com as plantas com rega contínua. A retomada da rega nas  
24 plantas submetidas ao déficit hídrico mostrou novos padrões na atividade enzimática na  
25 proteção contra danos oxidativos. O restabelecimento da rega favoreceu a redução dos teores  
26 de MDA nas plantas cultivadas em areia por meio da ativação do sistema de defesa  
27 antioxidativo enzimático. As respostas antioxidantes e de crescimento de plantas de  
28 *Myracrodruon urundeuva* são diferentes em função do tipo de substrato e da disponibilidade  
29 hídrica.

30 *Palavras chave:* enzimas antioxidantes, Caatinga, déficit hídrico, aroeira.

31 \* Autor correspondente. E-mail: claulisses@gmail.com (C. Ulisses).

32 *Abreviações:* TCR- taxa de crescimento relativo; TCA – taxa de crescimento absoluto; RC –  
33 rega contínua; SR – suspensão de rega; APX – ascorbato peroxidase; CAT - catalase; SOD -  
34 superóxido dismutase; H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> - peróxido de hidrogênio; MDA- malondialdeído; BFR – balanço  
35 foliar relativo; EROs – espécies reativas de oxigênio.

## 36 1. Introdução

37 A Caatinga, floresta tropical sazonal seca, compõe uma vasta área no Nordeste brasileiro  
38 (844.453 km<sup>2</sup>), onde algumas espécies endêmicas encontra-se altamente ameaçadas de  
39 extinção e grande parte dessas espécies é amplamente conhecida e utilizada na medicina  
40 popular de forma comercial, como fitoterápicos, extração da madeira para construção de  
41 cercas, casas e para isso essas plantas são utilizadas pelas populações de maneira exploratória  
42 e não renovável (Silva et al. 2012; Miles et al. 2006).

43 Os estudos sobre as mudanças climáticas demonstram que a Caatinga encontra-se  
44 vulnerável no cenário de aumento das temperaturas globais, o que coloca a região Nordeste do  
45 Brasil em alerta (Nobre, 2011). As condições climáticas no nordeste brasileiro podem ser  
46 consideradas como as de um ambiente extremo: altas temperaturas, longos e irregulares  
47 períodos de seca, baixa disponibilidade de água e umidade atmosférica (Kavamura et. al.  
48 2014). Além disso, a variabilidade dos solos, que podem apresentar maior ou menor  
49 capacidade de retenção de água, devido a diferenças na profundidade e textura, constituem  
50 fatores importantes na disponibilidade hídrica para as plantas, caracterizados em sua maioria  
51 por solos rasos e que podem variar desde muito arenosos (Neossolos quartzarênicos) com  
52 menor capacidade de retenção de água aos muito argilosos (Vertissolos) com maior  
53 capacidade de retenção (Sampaio, 2010; Silva et al. 2005).

54 A redução e a irregularidade na disponibilidade hídrica, que limita a absorção de água  
55 e nutrientes pelas raízes é um dos principais fatores abióticos de ambientes áridos e  
56 semiáridos que afetam o crescimento e a produtividade das plantas, reduzindo o teor de  
57 clorofilas e taxas fotosintéticas, além de alterar a produção de metabólitos, tais como  
58 carboidratos e aminoácidos (Zandalinas et al. 2018; Barros e Soares et al. 2013). Diante disso,  
59 diversas estratégias foram desenvolvidas pelas plantas para adaptação às tensões ambientais,  
60 regulando rapidamente sua fisiologia e metabolismo para lidar com estresses ambientais  
61 (Pessoa et al. 2017; Trovão et al. 2007). A maioria das plantas da Caatinga é caducifólia, com  
62 perda de folhas no período de estiagem, como é caso de *Myracrodruon urundeuva* Allemão  
63 (Freire Allemão, 1862). Esta estratégia reduz a área de transpiração através da perda das  
64 folhas ao longo da estação seca e mantém altas taxas fotossintéticas durante as chuvas (Barros  
65 e Soares, 2013). Outras estratégias incluem respostas fisiológicas, moleculares e bioquímicas  
66 que podem desencadear, por exemplo, ajustes no crescimento e desenvolvimento, como a  
67 redução na emissão de folhas e na altura do caule ou maior atividade de enzimas do sistema  
68 de defesa antioxidativo, tais como superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX)  
69 e catalase (CAT) (Manivannan et al. 2014; Oliveira et al. 2014; Figueirôa et al. 2004).

70 *Myracrodruon urundeuva* é uma espécie do nordeste brasileiro e está presente em  
71 formações secas e abertas até as formações úmidas e fechadas, compondo áreas de caatinga,  
72 cerrado e brejos de altitude (CNIP, 2014; Pereira et al. 2014; Santos et al. 2009). É uma  
73 espécie caducifólia, perdendo suas folhas durante a estação seca como estratégia para reduzir  
74 a perda de água em períodos desfavoráveis (CNIP, 2014) e que apresenta grande valor  
75 econômico devido às propriedades químicas da casca do caule, a qual apresenta elevado teor  
76 de taninos, sendo utilizada tanto em curtumes, como na medicina popular com uso tópico para  
77 tratamento de feridas, no tratamento de gastrites e outras doenças internas, devido às  
78 propriedades cicatrizante e anti-inflamatória (Albuquerque et al. 2007). A ação  
79 antimicrobiana dessa espécie é a propriedade mais bem estudada até o momento (Machado e  
80 Oliveira, 2014; Lucena et al. 2011). Em decorrência desses múltiplos usos, a aroeira vem  
81 sofrendo um processo de exploração intensa, de forma predatória, causando a devastação de  
82 suas populações naturais, o que a coloca na lista de espécies da flora ameaçadas de extinção,  
83 na categoria em perigo (Andrade et al. 2013; Nunes et al. 2008; MMA, 2014).

84 Trabalhos avaliando o crescimento de *M. urundeuva* em condições de limitação hídrica  
85 já foram realizados (Costa et al. 2015; Figueirôa et al. 2004), entretanto lacunas acerca das  
86 respostas do sistema antioxidante permanecem abertas e este estudo visa contribuir na  
87 compreensão dessas respostas. O conhecimento acerca dos mecanismos desenvolvidos por  
88 uma espécie diante de estresses ambientais auxiliará no planejamento de estratégias com a  
89 finalidade de assegurar sistemas de conservação e manejo sustentável (Albuquerque et. al.  
90 2012). Diante do exposto, o objetivo da pesquisa foi identificar e compreender as estratégias  
91 bioquímicas e fisiológicas de *Myracrodruon urundeuva* frente ao déficit hídrico em diferentes  
92 substratos.

93

## 94 2. Material e Métodos

95 O estudo foi realizado em casa de vegetação da Universidade Federal Rural de  
96 Pernambuco (UFRPE), localizada no município de Recife (PE) e situada sob as coordenadas  
97 geográficas 8°00'55.3''S e 34°57'04.8''W, entre os meses de maio e junho de 2015. Foram  
98 utilizadas plantas de *M. urundeuva* com três meses de idade provenientes da germinação de  
99 diásporos coletados na Estação Experimental José Nilson de Melo do IPA (Instituto  
100 Agrônômico de Pernambuco) no município de Caruaru (PE) sob as coordenadas geográficas  
101 8° 14' e 35° 55'. Os diásporos foram colocados para germinar em bandejas plásticas contendo  
102 uma camada de aproximadamente 4 cm, de areia lavada e esterilizada em estufa a 200°C por  
103 120 minutos. Aos 15 dias após a germinação, foram selecionadas plântulas com altura média  
104 de 2,0 cm, e em seguida foram transplantadas para vasos plásticos com capacidade para 8L

105 contendo solo ou areia lavada. O solo utilizado no experimento foi coletado no Departamento  
 106 de Química da UFRPE. A fim de se obter a terra fina seca ao ar (TFSA), o solo foi  
 107 destorroado, passado em peneira com malha de 2mm e seco ao ar (Claessen et al., 1997). De  
 108 acordo com a análise granulométrica (Tabela 1) realizada na Estação Experimental de Cana-  
 109 de-açúcar do Carpina (ECCAC) em Pernambuco, o solo foi classificado como franco arenoso  
 110 através do diagrama textural (Lemos e Santos, 1996) e apresentou 2,79% de matéria orgânica  
 111 (M.O.), o que corresponde a 27,9g M.O. kg<sup>-1</sup>. A areia utilizada foi lavada em água corrente  
 112 até remoção de impurezas e em seguida colocada para secar em bancadas na casa de  
 113 vegetação conforme realizado por Santos et al. (2013).

Tabela 1. Composição granulométrica (%) e de matéria orgânica (M.O.) do solo

Areia total	Areia grossa	Areia fina	Silte	Argila	M.O.
55,3	30,2	25,08	26,1	18,7	2,79

114

115 As plantas foram mantidas em casa de vegetação recebendo água de torneira a cada dois  
 116 dias e solução comercial de Kristalon<sup>®</sup> e Calcinit<sup>®</sup> (½ da concentração) semanalmente por 90  
 117 dias. Ao completarem três meses, as plantas foram submetidas a dois tratamentos hídricos:  
 118 rega contínua (RC) ou suspensão total da rega (SR), permanecendo nessas condições por 30  
 119 dias. As plantas com rega contínua foram mantidas irrigadas conforme descrito anteriormente,  
 120 mantendo o substrato úmido, próximo a 70% da capacidade de pote. No 30º dia foram  
 121 realizadas avaliações biométricas e análises bioquímicas e no 31º dia, as plantas submetidas à  
 122 restrição hídrica foram reidratadas. Aos 45 dias (15 dias após a retomada da rega) foram  
 123 realizadas novas avaliações biométricas e análises bioquímicas. O delineamento experimental  
 124 foi inteiramente casualizado, organizado em arranjo fatorial com dois tratamentos de regime  
 125 hídrico (rega ou suspensão total de rega) e dois tipos de substrato (solo ou areia) mantendo-se  
 126 três repetições por tratamento.

127

#### 128 a. Avaliações do desenvolvimento

129 O crescimento foi avaliado aos 30 e 45 dias, correspondendo ao final do período de  
 130 restrição hídrica e de reidratação, respectivamente. Foi realizada a medição da altura do caule  
 131 das plantas com o auxílio de régua, considerando-se a distância entre o colo e o ponto de  
 132 inserção da folha mais jovem expandida. Com esses valores foi determinada a altura do caule  
 133 (AC) e calculada a taxa de crescimento absoluto da altura do caule (TCA). A TCA foi  
 134 calculada conforme a fórmula:  $TCA = (AI_2 - AI_1) / T$ , onde AI corresponde à altura do caule no  
 135 período de tempo T (Reis e Muller, 1979).

136 As avaliações de emissão e perda de folhas foram realizadas aos 30 dias durante a  
137 restrição hídrica e aos 45 dias, correspondendo ao 15° dia após a retomada da rega. Com base  
138 nos valores brutos de emissão e perda de folhas, foi calculado o Balanço Foliar Relativo  
139 (BFR) de acordo com a seguinte fórmula:  $BFR = (NF_f - NF_i) / NF_i$ , onde  $NF_i$  corresponde ao  
140 número de folhas no tempo “i” (tempo inicial) e  $NF_f$ , o número de folhas no tempo “f” (tempo  
141 final).

142

#### 143 *b. Avaliações bioquímicas*

144 As análises das atividades enzimáticas de SOD, APX e CAT foram realizadas aos 30 e  
145 45 dias, compreendendo o final do período de estresse e da reidratação, respectivamente. Para  
146 isso o terceiro par de folhas de *M. urundeuva* foi coletado e 0,2 g do material foram  
147 macerados em nitrogênio líquido, onde foram adicionados aproximadamente 0,01g de  
148 polivinilpolipirrolidona (pvpp) e em seguida homogeneizado em 2 mL de tampão de extração  
149 (pH 7,0), contendo fosfato de potássio, 1,4 – dithiothreitol e ácido etilenodiamino tetra-  
150 acético. Posteriormente o macerado foi centrifugado a 10.000 g e 4°C por 20 minutos e o  
151 sobrenadante foi utilizado para as análises das atividades enzimáticas.

152 A atividade enzimática da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi realizada  
153 segundo proposto por Giannopolitis e Reis (1977). Uma mistura dos reagentes (1765 µL de  
154 tampão fosfato de sódio – 85 mM; 780 µL de metionina – 50 mM; 225 µL de nitro blue  
155 tetrazolium – 1 mM; 30 µL de EDTA – 10 mM e 150 µL de riboflavina – 0,1 mM) foi  
156 adicionada a 50µL do extrato da amostra em tubos de ensaio. Em seguida, os tubos foram  
157 expostos à iluminação com lâmpadas fluorescentes (30 watts) por 5 minutos. Posteriormente  
158 os tubos foram mantidos no escuro até o momento da leitura, a qual foi realizada em  
159 espectrofotômetro a 560nm e os resultados expressos em U SOD g<sup>-1</sup> massa fresca (MF).

160 A atividade da ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.1) seguiu conforme descrição de  
161 Nakano e Asada (1981). Uma alíquota (75 µL) do extrato recebeu 1335 µL de tampão (fosfato  
162 de potássio 0,05M, com 0,001 M de EDTA, pH 6,0), 75 µL de ascorbato (0,01 M) e 15 µL de  
163 peróxido de hidrogênio (0,1 M). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro à 290 nm,  
164 com intervalo de 60 segundos A atividade foi calculada a partir do coeficiente de extinção  
165 molar para o ascorbato (2,8 mM<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup>) e expressa como µmol AsA g<sup>-1</sup> MF min<sup>-1</sup>.

166 A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6), seguiu metodologia proposta por Berris e  
167 Sizer (1952). Aos extratos das amostras (50 µL) foram adicionados 1390 µL do tampão  
168 fosfato de potássio monobásico (50m M – pH 7,0) e 60µL de peróxido de hidrogênio (500  
169 mM). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 240 nm. A atividade enzimática foi

170 calculada a partir do coeficiente de extinção molar para o  $\text{H}_2\text{O}_2$  ( $36 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) e expressa em  
171  $\text{nmol H}_2\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ .

172 A mensuração dos teores de malondialdeído (MDA) e peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ )  
173 foram realizados a partir do mesmo extrato, o qual foi preparado utilizando-se 0,2 g de folhas,  
174 as quais foram maceradas e homogeneizadas em 2,0 mL de ácido tricloroacético (1%) e em  
175 seguida centrifugado a 2.000 g durante 10 min a 4 °C.

176 A análise de MDA foi realizada segundo Heath e Packer (1968). Foram utilizados 250  
177  $\mu\text{L}$  do extrato os quais foram colocados em tubos criogênicos contendo 1 mL de solução de  
178 ácido tiobarbitúrico (0,5%) e ácido tricloroacético (20%). Os tubos foram mantidos em banho  
179 seco por 30 minutos a 95°C e em seguida foram resfriados em banho de gelo e novamente  
180 centrifugados por 10 minutos a 2.000 g. As leituras foram realizadas a 535 e 600 nm e os  
181 resultados foram expressos em  $\text{nmol.g}^{-1} \text{ MF}$ .

182 O teor de  $\text{H}_2\text{O}_2$  foi determinado de acordo com o método de Loreto e Velikova (2001).  
183 Uma alíquota do extrato (75  $\mu\text{L}$ ) foi adicionada a 1,75 mL de tampão fosfato de potássio (10  
184 mM, pH 7,0) e 1,5 mL de iodeto de potássio (1M). O teor de  $\text{H}_2\text{O}_2$  foi medido a 390 nm em  
185 espectrofotômetro e expresso em  $\mu\text{mol.g}^{-1} \text{ MF}$ .

186

### 187 *c. Análise estatística*

188 Todos os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo  
189 teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade, pelo software ASSISTAT versão 7.7 beta  
190 (Silva e Azevedo, 2016).

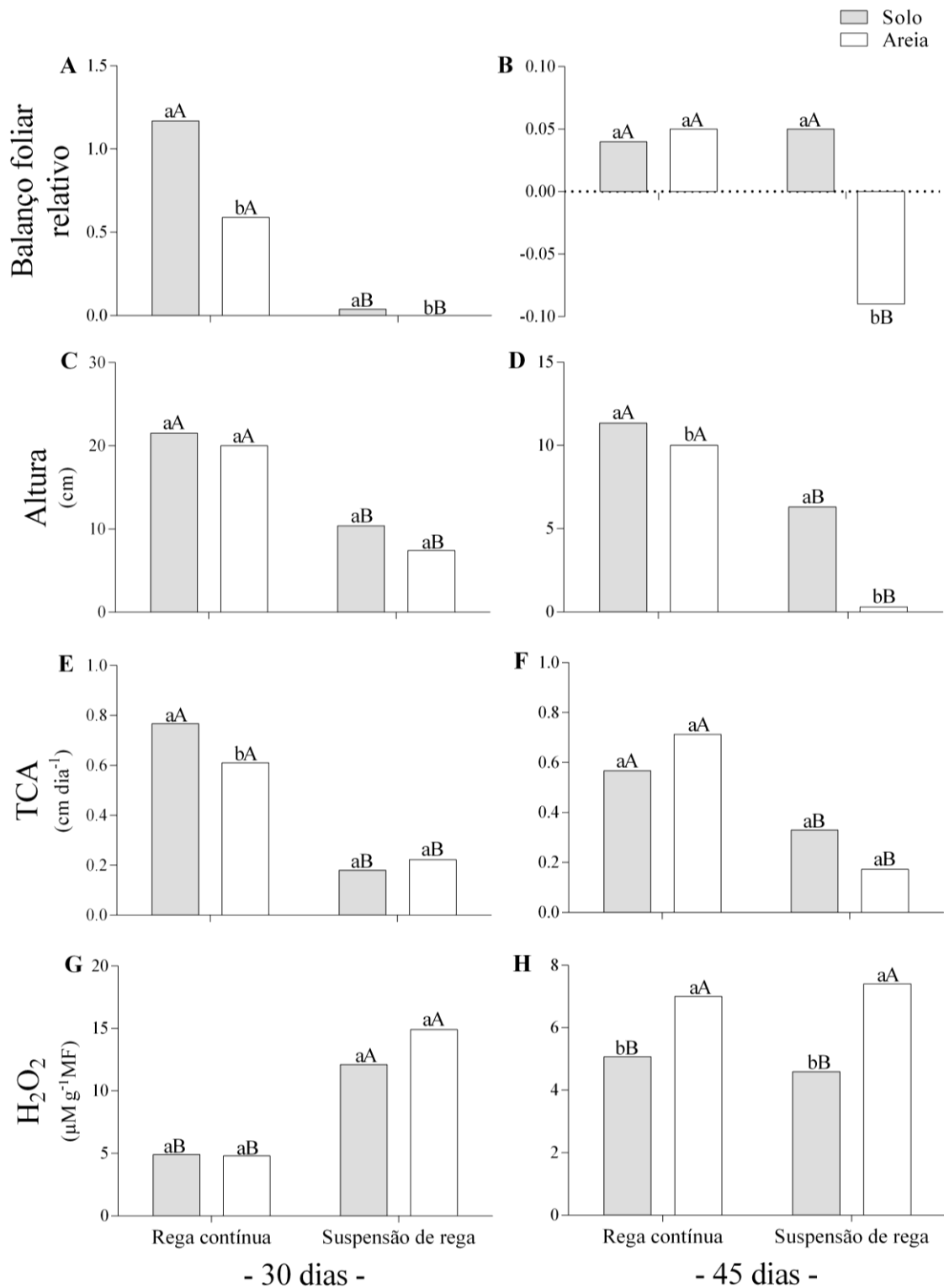
191 A análise dos Componentes Principais (PCA) foi realizada para verificar possíveis  
192 agrupamentos e identificar as variáveis mais relevantes para a separação dos grupos durante o  
193 máximo estresse. Os dados foram transformados (ranging) para padronização devido às  
194 diferentes escalas de magnitude. O nível de importância de cada componente principal foi  
195 determinado através do modelo de Broken-stick. Os valores de correlação de cada variável em  
196 relação aos componentes principais também foram descritos. Essa análise foi realizada  
197 utilizando o software Fitopac 2.1.2.85 (Shepherd, 2010).

198

## 199 3. Resultados

200 O balanço entre a emissão e perda de folhas apresentou diferença entre os tratamentos  
201 de regime hídrico e tipo de substrato, onde as plantas no 30° dia de suspensão da rega  
202 apresentaram redução de 96,6% e 100% para as plantas cultivadas em solo e areia,  
203 respectivamente (Figura 1A). Aos 45 dias (15 dias após a retomada da rega), mesmo

204 reidratadas, as plantas em areia apresentaram um BFR negativo (-0,09) em decorrência de  
 205 maior perda de folhas nesse período (Figura 1B).



206

Figura 1. Efeitos de dois regimes hídricos e dois tipos de substratos em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão aos 30 e 45 dias (15 dias após retomada da rega), respectivamente, no Balanço Foliar Relativo (BFR) (A-B), altura da planta (C-D); TCA (E-F) e teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (G-H). Letras diferentes, minúsculas para os tipos de substratos e maiúsculas para os tipos de regime hídrico, indicam diferenças significativas (P ≤ 0,05) de acordo com o teste de Tukey.

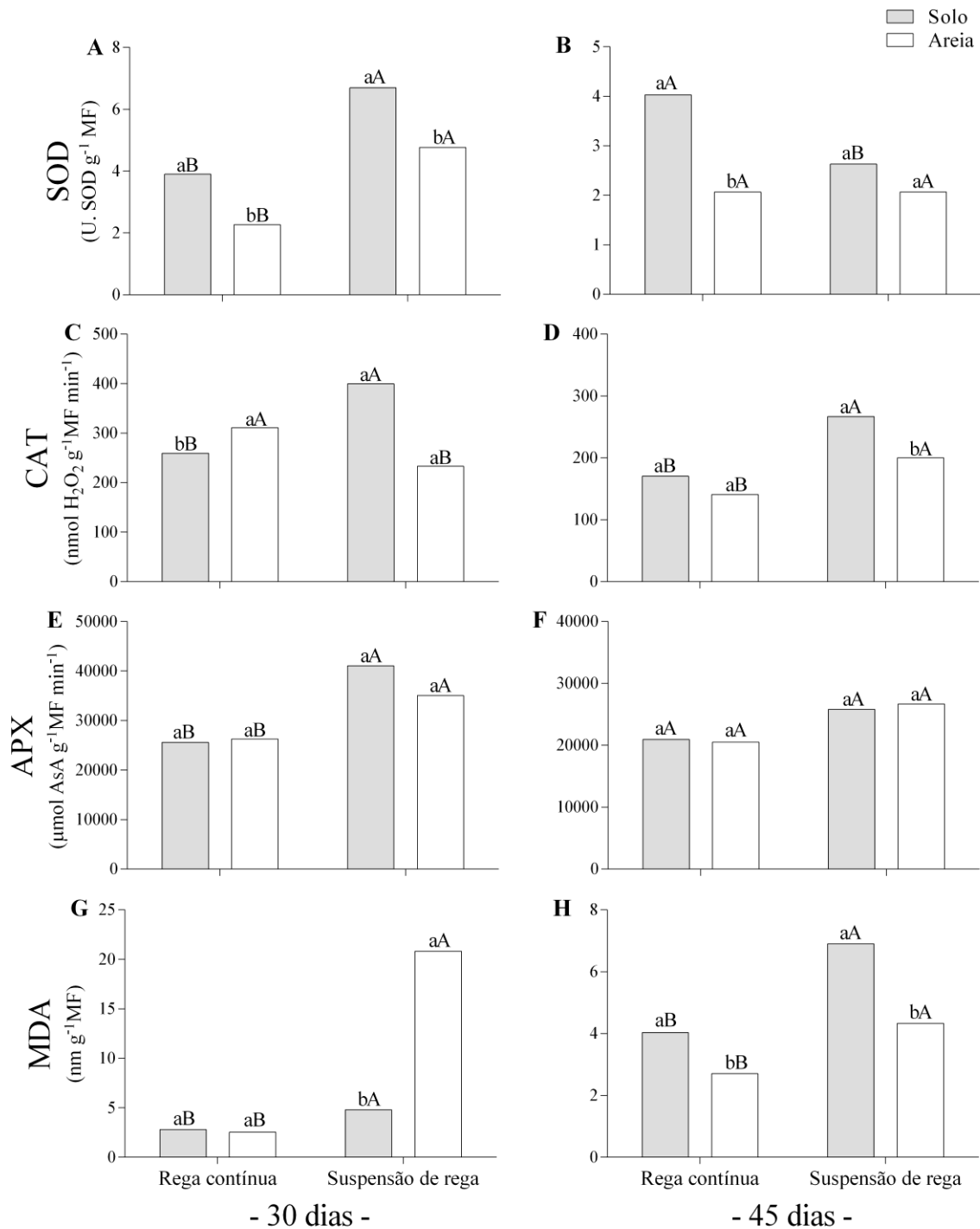


207 A disponibilidade hídrica influenciou no crescimento das plantas de *M. urundeuva*.  
208 Houve diferença significativa para a altura do caule aos 30 dias de suspensão hídrica, com  
209 redução de 11,85 cm (o que corresponde a 57%) nas plantas com suspensão de rega em  
210 relação às plantas com rega contínua (Figura 1C). A velocidade do crescimento também foi  
211 afetada pelo déficit hídrico, com redução de 70% nas plantas com suspensão de rega (Figura  
212 1E). A retomada da rega não promoveu o restabelecimento do crescimento na altura do caule  
213 e da velocidade do crescimento em plantas submetidas à restrição hídrica (Figura 1D e F).

214 Foi verificado aumento (64%) no teor de  $H_2O_2$  nas plantas com suspensão de rega em  
215 relação às plantas com rega contínua (Figura 1G), o que coincidiu com expressivas reduções  
216 no BFR em plantas deste tratamento, ocasionado pela abscisão foliar (Figura 1A). O aumento  
217 nos teores de  $H_2O_2$  também foi acompanhado pelo aumento de 46% na atividade da SOD e de  
218 31% na atividade da APX em plantas com suspensão de rega em relação às plantas controle  
219 (Figura 2A e E). Paralelamente, foi verificado o aumento de 35% na atividade da CAT nas  
220 plantas com suspensão da rega em solo (Figura 2C).

221 O teor de MDA nas plantas em areia com déficit hídrico foi oito vezes maior em  
222 relação às plantas com rega contínua (Figura 2G). Após a retomada da rega, as plantas  
223 submetidas à restrição hídrica ainda apresentaram maiores teores de MDA em relação às  
224 plantas com rega contínua (Figura 2H). Quanto ao tipo de substrato as plantas cultivadas em  
225 areia apresentaram redução de 36% nos teores de MDA em relação às plantas em solo  
226 (Figuras 2H).

227 Foi verificado o aumento (33%) nos teores de  $H_2O_2$  nas plantas cultivadas em areia  
228 aos 45 dias, independentemente do regime hídrico (Figura 1H), o que não parece ter sido  
229 influenciado pela atividade da SOD, a qual apresentou médias iguais de  $2,06 \text{ U.SOD g}^{-1} \text{ MF}$   
230 nas plantas cultivadas em areia com e sem restrição hídrica. A atividade da SOD nas plantas  
231 mantidas em solo com rega contínua apresentou aumento de 35% (Figura 2B) em relação às  
232 plantas em solo com suspensão de rega. A atividade da APX não apresentou diferença entre  
233 os tratamentos no período de restabelecimento da rega, com médias variando entre  $20.730$  e  
234  $26.239 \mu\text{mol AsA g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$  (Figura 2F). Comportamento diferente foi observado para a  
235 CAT (Figura 2D), a qual apresentou aumento da atividade (33%) nas plantas submetidas à  
236 restrição hídrica.



237

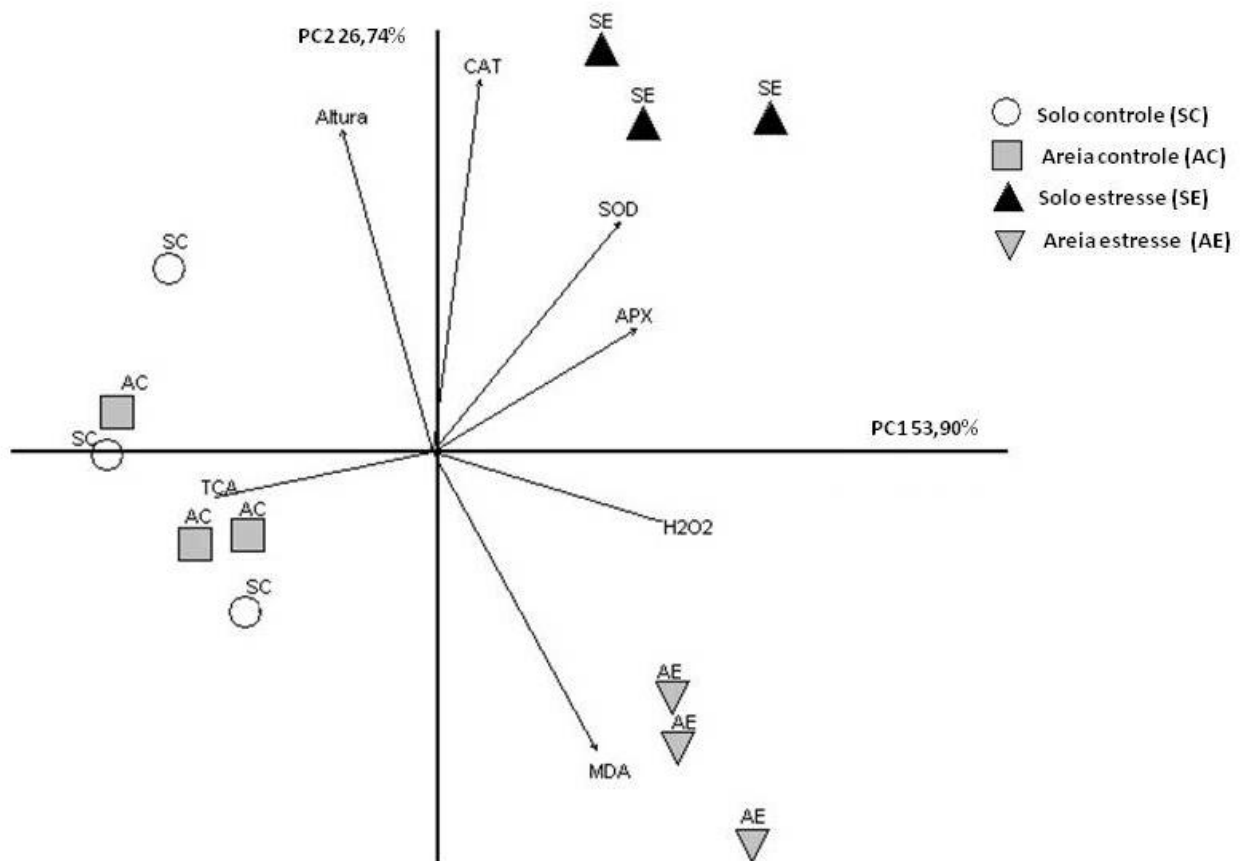
Figura 2. Efeitos de dois regimes hídricos sob dois tipos de substratos em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão aos 30 e 45 dias (15 dias após a retomada da rega), respectivamente, na atividade das enzimas SOD (A-B), CAT (C-D), APX (E-F) e teores de MDA (G-H). Letras diferentes, minúsculas para os substratos e maiúsculas para os regimes hídricos, indicam diferenças significativas ( $P \leq 0,05$ ) de acordo com o teste de Tukey.

238

239 De acordo com a Análise dos Componentes Principais (PCA), verificou-se que no  
 240 período de restrição hídrica, a distribuição das variáveis selecionadas representou variância de  
 241 53,90% para o eixo 1 e de 26,74% para o eixo 2, totalizando 80,64% (Figura 3).

242 Através do eixo 1, pode-se observar que as plantas foram separadas de acordo com o  
 243 regime hídrico, enquanto que o eixo 2 separou as plantas de acordo com o tipo de substrato,  
 244 em que as plantas submetidas à supressão da rega estão localizadas no lado direito do gráfico.  
 245 As variáveis que mais contribuíram para a separação dos grupos em relação ao eixo 1 (regime  
 246 hídrico) foram a altura (-0,96),  $H_2O_2$  (0,96), TCA (-0,92) SOD (0,80) e APX (0,86), todas  
 247 com correlações muito fortes. Em relação ao eixo 2, apenas a atividade da CAT (0,89)  
 248 contribuiu para a ordenação dos eixos em relação ao tipo de substrato (Figura 3).

249



250

Figura 3. Análise dos componentes principais (PCA): altura, taxa de crescimento absoluto (TCA), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e malondialdeído (MDA) em folhas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão, cultivadas em casa de vegetação sob dois diferentes substratos (solo ou areia) e dois regimes hídricos (rega contínua=controle ou suspensão de rega = estresse) aos 30 dias de cultivo.

251

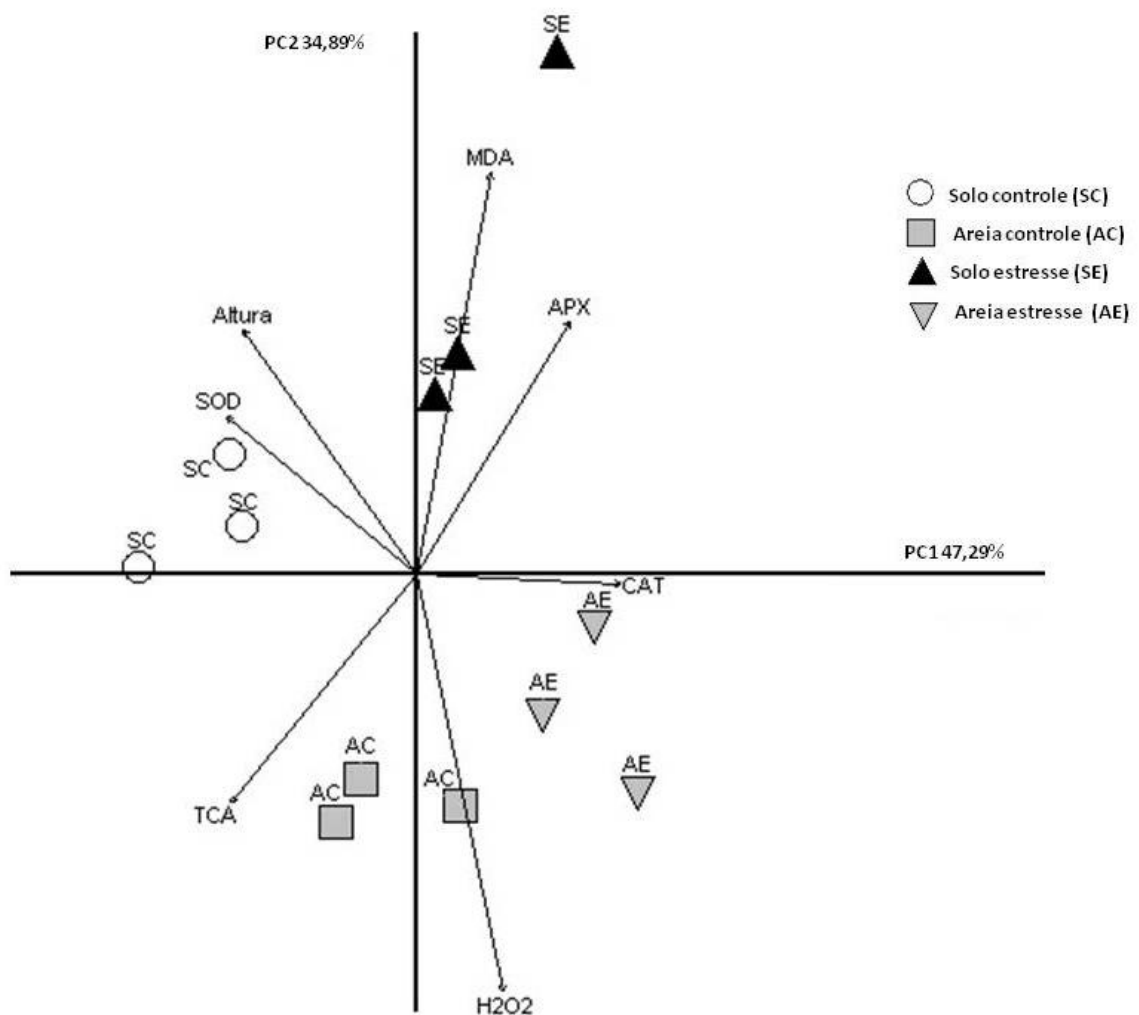
252 Após a retomada da rega, as variáveis em estudo apresentaram um padrão de  
 253 distribuição distinto do período de restrição hídrica (Figura 4). O eixo 1 representou 47,29%,

254 separando os grupos de acordo com o tipo de regime hídrico e o eixo 2 com 34,89%  
 255 separando os grupos de acordo com o tipo de substrato, ambos totalizando 82,2%.

256 Após a retomada da rega, a atividade da CAT (0,86), a TCA (-0,85), a altura (-0,83), e  
 257 a atividade das enzimas APX (0,78) e SOD (-0,70) foram as variáveis que mais contribuíram  
 258 para a separação dos grupos em relação ao eixo 1. Para o eixo 2, os teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (-0,93) e  
 259 de MDA (0,79) foram os que mais contribuíram para a separação do eixo. A atividade da  
 260 SOD e a altura estiveram correlacionadas com as plantas cultivadas em solo com rega  
 261 contínua

262

263



264

Figura 4. Análise dos componentes principais (PCA): altura, superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e malondialdeído (MDA) em folhas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão, cultivadas em casa de vegetação sob dois diferentes substratos (solo ou areia) e dois regimes hídricos (rega contínua=controle ou suspensão de rega = estresse) aos 15 dias após a retomada da rega.

265

## 266 4. Discussão

267 A absorção de água é importante para a manutenção do turgor, resultando em força  
268 física necessária para impulsionar a expansão celular, a qual é considerada um dos processos  
269 mais sensíveis ao estresse hídrico em plantas, onde a redução no tamanho das células está  
270 correlacionada com a redução do crescimento das plantas (Feng et al. 2016; Hsiao, 1973).

271 Dependendo da intensidade e da duração, o déficit hídrico pode ocasionar a redução  
272 do crescimento na maioria das espécies, uma vez que a limitação de água é um dos principais  
273 fatores que ocasionam estresse, restringindo a expansão celular (Anjum et al. 2017; Costa et  
274 al. 2015; Anjum et al. 2011). Os impactos do déficit hídrico sobre os crescimento e  
275 desenvolvimento das plantas foram observados através da redução na velocidade do  
276 crescimento e na altura do caule das plantas durante a imposição do déficit hídrico e após a  
277 retomada da rega (Figura 1C e D) bem como na redução do balanço entre a emissão e perda  
278 de folhas (BFR) (Figura 1A e B).

279 Reduções no crescimento nas plantas submetidas à restrição hídrica após o  
280 restabelecimento da rega podem estar atreladas ao investimento na emissão de folhas (Figura  
281 2B e D) para maior captação de CO<sub>2</sub>, favorecendo a fotossíntese (Pirani et al. 2009; Figueirôa  
282 et al. 2004).

283 Os menores valores para o BFR estão relacionados com a maior ocorrência de  
284 abscisão foliar, evento característico da maioria das plantas da Caatinga, constituindo  
285 formações vegetais caducifólias, como é caso de *M. urundeuva*. Essa estratégia reduz a área  
286 de transpiração através da perda das folhas ao longo da estação seca (Sabino et al. 2016;  
287 Barros e Soares, 2013). A ocorrência de abscisão foliar em condições de restrição hídrica já  
288 foi descrito para várias espécies (Japiassú et al. 2016; Goreta et al. 2007; Arndt et al. 2001;  
289 Gómez-Cadenas et al. 1996; Davenport, et al. 1977). O processo de abscisão faz parte do ciclo  
290 de desenvolvimento das plantas, o qual pode ser influenciado por fatores ambientais,  
291 hormonais ou desencadeado por espécies reativas de oxigênio (EROs) (Liao et al. 2016;  
292 Djanaguiraman et al. 2004; Taylor et al. 2001). A diminuição da disponibilidade hídrica pode  
293 desencadear a produção de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a qual pode atuar como molécula reguladora do processo de  
294 abscisão foliar, conforme descrito em plantas de *Capsicum baccatum* e *C. chinense*  
295 (Sakamoto et al. 2008). Moléculas de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> são produzidas na zona de abscisão foliar e a  
296 remoção dessa ERO suprime a expressão da enzima celulase e dessa forma suspende a  
297 abscisão foliar. A aplicação de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> na zona de abscisão, por outro lado, promove a  
298 expressão da celulase e a abscisão foliar. O H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> apoplástico funciona como uma molécula  
299 sinalizadora em resposta ao estresse, levando à ativação e regulação de mecanismos de defesa

300 nas plantas, tais como a atividade de enzimas antioxidantes (Zhang et al. 2009; Shi et al.  
301 2015; Miller et al. 2010).

302 O sistema de defesa enzimático exerce importante função no alívio de tensões  
303 ambientais como a seca (Anjum et al. 2017; Kamangar e Haddad, 2016; Niu et al. 2013).  
304 Logo, a capacidade das plantas para suportar os efeitos danosos do estresse induzido durante  
305 condições de restrição hídrica está relacionada à capacidade de eliminação de EROs através  
306 do sistema de defesa antioxidante (Bányai et al. 2017; Kusvuran e Dasgan, 2017; Xu et al.  
307 2014). Maior atividade da APX nos tratamentos de restrição hídrica (Figura 3E) caracteriza  
308 uma das estratégias de defesa utilizadas por *M. urundeuva* em condições de déficit hídrico,  
309 evidenciando a alta afinidade dessa enzima para o efetivo controle dos teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>  
310 (Cuypers et al. 2016), a qual apresentou correlação muito forte e positiva ( $r = 0,85$ ) com os  
311 teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. A correlação muito forte e positiva ( $r = 0,813$ ) entre as atividades das enzimas  
312 SOD e APX durante o período de restrição hídrica, indicam uma perfeita sincronia no  
313 controle de EROs, uma vez que a SOD atua na formação de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e a APX na eliminação  
314 dessa ERO (Zandalinas et al. 2017).

315 Em condições de limitação hídrica, a resposta do sistema antioxidante enzimático  
316 dependerá do grau de déficit hídrico ao qual as plantas foram submetidas. O aumento na  
317 atividade da CAT (Figura 2C) em plantas com restrição hídrica e mantidas em solo  
318 caracteriza a efetiva participação do sistema de defesa antioxidante no controle dos teores de  
319 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, uma vez que o aumento na atividade da CAT, bem como de outras enzimas  
320 antioxidantes está relacionado com a eficiência nos mecanismos de eliminação de EROs em  
321 plantas sob estresse (Zandalinas et al. 2017; Zhang e Kirkham, 1994).

322 Oliveira et al. (2014), avaliando as habilidades ecofisiológicas em *Anadenanthera*  
323 *colubrina* e *Prosopis juliflora*, duas espécies de floresta tropical seca, verificaram, em uma  
324 delas, maior atividade das enzimas APX e CAT em condições de seca, reconhecendo esta  
325 resposta, como um mecanismo de proteção contra danos oxidativos causados pela alta  
326 produção de EROs.

327 Em condições de estresse, a maior acumulação de EROs pode ocasionar oxidação de  
328 proteínas, inibição de atividade enzimática, danos oxidativos aos ácidos nucleicos e danos  
329 severos nas membranas biológicas, podendo, este último, podendo ser avaliado através do  
330 acúmulo de MDA (Anjum et al. 2017; Tamburino et al. 2017; Cekic et al. 2016). As plantas  
331 em condições de restrição hídrica em areia apresentaram os maiores teores de MDA aos 30  
332 dias de déficit hídrico (Figura 2G), caracterizando maior peroxidação lipídica. Esse resultado  
333 pode estar relacionado à menor atividade da SOD nas plantas em areia com suspensão de rega  
334 nesse mesmo período (Figura 2A), uma vez que essa enzima é responsável pela conversão do

335  $\cdot\text{O}_2^-$  a  $\text{H}_2\text{O}_2$  (Evaristo de Deus et al. 2015; Gill e Tuteja, 2010). Portanto, a não dismutação  
336 desse radical pode levá-lo a reduzir íons  $\text{Fe}^{3+}$  a íons ferrosos ( $\text{Fe}^{2+}$ ) que podem reagir com  
337 moléculas de  $\text{H}_2\text{O}_2$  e formar o radical hidroxila ( $\cdot\text{OH}$ ), um dos principais responsáveis pela  
338 peroxidação lipídica (Sewelam et al. 2016; Gill e Tuteja, 2010). Tal informação pode  
339 justificar a correlação muito forte e positiva entre os teores de MDA e  $\text{H}_2\text{O}_2$  nesse período  
340 (0,82). Os teores de MDA apresentaram correlação muito forte e negativa com a altura do  
341 caule ( $r = - 85$ ) no período de restrição hídrica. O estresse hídrico além de limitar a  
342 assimilação de  $\text{CO}_2$ , pode acarretar danos no centro de reação do fotossistema II. Uma vez que  
343 a limitação de  $\text{CO}_2$  favorece a aceitação de elétrons pelo  $\text{O}_2$ , ocorre a formação e acúmulo de  
344 EROs, desencadeando danos às membranas por meio da peroxidação lipídica, acompanhado  
345 da redução na atividade fotossintética, comprometendo o crescimento das plantas em  
346 condições de déficit hídrico (Figueirôa et al. 2004; Smirnoff, 1993).

347 A tendência na redução da atividade enzimática de APX e SOD aos 45 dias (15 dias  
348 após a retomada da rega) (Figura 2 B e F) sinaliza uma fase de recuperação ao estresse no  
349 estabelecimento de um novo padrão fisiológico (Lichtenthaler, 1996) entre a geração e a  
350 eliminação de EROs nesse período (Upadhyaya et al. 2008).

351 Após a retomada da rega, os elevados teores de  $\text{H}_2\text{O}_2$  nas plantas cultivadas em areia  
352 (Figura 1H) evidenciam que a origem desta ERO não provém apenas da dismutação do  
353 radical superóxido ( $\cdot\text{O}_2^-$ ) pela SOD (Figura 2B), uma vez que o  $\text{H}_2\text{O}_2$  pode ser produzido por  
354 diferentes vias nas plantas (Choudhury et al. 2017; Jajic et al. 2015; Ben Rejed et al. 2015;  
355 Miller et al. 2010; Zhang et al. 2009).

356 A atividade da SOD apresentou correlação muito forte e positiva ( $r = 0,826$ ) com a  
357 altura do caule. Essa enzima caracteriza uma das vias de formação do  $\text{H}_2\text{O}_2$  o qual  
358 desempenha função no crescimento e alongamento celular assim como o  $\text{O}_2^-$ . O  $\text{H}_2\text{O}_2$  é  
359 acumulado na zona de expansão e alongamento de células meristemáticas, onde o gradiente  
360 de  $\text{H}_2\text{O}_2$  e  $\text{O}_2^-$ , é determinante para o alongamento e proliferação celular (Singh et al. 2016;  
361 Wells et al. 2010). Esse papel desempenhado pelo  $\text{H}_2\text{O}_2$  pode justificar a correlação muito  
362 forte e negativa entre a alta atividade da CAT (Figura 2D) e a altura ( $r = -0,941$ ), uma vez que  
363 a CAT atua na remoção do  $\text{H}_2\text{O}_2$ .

364 Em relação à peroxidação lipídica, embora o teor de MDA tenha se mantido maior nas  
365 plantas reidratadas, foi observada a redução de 56% nos teores de MDA nesse tratamento  
366 entre o período de restrição hídrica e de retomada da rega (Figura G e H). Esse resultado  
367 evidencia que a duração e a intensidade do estresse imposto não levaram as plantas à fase de  
368 exaustão, sendo o agente estressante suprimido durante a fase de resistência, na qual foi  
369 observada mudança no ambiente redox intracelular, com a recuperação dos danos causados às

370 membranas em condições de déficit hídrico (Kranter et al. 2010; Lichtenthaler, 1996). Esses  
371 dados corroboram com os resultados encontrados por Queiroz et al. (2002) para os teores de  
372 MDA em plantas de *M. urundeuva* com um ano de idade, reidratadas após 14 dias de restrição  
373 hídrica.

374 Os agrupamentos na PCA para as sete variáveis analisadas evidenciam que durante o  
375 período de déficit hídrico a variável altura (-0,96), o teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (0,96), a TCA (-0,92) e a  
376 atividade das enzimas SOD (0,80) e APX (0,86), apresentaram maior poder segregativo e  
377 foram responsáveis pelos agrupamentos desenvolvidos entre os regimes hídricos, separados  
378 pelo regime hídrico (eixo 1) (Figura 3).

379 A disponibilidade hídrica é um importante fator que limita o crescimento vegetal em  
380 florestas tropicais sazonais secas, como a Caatinga. A ocorrência de déficit hídrico nesse tipo  
381 de formação vegetal ocorre principalmente pelo complexo sistema de formação de  
382 chuvas, pela disposição de chapadas e serras, que interceptam as frentes mais úmidas e pela  
383 maior variabilidade dos solos, estes, com maior ou menor capacidade de retenção hídrica, por  
384 conta de diferentes profundidades e texturas (Sampaio, 2010).

385 As formas de distribuição das variáveis estudadas indicam que as respostas das plantas  
386 ao enfrentamento das condições de restrição hídrica apresentam importante associação com as  
387 características intrínsecas dos substratos utilizados, por exemplo, a composição  
388 granulométrica e a presença de M. O.

389 A quantidade de M.O. no solo (2,79%) (Tabela 1) constitui uma característica  
390 importante que pode influenciar na capacidade de retenção da água, promovendo a  
391 manutenção da disponibilidade hídrica nas plantas submetidas à restrição hídrica (Rocha et al.  
392 2016; Dantas et al. 2009). Cunha et al. (2005), avaliando o efeito de diferentes tipos de  
393 substrato na qualidade de mudas de *Tabebuia impetiginosa*, observaram efeito positivo na  
394 altura das mudas cultivadas em substratos com maior percentual de composto orgânico,  
395 justificado por estar relacionado com a maior disponibilidade de nutrientes, tais como P, Ca,  
396 Mg e K. Avaliando o efeito de diferentes tipos de substrato sobre o crescimento da  
397 catingueira, Dantas et al. (2009) ressaltam a importância que o tipo de substrato pode exercer  
398 no crescimento de espécies florestais e observaram que os substratos que mais propiciaram o  
399 crescimento da catingueira foram os que apresentavam solo em sua composição. Analisando  
400 os atributos do solo sobre a produtividade de *Pinus taeda*, Rigatto et al. (2005), observaram  
401 que os solos de textura argilosa, independentemente da classe, propiciaram maior crescimento  
402 da espécie.

403 Rodal et al. (2008) avaliando parâmetros fisionômicos e a composição de espécies  
404 lenhosas em quatro áreas distribuídas em três tipos fisionômicos de caatinga verificaram que a



405 vegetação de Caatinga em solo arenoso apresentou elementos florísticos peculiares, enquanto  
406 aquelas situadas próximo ao rio incorporaram elementos florísticos de florestas úmidas. As  
407 diferenças litológicas, tanto em uma escala regional como em uma local, contribuem para o  
408 diversificado mosaico vegetacional na Caatinga, o que é resultante das respostas das plantas  
409 às variações ambientais (Rodal et al. 2008).

410 O crescimento de plantas de *M. urundeuva* Allemão em solo pode ter sido favorecido  
411 por uma zona úmida, influenciando na ativação da atividade de SOD, APX e CAT sobre a  
412 redução dos danos causados pelo déficit hídrico nas plantas, ao passo que nas plantas  
413 cultivadas em areia a intensidade da escassez hídrica pode ter sido mais severa devido à baixa  
414 capacidade de retenção hídrica. O rápido declínio da disponibilidade hídrica no substrato  
415 exerce influência direta sobre a transpiração. Uma vez que ocorre o fechamento estomático  
416 para reduzir a perda de água, ocorre a limitação na assimilação de CO<sub>2</sub>, que pode  
417 comprometer o processo fotossintético, favorecendo a geração e o acúmulo de EROs e o  
418 processo de peroxidação lipídica (Costa et al. 2015; Queiroz et al. 2002; Mahoney e Rood,  
419 1992).

420 Após a retomada da rega, as variáveis em estudo apresentaram novos padrões de  
421 distribuição (Figura 4). O sistema de defesa antioxidante, representado principalmente pelas  
422 atividades da APX e CAT esteve associado às plantas submetidas à restrição hídrica. A  
423 associação da atividade da CAT ( $r=0,86$ ) com o eixo 1 demonstra que o restabelecimento da  
424 rega ativou o sistema de defesa antioxidativo nas plantas cultivadas em areia sob déficit  
425 hídrico. Os diferentes arranjos na ordenação das atividades enzimáticas da APX e CAT nas  
426 plantas cultivadas em solo ou areia após a reidratação confirmam que o tipo de substrato  
427 influenciou na intensidade do déficit hídrico imposto, devido as suas características  
428 granulométricas, refletindo na recuperação das plantas. Essas enzimas são responsáveis pelo  
429 controle dos teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> na célula, e cada uma atua de acordo com suas particularidades,  
430 como localização celular e afinidade pelo substrato (Nath et al. 2016; Gill e Tuteja, 2010).

431

## 432 5. Conclusões

433 O cultivo em solo proporciona melhor desenvolvimento das plantas em condições de  
434 rega contínua.

435 As plantas cultivadas com rega contínua em solo tiveram aumento na atividade da  
436 SOD em relação àquelas em areia.

437 O déficit hídrico reduz o crescimento de plantas de *M. urundeuva* Allemão  
438 independente do substrato utilizado.

439 O aumento na atividade das enzimas SOD e APX em plantas sob condições de déficit  
440 hídrico é uma eficiente estratégia de defesa antioxidativa de *M. urundeuva* para a eliminação  
441 de EROs.

442 Quando reidratadas, as plantas cultivadas em areia com déficit hídrico reduzem os  
443 teores de MDA e ativam do sistema antioxidante, apontando a eficiência no sistema de defesa  
444 na eliminação dos efeitos danosos do estresse oxidativo provocado pela condição de restrição  
445 hídrica.

446

## 447 6. Agradecimentos

448 Os autores agradecem a Estação Experimental José Nilson de Melo do IPA (Instituto  
449 Agrônômico de Pernambuco) pela autorização para a coleta do material vegetal.

450

## 451 7. Referências

452

453 Albuquerque, U.P., Araújo, E.L., El-Deir, A.C.A., Lima, A.L.A., Souto, A., Bezerra, B.M.,  
454 Ferraz, E.M.N., Freire, E.M.X., Sampaio, E.V.S.B., Las-Casas, F.M.G., Moura, G.J.B.,  
455 Pereira, G.A., Melo, J.B., Ramos, M.A., Rodal, M.J.N., Schiel, N., Lyra-Neves, R.M., Alves,  
456 R.R.N., 2012. Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry  
457 forest. *Scientific World J.* 140, 1-18.

458

459 Albuquerque, U.P., Oliveira, R.F., 2007. Is the use-impact on native caatinga species in Brazil  
460 reduced by the high species richness of medicinal plants? *Journal of Ethnopharmacology.*  
461 113, 156-170.

462

463 Andrade, A.P., Brito, C.C., Silva Júnior, J., Coccozza, F.D.M., Silva, M.A.V., 2013.  
464 Estabelecimento inicial de plântulas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão em diferentes  
465 substratos. *Rev. Árvore.* 37, 4:737-745.

466

467 Anjum, S.A., Ashraf, U., Tanveer, M., Khan, I., Hussain, S., Shahzad, B., Zohaib, A., Abbas,  
468 F., Saleem, M.F., Ali, F. Wang, L.C., 2017. Drought Induced Changes in Growth, Osmolyte  
469 Accumulation and Antioxidant Metabolism of Three Maize Hybrids. published: 06 February  
470 2017. doi: 10.3389/fpls.2017.00069

471

472 Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C., Lei, W., 2011. Morphological,  
473 physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of*  
474 *Agricultural Research.* 6 (9), 2026-2032. doi: 10.5897/AJAR10.027

475

476 Arndt, S.K., Clifford, S.C., Wanek, W., Jones, H.G., Popp, M., 2001. Physiological and  
477 morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive  
478 drought stress. *Tree Physiology.* 21, 705-715.

479

480 Bányai, J., Maccaferri, M., Cané, M.A., Monostori, I., Spitkó, T., Kuti, C., Mészáros, K.,  
481 Láng, L., Pál, M., Karsai, I., 2017. Phenotypical and physiological study of near-isogenic  
482 durum wheat lines under contrasting water regimes. *South African Journal of Botany.* 108,  
483 248-255.

- 484 Barros, I.O., Soares, A.A., 2013. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame  
485 da caatinga brasileira. Rev. Ciênc. Agron. 44 (1), 192-198.  
486
- 487 Ben Rejeb, K., Lefebvre-De Vos, D., Disquet, I.L., Leprince, A.S., Bordenave, M., Maldiney,  
488 R., Jdey, M., Abdelly, C., Saviour, A., 2015. Hydrogen peroxide produced by NADPH  
489 oxidases increases proline accumulation during salt or mannitol stress in *Arabidopsis*  
490 *thaliana*. New Phytol. 208, 1138-1148.  
491
- 492 Berris, L.S.J.R., Sizer, I. W., 1952. A espectrofotometric method for measuring the  
493 breakdown of hydrogen peroxide by catalase. J. B. C. 195 (1),133-140.  
494
- 495 Cekic, F.O., Yilmaz, S., Karagoz, A., 2016. Combined effects of salinity and peg-induced  
496 osmotic stress on antioxidant defence system in endemic halophyte *Salvia halophila* hedge.  
497 Fresenius Environmental Bulletin. 25 (8), 3179-3185.  
498
- 499 Centro Nordeste de Informações sobre Plantas (CNIP). Aroeira. BRASIL.  
500 <http://www.cnip.org.br/> (Acesso 19 outubro de 2014).
- 501 Choudhury, F.K., Rivero, R.M., Blumwald, E., Mittler, R., 2017. Reactive oxygen species,  
502 abiotic stress and stress combination. The Plant Journal. 90, 856-867.  
503
- 504 Claessen, M.E.C., Barreto, W.O., Paula, J.L., Duarte, M.N., 1997. Manual de métodos de  
505 análise de solo. 2.ed. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Rio de Janeiro.  
506
- 507 Costa, A.S., Freire, A.L.O., Bakke, I.A., Pereira, F.H.F., 2015. Respostas fisiológicas e  
508 bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit hídrico e  
509 posterior recuperação. Irriga. 20 (4), 705-717.  
510
- 511 Cunha, A.O., Andrade, L.A., Bruno, R.L.A., Silva, J.A.L., Souza, V.C., 2005. Efeitos de  
512 substratos e das dimensões dos recipientes na qualidade das mudas de *Tabebuia impetiginosa*  
513 (Mart. Ex D.C.) Standl. R. Árvore. 29 (4), 507-516.  
514
- 515 Cuypers, A., Hendrix, S., Reis, R.A., Smet, S., Deckers, J., Gielen, H., Jozefczak, M., Loix,  
516 C., Vercampt, H., Vangronsveld, J., Keunen, E., 2016. Hydrogen peroxide, signaling in  
517 disguise during metal phytotoxicity. Front. Plant Sci. 7, 1-25.  
518
- 519 Dantas, B.F., Lopes, A.P., Silva, F.F.S., Alves Lúcio, A., Batista, P.F., Pires, M.M.M.L.,  
520 Aragão, C.A., 2009. Taxas de crescimento de mudas de catingueira submetidas a diferentes  
521 substratos e sombreamentos. R. Árvore. 33 (3), 413-423.  
522
- 523 Davenport, T.L., Jordan, W.R., Morgan, P.G., 1977. Movement and Endogenous Levels of  
524 Abscisic Acid during Water-Stress-induced Abscission in Cotton Seedlings. Plant Physiol. 59,  
525 1165-1168.  
526
- 527 Djanaguiraman, M., Devi, D.D., Shanker, A.K., Sheeba, J.A., Bangarusamy, U., 2004. The  
528 role of nitrophenol on delaying abscission of tomato flowers and fruits. JFAE. 2 (2), 183 -  
529 186.  
530
- 531 Evaristo de Deus, K., Lanna, A.C., Abreu, F.R.M., Silveira, R.D.D., Pereira, W.J., Brondani,  
532 C., Vianello, R.P., 2015. Molecular and biochemical characterization of superoxide dismutase  
533 (SOD) in upland rice under drought. AJCS. 9 (8), 744-753.  
534

- 535 Feng, W., Lindner, H., Robbins, N.E., Dinneny, J.R., 2016. Growing Out of Stress: The Role  
536 of Cell- and Organ-Scale Growth Control in Plant Water-Stress Responses. *The Plant Cell*.  
537 28, 1769-1782.
- 538
- 539 Figueirôa, J.M., Barbosa, D.C.A., Simabukuro, E.A., 2004. Crescimento de plantas jovens de  
540 *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Acta bot.*  
541 *bras.* 18 (3), 573-580.
- 542
- 543 Freire Allemão, F., 1862. Relatório da Seção Botânica. In *Trabalhos da Comissão*  
544 *científica de exploração. I. Introdução.* Rio de Janeiro: Laemmert. 93-119.
- 545
- 546 Giannopolitis, C.N., Ries, S.K., 1977. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher plants.  
547 *Plant Physiol.* 59 (2), 309-314.
- 548
- 549 Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic  
550 stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48, 909-930.
- 551
- 552 Gómez-Cadenas, A., Tadeo, F.R., Talon, M., Primo-Millo, E. 1996. Leaf Abscission Induced  
553 by Ethylene in Water-Stressed Intact Seedlings of Cleopatra Mandarin Requires Previous  
554 Abscisic  
555 Acid Accumulation in Roots. *Plant Physiol.* 112, 401-408.
- 556
- 557 Goreta, S., Leskovar, D.I., Jifon, J.L., 2007. Gas Exchange, Water Status, and Growth of  
558 Pepper Seedlings Exposed to Transient Water Deficit Stress are Differentially Altered by  
559 Antitranspirants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 132 (5), 603-610.
- 560
- 561 Heath, R.L., Packer L., 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplast. Kinetics and  
562 stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.* 125, 189-198.
- 563
- 564 Hsiao, T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Ann Rev. Plant Physiol.* 24, 519-70.
- 565
- 566 Jajic, I., Sarna, T., Strzalka, K., 2015. Senescence, Stress, and Reactive Oxygen Species.  
567 *Plant. J.* 4, 393-411.
- 568
- 569 Japiassú, A., Lopes, K.P., Dantas, J.G., Nóbrega, J.S., 2016. Fenologia de quatro espécies  
570 arbóreas da Caatinga no Semiárido paraibano. *Revista verde de agroecologia e*  
571 *desenvolvimento sustentável.* 11 (4), 34-43.
- 572
- 573 Kamangar, A., Haddad, R., 2016. Effect of Water Stress and Sodium Silicate on  
574 Antioxidative Response in Different Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Cultivars. *J. Agr. Sci. Tech.*  
575 18, 1859-1870.
- 576
- 577 Kavamura, V.N., Taketani, R.G., Lançoni, M.D., Andreote, F.D., Mendes, R., Melo, I.S.,  
578 2014. Water Regime Influences Bulk Soil and Rhizosphere of *Cereus jamacaru* Bacterial  
579 Communities in the Brazilian Caatinga Biome. *Plos One.* 8 (9), 1-10.
- 580
- 581 Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R.P., Seal, C.E., 2010. What is stress? Concepts,  
582 definitions and applications in seed science. *New Phytol.* 188, 655-673.
- 583
- 584 Kusvuran, S. and Dasgan, H.Y., 2017. Effects of drought stress on physiological and  
585 biochemical changes in *Phaseolus vulgaris* L. *Legume Research.* 40 (1), 55-62.
- 586

- 587 Lemos, R.C., Santos, R.D., 1996. Manual de descrição e coleta de solo no campo. 3ª ed.  
588 Sociedade Brasileira de Ciência do Solo – Centro Nacional de Pesquisa de Solos, São Paulo.  
589 86p.  
590
- 591 Liao, W., Wang, G., Li, Y., Wang, B., Zhang, P., Peng, M., 2016. Reactive oxygen species  
592 regulate leaf pulvinus abscission zone cell separation in response to water-deficit stress in  
593 cassava. *Sci. Rep.* 6, 1-17. doi: 10.1038/srep21542  
594
- 595 Lichtenthaler H.K., 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress  
596 concept in plants. *Journal of Plant Physiology.* 148, 4-14.  
597
- 598 Loreto, F., Velikova, V., 2001. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic  
599 apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of  
600 cellular membranes. *Plant Physiol.* 127, 1781-1787.  
601
- 602 Lucena, R.F.P; Farias, D.C., Carvalho, T.K.N., Lucena, C.M., Vasconcelos Neto, C.F.A.,  
603 Albuquerque, U.P., 2011. Uso e conhecimento da aroeira (*Myracrodruon urundeuva*  
604 Allemão) por comunidades tradicionais no Semiárido brasileiro. *SCB.* 11 (2), 255-264.  
605
- 606 Machado, A.C., Oliveira, R.C., 2014. Medicamentos Fitoterápicos na odontologia: evidências  
607 e perspectivas sobre o uso da aroeira-do-sertão (*Myracrodruon urundeuva* Allemão). *Rev.*  
608 *Bras. Pl. Med.* 16 (2), 283-289.  
609
- 610 Mahoney, J.M., Rood, S.B., 1992. Response of a hybrid poplar to water table decline in  
611 different substrates. *Forest Ecology and Management.* 54, 141-156.  
612
- 613 Manivannan, P., Rabert, G.A., Rajasekar, M., Somasundaram, R., 2014. Analysis of  
614 antioxidant enzyme activity in various genotypes of *Helianthus annuus* L. (Sunflower) under  
615 varied irrigation regimes. *Food Biology.* 3, 1-10  
616
- 617 Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon,  
618 J.E., 2006. *J. Biogeogr.* 33, 491-505.  
619
- 620 Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., Mittler, R., 2010. Reactive oxygen species  
621 homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ.* 33, 453-  
622 467.  
623
- 624 Ministério do Meio Ambiente (MMA), 2014. BRASIL. Portaria MMA Nº 443, de de 17 de  
625 dezembro de 2014. Disponível em: < <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal>> (Acesso em 15 de  
626 janeiro de 2018).  
627
- 628 Nakano, Y., Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific  
629 peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 22, 867-880.  
630
- 631 Nath, M., Bhatt, D., Prasad, R., Gill, S.S., Anjum, N.A., Tuteja, N., 2016. Reactive Oxygen  
632 Species Generation-Scavenging and Signaling during Plant-Arbuscular Mycorrhizal and  
633 *Piriformospora indica* Interaction under Stress Condition. *Front. Plant. Sci.* 7 (1574). doi:  
634 10.3389/fpls.2016.01574  
635
- 636 Niu, Y., Wang, Y., Li, P., Zhang, F., Liu, H., Zheng, G., 2013. Drought stress induces  
637 oxidative stress and the antioxidant defense system in ascorbate-deficient *vtc1* mutants of  
638 *Arabidopsis thaliana*. *Acta Physiol Plant.* 35, 1189-1200.

- 639  
640 Nobre, P., 2011. Mudanças climáticas e desertificação: os desafios para o Estado Brasileiro.  
641 In: LIMA, R.C.C., CAVALCANTE, A.M.B., MARIN, A.M.P. (Eds.), Desertificação e  
642 mudanças climáticas no semiárido brasileiro. Instituto Nacional do Semiárido (INSA),  
643 Campina Grande, pp. 25-35.  
644
- 645 Nunes, Y.R.F., Fagundes, M., Almeida, H.S., Veloso, M.D.M., 2008. Aspectos ecológicos da  
646 aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão - Anacardiaceae): fenologia e germinação de  
647 sementes. R. Árvore. 32 (2), 233-243.  
648
- 649 Oliveira, M.T., Matzek, V., Medeiros, C.D., Rivas, R., Falcão, H.M., Santos, M.G., 2014.  
650 Stress Tolerance and Ecophysiological Ability of an Invader and a Native Species in a  
651 Seasonally Dry Tropical Forest. Plos One. 9 (8), 1-11.  
652 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105514>  
653
- 654 Pereira, P.S., Barros, L.M., Brito, A.M., Duarte, A.E., Maia, A.J., 2014. Uso da *Myracrodruon*  
655 *urundeuva* Allemão (aroeira do sertão) pelos agricultores no tratamento de doenças. Rev.  
656 Cubana de Plantas Medicinales. 19 (1), 51-60.  
657
- 658 Pessoa, J.L., freire, A.L.O., costa, A.S., 2017. Trocas gasosas de plantas de *Handroanthus*  
659 *impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação.  
660 Revista de Ciências Agroveterinárias. 16 (3), 269-276. doi: 10.5965/223811711632017269  
661
- 662 Pirani, F.R., Sanchez, M., Pedroni, F., 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em  
663 cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. Acta bot. bras. 23 (4), 1096-1109.  
664
- 665 Queiroz, C.G.S., Garcia, Q.S., Lemos Filho, J.P., 2002. Atividade fotossintética e peroxidação  
666 de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após  
667 reidratação. Braz. J. Plant Physiol. 14 (1), 59-63.  
668
- 669 Reis, G.G., Muller, M.W., 1979. Análise de crescimento de plantas - mensuração do  
670 crescimento. CPATU, Belém, 35p.  
671
- 672 Rigatto, P.A., Dedecek, R.A., Mattos, J.L.M., 2005. Influência dos atributos do solo sobre a  
673 produtividade de *Pinus taeda*. R. Árvore. 29 (5), 701-709.  
674
- 675 Rocha, M.A.M., Lacerda, C.F., Bezerra, M.A., Barbosa, F.E.L., Feitosa, H.O., Sousa, C.H.C.,  
676 2016. Physiological responses of three woody species seedlings under water stress, in soil  
677 with and without organic matter. Revista Árvore. 40 (3), 455-464.  
678
- 679 Rodal, M.J., Martins, F.R., Sampaio, E.V.S.B., 2008. Levantamento quantitativo das plantas  
680 lenhosas em trechos de vegetação de caatinga em Pernambuco. Revista Caatinga. 21 (3), 192-  
681 205.  
682
- 683 Sabino, F.G.S., Cunha, M.C.L., Santana, G.M., 2016. Estrutura da vegetação em dois  
684 fragmentos de caatinga antropizada na Paraíba. Floresta e Ambiente. ISSN 2179-8087.  
685 <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.017315>.  
686 .
- 687 Sakamoto, M., Munemura, I., Tomita, R., Kobayashi, K., 2008. Involvement of hydrogen  
688 peroxide in leaf abscission signaling, revealed by analysis with an in vitro abscission system  
689 in *Capsicum* plants. Plant J. 56, 13-27.  
690

- 691 Sampaio, E.V.S.B., 2010. Caracterização do bioma caatinga. In: Gariglio, M.A., Sampaio, E.,  
692 Cestaro, L. A., Kageyama, P. (Eds.), Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da  
693 caatinga. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp. 29-48.
- 694
- 695 Santos, A.P.B., Nascimento, M.F.S., Santo, F.S.E., Siqueira Filho, J.A., 2009. Guia de campo  
696 de árvores da Caatinga. Editora Franciscana Ltda, Petrolina, 64p.
- 697
- 698 Santos, D.P., Braga, R.R., Guimarães, F.A.R., Passos, A.B.R.J., Silva, D.V., Santos, J.B.,  
699 Nery, M.C., 2013. Determinação de espécies bioindicadoras de resíduos de herbicidas  
700 auxínicos. Rev. Ceres. 60 (3), 354-362.
- 701
- 702 Sewelam, N., Kazan, N., Schenk, P.M., 2016. Global Plant Stress Signaling: Reactive Oxygen  
703 Species at the Cross-Road. Front. Plant Sci. 7 (187), 1-21.
- 704
- 705 Shepherd, G.J., 2010. Fitopac 2.1.2.85. Manual do usuário. Unicamp, Campinas, Brazil.
- 706
- 707 Shi, K., Li, X., Zhang, H., Zhang, G., Liu, Y.; Zhou, Y., Xia, X., Chen, Z.; Yu, J., 2015.  
708 Guard cell hydrogen peroxide and nitric oxide mediate elevated CO<sub>2</sub> induced stomatal  
709 movement in tomato. New Phytol. 208, 342-353.
- 710 Silva, F.H.B.B., Silva, M.S.L., Cunha, T.J.F., 2005. Principais solos do semiárido do nordeste  
711 do Brasil. Embrapa.  
712 <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CPATSA/34392/1/OPB1114.pdf> (Acesso em  
713 25 de outubro de 2016).
- 714
- 715 Silva, M.I.G., Melo, C.T.V., Vasconcelos, L.F., Carvalho, A.M.R., Sousa, F.C.F., 2012.  
716 Bioactivity and potential therapeutic benefits of some medicinal plants from the Caatinga  
717 (semi-arid) vegetation of Northeast Brazil: a review of the literature. Rev. Bras. Farmacogn.  
718 Braz. J. Pharmacogn. 22 (1), 193-207.
- 719
- 720 Silva, F.A.S., Azevedo, C.A.V., 2016. The Assistat Software Version 7.7 and its use in the  
721 analysis of experimental data. Afr. J. Agric. Res. 11 (39), 3733-3740. doi:  
722 10.5897/AJAR2016.11522
- 723
- 724 Singh, R., Singh, S., Parihar, P., Mishra, R. K., Tripathi, D.K., Singh, V. P., Chauhan, D.K.,  
725 Prasad, S.M., 2016. Reactive oxygen species (ROS): beneficial companions of plants'  
726 developmental processes. Frontiers in Plant Science. 7, 1-19.
- 727
- 728 Smirnoff, N., 1993 The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and  
729 desiccation. New Phytol. 125, 27-58.
- 730
- 731 Tamburino, R., Vitale, M., Ruggiero, A., Sassi, M., Sannino, L., Arena, S., Costa, A., Batelli,  
732 G., Zambrano, N., Scaloni, A., Grillo, S., Scotti, N., 2017. Chloroplast proteome response to  
733 drought stress and recovery in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Plant Biology. 17 (40), 1-  
734 14. doi: 10.1186/s12870-017-0971-0
- 735
- 736 Taylor, J.E., Whitelaw, C.A., 2001. Signals in abscission. New Phytol. 151, 323-339.
- 737
- 738 Trovão, D.M.B.M., Fernandes, P.D., Andrade, L.A., Dantas Neto, J., 2007. Variações  
739 sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. Revista Brasileira de Engenharia  
740 Agrícola e Ambiental. 11 (3), 307-311.
- 741

- 742 Upadhyaya, H., Panda, S.K., Dutta, B.K., 2008. Variation of physiological and antioxidative  
743 responses in tea cultivars subjected to elevated water stress followed by rehydration recovery.  
744 Acta Physiol Plant. 30, 457-468.  
745
- 746 Wells, D.M., Wilson, M.H., Bennett, M.J., 2010. Feeling UPBEAT about growth: linking  
747 ROS gradients and cell proliferation. Dev. Cell., 19, 644-646. doi:  
748 10.1016/j.devcel.2010.10.017  
749
- 750 Xu, J., Yang, J., Duan, X., Jiang, Y., Zhang, P., 2014. Increased expression of native cytosolic  
751 Cu/Zn superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improves tolerance to oxidative and  
752 chilling stresses in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Plant Biology. 208, 1-14.  
753
- 754 Zandalinas, S.I., Balfagón, D., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A., 2017. Modulation of  
755 Antioxidant Defense System Is Associated with Combined Drought and Heat Stress  
756 Tolerance in *Citrus*. Antioxidant System under Combined Stress. 8 (953), 1-10. doi:  
757 10.3389/fpls.2017.00953  
758
- 759 Zandalinas, S.I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A., 2018. Plant  
760 adaptations to the combination of drought and high temperatures. Physiologia Plantarum. 162,  
761 2-12.  
762
- 763 Zhang, J., Kirkham, M.B., 1994. Drought-Stress-Induced Changes in Activities of Superoxide  
764 Dismutase, Catalase, and Peroxidase in Wheat Species. Plant Cell Physiol. 35 (5), 785-791.  
765
- 766 Zhang, F., Zhang, H., Wang, G., Xu, L., Shen, Z., 2009. Cadmium-induced accumulation of  
767 hydrogen peroxide in the leaf apoplast of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa* and the roles of  
768 different antioxidant enzymes. Journal of Hazard Mater. 168 (1), 76-84. doi: 10.1016 /  
769 j.jhazmat.2009.02.002  
770



## CAPÍTULO II

---

**ESTRATÉGIAS BIOQUÍMICAS E MORFOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS DE**  
*Myracrodruon urundeuva* Allemão SOB DÉFICIT HÍDRICO

---

A ser enviada ao periódico **Plant Physiology and Biochemistry**

1 **Estratégias bioquímicas e morfofisiológicas de plantas de *Myracrodruon***  
2 ***urundeuva* Allemão sob déficit hídrico**

3 L. M. SOUZA<sup>a</sup>, M. R. BARBOSA<sup>a</sup>, L. PALHARES NETO<sup>a</sup>, C. ULISSES<sup>\*a</sup>, T.  
4 R. CAMARA<sup>a</sup>

5 <sup>a</sup> *Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, Universidade Federal Rural de*  
6 *Pernambuco, Recife, Pernambuco, 52171-900, Brasil*

7 \* Autor correspondente

e-mail: claulisses@gmail.com

8 **Resumo**

9 Diante da importância ecológica, social e econômica de *Myracrodruon*  
10 *urundeuva* Allemão, objetivou-se investigar as estratégias dessa espécie no  
11 enfrentamento à seca durante a fase inicial de desenvolvimento. Plantas com dois meses  
12 de idade foram cultivadas em condições de rega contínua (RC) ou suspensão total da  
13 rega (SR) por 20 dias. Após esse período, as plantas foram reidratadas por 20 dias. As  
14 avaliações foram feitas aos 20 e 40 dias, final da restrição hídrica e do restabelecimento  
15 da rega, respectivamente. Foram avaliadas variáveis fisiológicas, bioquímicas e  
16 anatômicas. O déficit hídrico ocasionou senescência seguida por abscisão foliar,  
17 refletindo em reduções de 25 e 85% no balanço foliar relativo (BFR), no período de  
18 restrição hídrica e de reidratação, respectivamente. O crescimento em altura foi afetado  
19 negativamente pelo déficit hídrico, com redução de 37%. A redução na espessura do  
20 mesofilo foi acompanhada da diminuição de 7,6% nos teores de clorofilas totais. O  
21 déficit hídrico afetou o metabolismo de carboidratos, alterando a dinâmica dos  
22 componentes celulares, reduzindo o metabolismo durante o período de restrição hídrica  
23 com rápido retorno às atividades fenológicas após a reidratação. As atividades  
24 enzimáticas foram maiores no período de reidratação. Não houve aumento na  
25 peroxidação lipídica nas plantas submetidas ao déficit hídrico. A redução no perímetro  
26 estomático no período de restrição hídrica constitui uma das estratégias para reduzir a  
27 perda de água por transpiração. A restrição hídrica afeta processos do metabolismo na  
28 fase inicial de desenvolvimento da espécie, levando a uma fase de latência até que as  
29 condições ambientais sejam favoráveis.

30  
31 *Palavras chave:* Crescimento, carboidratos, enzimas, aroeira, anatomia

32

33

34

## 35 1. Introdução

36 O domínio ecogeográfico da Caatinga é caracterizado por apresentar terrenos  
37 sedimentares com solos rasos, pouco desenvolvidos e com fraca capacidade de retenção  
38 de água, irregularidade das chuvas, com um período quente e brevemente chuvoso, ideal  
39 para a reprodução das plantas e outro período seco, praticamente sem chuvas, onde as  
40 plantas suportam cerca de 8 a 10 meses secos por ano (Santos et al. 2014; 2017;  
41 Amancio Alves et al. 2009). Devido as suas características particulares, a Caatinga  
42 apresenta espécies de plantas adaptadas ao déficit hídrico, caracterizada por vegetação  
43 xerófila e caducifólia, com sistema radicular bem desenvolvido, com fechamento  
44 estomático nos períodos mais quentes do dia reduzindo a transpiração (Maia et al. 2017;  
45 Moura et al. 2016; Giulliete et al. 2010). Outros mecanismos utilizados pelas plantas em  
46 condições de escassez hídrica são as variações na composição da cera epicuticular, na  
47 densidade estomática, tecidos armazenadores de água e presença de tricomas que  
48 constituem mecanismos de alta eficiência no uso da água sob condições de seca (Maia  
49 et al. 2017; Meira et al. 2017; Ribeiro et al. 2017; Santos et al. 2014; Barros e Soares,  
50 2013).

51 Em condições de déficit hídrico são evidentes os ajustes nos teores de  
52 carboidratos, proteínas, aminoácidos, clorofilas e carotenoides, com a finalidade de  
53 proteger as células contra os efeitos danosos do déficit hídrico. As modulações nos  
54 teores de carboidratos e aminoácidos, por exemplo, podem influenciar no ajuste  
55 osmótico, atuando como moléculas osmoprotetoras, agindo contra os efeitos negativos  
56 do déficit hídrico ou como sinalizadoras, prevenindo contra o estresse oxidativo (Vieira  
57 et al. 2017; Qiu et al. 2014; Santos et al. 2014; Smeekens et al. 2009; Nishizawa et al.  
58 2008).

59 A redução na disponibilidade hídrica pode induzir efeitos sobre a sinalização  
60 oxidativa em plantas, particularmente em relação ao metabolismo fotossintético e às  
61 respostas ao estresse ambiental, onde a capacidade das plantas para controlar os níveis  
62 de oxidantes está altamente correlacionada com sua tolerância (Munné-Bosch et al.  
63 2013). Um aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) pode  
64 provocar oxidação parcial ou total de componentes celulares, incluindo lipídios de  
65 membrana, danos ao DNA e ao aparelho fotossintético, induzindo alterações no estado  
66 redox celular (Anjum et al. 2011; Kar, 2011).

67 Devido aos papéis multifuncionais das EROs, as células necessitam controlar os  
68 níveis dessas moléculas para evitar danos oxidativos, e para isto as plantas

69 desenvolveram um sistema de defesa antioxidante. Componentes enzimáticos, tais como  
70 superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) e os não  
71 enzimáticos, por exemplo, carotenoides, ascorbato e glutathione, fazem parte desse  
72 sistema, atuando na prevenção dos danos oxidativos, evitando o acúmulo de EROs e  
73 garantindo assim o funcionamento normal das células (Anjum et al. 2017; Labudda et  
74 al. 2014; Munné-Bosch et al. 2013; Procházková e Wilhelmová, 2007).

75 Entender as variáveis que promovem maior ou menor estabilidade de espécies  
76 em ambientes de clima árido ou semiárido como a Caatinga, é essencial para o uso  
77 sustentável dos recursos naturais sem perda da biodiversidade (Moura et al. 2016).  
78 Embora seja uma espécie adaptada às irregularidades do clima na região do nordeste  
79 brasileiro, *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Freire Allemão, 1862) encontra-se na  
80 lista vermelha de espécies da flora ameaçadas de extinção (MMA, 2008) e até o  
81 momento não há estudos acerca das estratégias bioquímicas utilizadas por essa espécie  
82 na fase inicial de desenvolvimento em condições de restrição hídrica.

83 *M. urundeuva* é uma espécie da Caatinga pertencente à família Anacardiaceae,  
84 sendo considerada uma árvore de grande valor econômico devido às propriedades  
85 químicas da casca, a qual apresenta elevado teor de taninos, sendo seu principal uso na  
86 medicina popular, devido as suas propriedades cicatrizante e anti-inflamatória. Novas  
87 pesquisas apontam para os efeitos neuroprotetores dessa espécie, com potencial para uso  
88 no tratamento da doença de Parkinson (Viana et al. 2014). Além disso, o tronco é muito  
89 empregado na construção civil, pois sua madeira destaca-se por ser praticamente  
90 imputrescível, com grande resistência aos decompositores, já as suas folhas podem ser  
91 utilizadas como forragem (Pereira et al. 2014; Machado e Oliveira, 2014; Lucena et al.  
92 2011). O uso da aroeira na recuperação de áreas contaminadas por níveis elevados de  
93 elementos no solo (Gomes et al, 2013) e de áreas degradadas também tem sido citados  
94 (Lima et al. 2017; Silva et al. 2015; Pereira et al. 2014<sup>b</sup>).

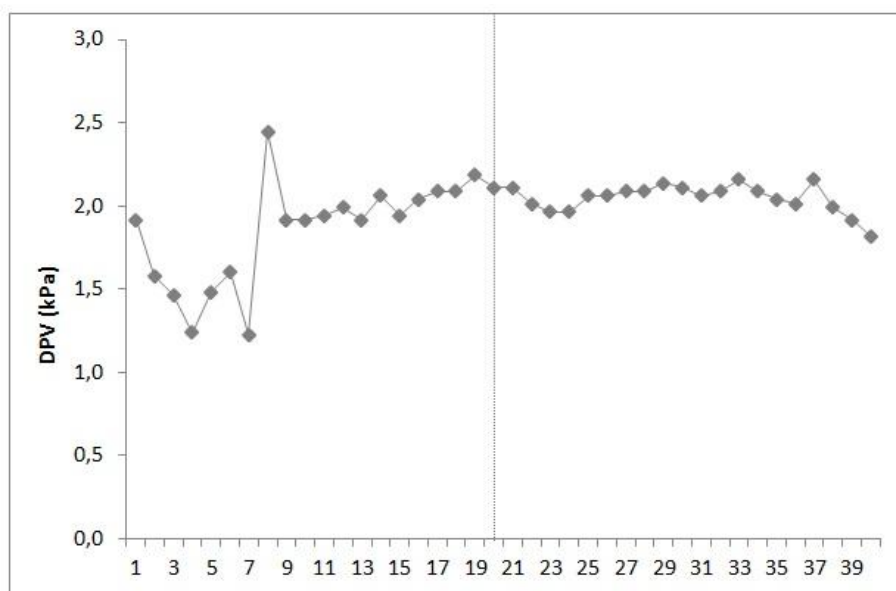
95 Diante da importância ecológica, social e econômica de *M. urundeuva*,  
96 objetivou-se identificar e descrever as estratégias utilizadas por essa espécie no  
97 enfrentamento à seca durante a fase inicial de desenvolvimento.

98

## 99 **2. Material e Métodos**

100 A pesquisa foi realizada entre os meses de junho e julho de 2016 em casa de  
101 vegetação da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), localizada no  
102 município de Recife (PE), situada sob as coordenadas geográficas de 8°00'55.3''S e

103 34°57'04.8''W. Foram utilizadas plantas de *M. urundeuva* com dois meses de idade  
 104 provenientes da germinação de diásporos obtidos no Instituto Nacional do Semiárido  
 105 (INSA) no município de Campina Grande, Paraíba. Os diásporos foram colocados para  
 106 germinar em bandejas plásticas contendo uma camada de aproximadamente 4 cm, de  
 107 areia lavada e esterilizada em estufa a 200°C por 120 minutos. Aos 15 dias após a  
 108 germinação, foram selecionadas plântulas com altura média de 2,0 cm e transplantadas  
 109 para sacos plásticos de polietileno, com capacidade para 500mL contendo areia lavada.  
 110



111

112 Figura 1. Déficit de pressão de vapor (DPV) durante os 40 dias experimentais em casa  
 113 de vegetação da UFRPE durante os meses de junho e julho de 2016.

114

115 As plantas foram mantidas em casa de vegetação recebendo água (100mL a cada  
 116 dois dias) e solução nutritiva à base de Kristalon® e Calcinit® (½ concentração iônica  
 117 dos sais), uma vez por semana. Com os dados de temperatura do ar (Tar) e umidade  
 118 relativa (UR), foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV) durante o período de  
 119 condução do experimento (Figura 1). Ao completarem dois meses (60 dias após a  
 120 germinação), as plantas foram submetidas a dois tratamentos hídricos: rega contínua  
 121 (RC) mantendo a capacidade de pote em 70% e um tratamento com restrição hídrica  
 122 (RH) mediante a suspensão total da rega, por 20 dias. No 21° dia do início da  
 123 diferenciação dos tratamentos, as plantas submetidas à restrição hídrica foram irrigadas  
 124 com água.

125

O déficit de pressão de vapor (DPV) (Tetens, 1930) foi calculado como:

126

$$DPV = e_s - e_a$$

128

129 Onde  $e_s$  é pressão de vapor saturada (kPa), e  $e_a$  é a pressão real de vapor (kPa), os quais  
130 foram calculados pelas seguintes equações (Machado et al. 2016):

131

$$e_s = 0,611 \times 10^{\left[ \frac{7,5T_{ar}}{237,3 + T_{ar}} \right]}$$

$$e_a = \frac{(UR \times e_s)}{100}$$

132

133 Em que  $T_{ar}$  é a temperatura do ar ( $^{\circ}C$ ) e  $UR$  é a umidade relativa do ar (%).

134

### 135 2.1. Avaliações de crescimento e produção de biomassa

136 O crescimento foi avaliado por meio da medição da altura do caule (AC) com o  
137 auxílio de régua milimetrada, considerando-se a distância entre o colo e o ponto de  
138 inserção da folha mais jovem completamente expandida.

139 A biomassa fresca da parte aérea e das raízes foi determinada nas plantas recém-  
140 coletadas. Em seguida, o material vegetal foi colocado em estufa de aeração forçada a  
141  $65 \pm 5$   $^{\circ}C$ , até peso constante, para determinação da biomassa seca. A avaliação do  
142 ganho de biomassa foi feita calculando a diferença entre os pesos da matéria fresca e  
143 seca, expresso em grama (Figueirôa et al. 2004).

144

### 145 2.2. Avaliações fisiológicas

146 O conteúdo relativo de água (CRA) foi determinado de acordo com o proposto  
147 por Fidalgo et al. (2004). Discos foliares com 10 mm de diâmetro foram coletados para  
148 a determinação da massa fresca (MF) com uso de balança analítica de precisão. Em  
149 seguida, os discos foram imersos em água deionizada em placas de Petri por 6 horas.  
150 Posteriormente, foi realizada breve secagem dos discos em papel toalha, para a remoção  
151 do excesso de água e obtenção da massa túrgida (MT). A massa seca (MS) foi  
152 determinada após secagem dos discos a  $75$   $^{\circ}C$  por 48 horas em estufa de aeração  
153 forçada. O CRA foi estimado pela equação:  $CRA = (MF - MS) / (MT - MS) \times 100$ .

154 A percentagem de dano de membrana foi estimada a partir do extravasamento de  
155 eletrólitos, segundo adaptação da metodologia de Azevedo et al. (2008). Dez discos

156 foliares com 5,0 mm de diâmetro foram imersos em 20 mL de água destilada, em tubos  
157 de ensaio por 24 horas a 25 °C, quando então foi medida a condutividade elétrica livre  
158 (CL) com o auxílio de um condutivímetro. Em seguida, os tubos de ensaio foram  
159 colocados em banho-maria por uma hora a 100 °C. Após o banho, os tubos esfriaram a  
160 temperatura ambiente e então se realizou a segunda leitura de condutividade elétrica. O  
161 percentual de danos nas membranas (PD) foi estimado a partir das leituras (L) no  
162 condutivímetro, pela equação:  $PD = (L1/L2) \times 100$ .

163

### 164 2.3. *Avaliações bioquímicas*

165 O teor de clorofila e carotenoides totais foi determinado a partir da maceração de  
166 0,1g de folhas frescas em acetona (80%), completando-se o volume para 12,5mL. O  
167 extrato obtido foi filtrado em tela de náilon de malha fina e em seguida centrifugado por  
168 5 minutos a 2.000 g. As leituras espectrofotométricas para determinação do teor de  
169 clorofila foram realizadas a 645 e 663 nm (Lichtenthaler, 1949) e para carotenoides as  
170 leituras foram feitas em 470 nm (Lichtenthaler, 1987). Os resultados foram expressos  
171 em  $mg. g^{-1} MF$ .

172 O teor de carboidratos solúveis totais, sacarose, aminoácidos livres totais e  
173 fenóis totais foram determinados a partir de um único extrato. Utilizaram-se 0,2 g de  
174 folhas frescas que foram maceradas em etanol a 80%. O extrato foi filtrado em tela de  
175 náilon para balão volumétrico de 25 mL, e em seguida armazenado em refrigerador  
176 (10°C) até o momento das análises.

177 A determinação do teor de carboidratos solúveis totais foi realizada de acordo  
178 com o proposto por Yemm e Willis (1954), com adaptações de Bezerra Neto e Barreto  
179 (2011). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 620nm e o teor de  
180 carboidratos solúveis totais foi expresso em  $mg. g^{-1}MF$ .

181 A mensuração do teor de sacarose foi feita conforme proposto por Handel  
182 (1968). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 620 nm e o teor de sacarose  
183 foi expresso em  $mg. g^{-1} MF$ .

184 A determinação do teor de aminoácidos livres totais foi realizada de acordo com  
185 Yemm e Cocking (1955). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 570 nm e  
186 os resultados expressos em  $mg. g^{-1} MF$ .

187 O teor de fenóis totais foi determinado conforme metodologia proposta por  
188 Magalhães et al. (1997). A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 720 nm e os  
189 resultados expressos em  $mg. g^{-1} MF$ .

190 O teor de proteínas solúveis, bem como as atividades enzimáticas de SOD, APX e  
191 CAT foi realizado utilizando o terceiro par de folhas coletado. Foram macerados 0,2 g  
192 do material vegetal em nitrogênio líquido e adicionados aproximadamente 0,01 g de  
193 polivinilpolipirrolidona (pvpp). Em seguida, homogeneizou-se em 2 mL de tampão de  
194 extração (pH 7,0), contendo fosfato de potássio, 1,4 – ditioneitol e ácido etilenodiamino  
195 tetra-acético (EDTA). Posteriormente o macerado foi centrifugado a 10.000 g a 4 °C,  
196 por 20 minutos e o sobrenadante foi utilizado para as análises.

197 O teor de proteínas solúveis totais foi obtido segundo o método proposto por  
198 Bradford (1976). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 595 nm e os  
199 resultados foram expressos em  $\text{mg.mL}^{-1}$ .

200 A atividade enzimática da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi analisada  
201 segundo o método proposto por Gianolitis e Reis (1977). A leitura foi realizada em  
202 espectrofotômetro a 560 nm e os resultados expressos em U SOD  $\text{g}^{-1}$  massa fresca  
203 (MF).

204 A atividade da ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.1) foi analisada conforme  
205 proposto por Nakano e Asada (1981). As leituras foram realizadas em  
206 espectrofotômetro à 290 nm, com intervalo de 60 segundos A atividade foi calculada a  
207 partir do coeficiente de extinção molar para o ascorbato ( $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) e expressa  
208 como  $\mu\text{mol AsA g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ .

209 A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6), foi verificada conforme  
210 metodologia proposta por Berris e Sizer (1952). As leituras foram realizadas em  
211 espectrofotômetro a 240nm e a atividade enzimática foi calculada a partir do coeficiente  
212 de extinção molar para o  $\text{H}_2\text{O}_2$  ( $36 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) e expressa em  $\text{nmol H}_2\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ .

213 A mensuração dos teores de malondialdeído (MDA) e peróxido de hidrogênio  
214 ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) foram realizados a partir do mesmo extrato, o qual foi preparado utilizando-se  
215 0,2 g de folhas, as quais foram maceradas e homogeneizadas em 2,0 mL de ácido  
216 tricloroacético (1%) e, em seguida, centrifugadas a 2.000 g durante 10 min a 4 °C.

217 Os teores de peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) foram determinados de acordo com  
218 método proposto por Loreto e Velikova (2001). As leituras foram feitas a 390 nm em  
219 espectrofotômetro e os resultados expressos em  $\mu\text{mol. g}^{-1} \text{ MF}$ .

220 A análise de MDA foi realizada segundo Heath e Packer (1968). As leituras foram  
221 realizadas a 535 e 600 nm e os resultados foram expressos em  $\text{nmol g}^{-1} \text{ MF}$ .

222



#### 223 2.4. *Avaliações anatômicas*

224 Para avaliação da densidade estomática e de tricomas, e do perímetro estomático  
225 foram confeccionadas lâminas pelo método de Franklin (1945). Foram utilizadas  
226 amostras de tecido fresco do limbo foliar, com aproximadamente 1 cm<sup>2</sup>. Para tanto, as  
227 amostras foram fixadas em solução de FAA 70 por 48 horas, e em seguida, mantidas em  
228 solução de álcool etílico (70%) até o processamento. Posteriormente, foi realizada a  
229 dissociação da epiderme foliar colocando as amostras em frascos contendo solução de  
230 ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1) (Franklin, 1945). Os frascos foram  
231 mantidos em estufa a temperatura de 60 °C por 24 horas. Após este processo, as  
232 epidermes foram lavadas com água destilada, coradas com safranina e azul de metileno  
233 e montadas em glicerina (50%). Posteriormente, as lâminas foram fotografadas em  
234 microscópio óptico Top Light B2 (Bel<sup>®</sup>, videomicroscópio), em objetiva de 40, onde  
235 foram analisados 20 campos por tratamento. Para as avaliações foi utilizado o programa  
236 ImageJ (Schneider et al. 2012).

237 Para a avaliação da região mediana da lâmina foliar, a fim de visualizar os  
238 tecidos e os feixes vasculares, foram confeccionadas lâminas a partir de material vegetal  
239 fixado em solução de FAA 70, os quais foram desidratados em série alcoólica e  
240 incluídos em parafina (Johansen, 1940). Os cortes (6µm) foram realizados em  
241 micrótomo manual rotativo (Lupetec<sup>®</sup>, modelo MRP09), corados em solução de  
242 safranina e azul de alcian (Buskatsch, 1972) e montadas em Entellan<sup>®</sup>. Em seguida as  
243 lâminas foram fotografadas em microscópio óptico Top Light B2 (Bel<sup>®</sup>,  
244 videomicroscópio) e analisadas através do programa ImageJ (Schneider et al. 2012).

245

#### 246 2.5. *Estatística*

247 O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com dois tratamentos  
248 de regime hídrico (com rega ou suspensão total de rega) e três repetições. Todas as  
249 avaliações foram realizadas aos 20 e 40 dias, compreendendo o período de restrição  
250 hídrica e 20 dias após a retomada da rega, totalizando 40 dias experimentais.

251 Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo  
252 teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade, pelo software ASSISTAT versão 7.7  
253 beta (Silva e Azevedo, 2016).

254

255

256

### 257 3. Resultados

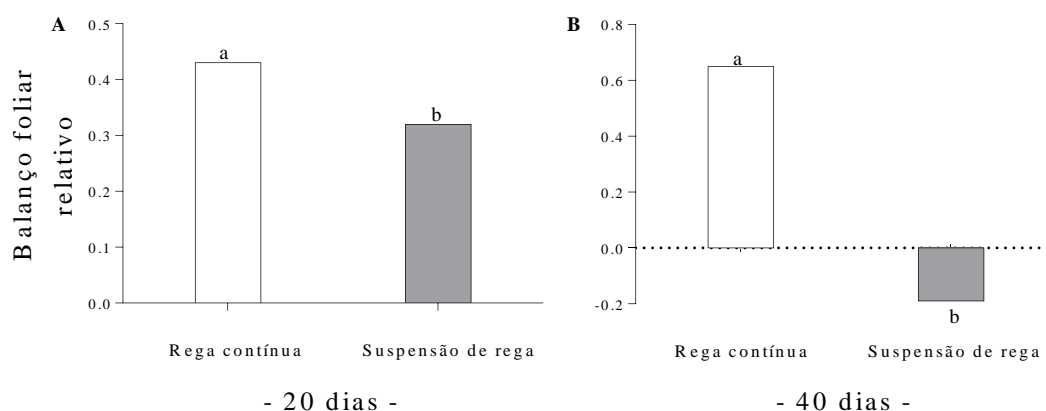
258 O déficit hídrico imposto às plantas de *M. urundeuva* ocasionou senescência  
 259 foliar (Figura 2B), evento tipicamente observado em plantas em condições de limitação  
 260 hídrica, apresentando coloração marrom-avermelhada nas folhas senescentes.



261  
 262 Figura 2. Plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas sob rega contínua  
 263 (A) e com suspensão de rega (B) aos 20 dias de suspensão da rega e aos 20 dias após o  
 264 restabelecimento da rega (plantas com rega contínua (C) e reidratadas (D)).

265

266 A abscisão foliar, outro evento fisiológico observado nas plantas com suspensão  
 267 de rega, representaram reduções de 25 e 85% no balanço foliar relativo (BFR) para o  
 268 período de restrição hídrica e de reidratação, respectivamente (Figura 3). O BFR  
 269 negativo nas plantas com suspensão hídrica aos 40 dias está relacionado com o aumento  
 270 da abscisão foliar nesse período (Figura 3B).



271

272 Figura 3. Balanço Foliar Relativo (BFR) em plantas de *Myracrodruon urundeuva*  
 273 Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos aos 20 dias de  
 274 restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).

275 O déficit hídrico ocasionou redução de 7,6% no teor de clorofilas totais nas  
 276 plantas submetidas à restrição hídrica (Tabela 1). Após o restabelecimento da rega, os  
 277 teores de clorofilas totais não diferiram, com médias de 0,65 e 0,59 mg.g<sup>-1</sup>MF para as  
 278 plantas com rega contínua e reidratadas, respectivamente (Tabela 1). De maneira oposta,  
 279 o teor de carotenoides (CAR) não apresentou diferença entre os regimes hídricos  
 280 durante todo o período experimental (Tabela 1).

281 O teor de proteínas solúveis totais (PST) foi reduzido em 50,25% nas plantas  
 282 com restrição hídrica durante o período de imposição do estresse. Com o  
 283 restabelecimento da rega as plantas reidratadas apresentaram maior teor de PST, com  
 284 aumento de 56,46% em relação às plantas com rega contínua (Tabela 1).

285 O conteúdo relativo de água (CRA) foi uma das variáveis mais afetadas pelo  
 286 regime hídrico. No período de imposição do déficit hídrico as plantas em condições de  
 287 restrição hídrica apresentaram redução de 31,7% no CRA em relação às plantas com  
 288 rega contínua (Tabela 1). Após a retomada da rega, houve recuperação nos valores de  
 289 CRA, com médias de 79% e 74% para plantas com rega contínua e reidratadas,  
 290 respectivamente.

291

292 Tabela 1. Teor de clorofila total (ChlT), carotenoides (CAR), proteínas solúveis totais  
 293 (PST) e conteúdo relativo de água (CRA) em plantas de *Myracrodruon*  
 294 *urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega  
 295 contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias  
 296 (20 dias após a retomada da rega).

TRATAMENTOS	ChlT (mg.g <sup>-1</sup> MF)		CAR (µg.mL <sup>-1</sup> )		PST (mg.mL <sup>-1</sup> )		CRA (%)	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	0,52 a	0,65 a	6,03 a	6,67 a	0,57 a	0,44 b	95,62 a	78,97 a
Suspensão de rega (SR)	0,48 b	0,59 a	6,16 a	6,20 a	0,28 b	0,70 a	63,92 b	73,77 a
CV%	1,63	9,81	8,65	8,39	7,06	15,97	16,72	12,50

297 Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey (p<0,05).

298

299 O déficit hídrico imposto às plantas de *M. urundeuva* reduziu o crescimento em  
 300 altura do caule em 37% (Tabela 2). O restabelecimento da rega não resultou na  
 301 retomada adequada do crescimento, sendo verificada redução 51% no crescimento do  
 302 caule nas plantas reidratadas (Tabela 2).

303 Ao final do período de restrição hídrica, a biomassa seca da parte aérea e raiz  
 304 foram maiores nas plantas com rega contínua, enquanto as plantas com suspensão de

305 rega apresentaram reduções de 25,6 e 32,6%, na biomassa seca da parte aérea e raiz,  
306 respectivamente (Tabela 2).

307 A restrição hídrica imposta, entretanto, não comprometeu a recuperação das  
308 plantas, o que foi verificado através da rápida recuperação da produção de biomassa  
309 seca da parte aérea e raiz após o restabelecimento da rega, nas plantas submetidas ao  
310 déficit hídrico (Tabela 2).

311

312 Tabela 2. Altura do caule (AC) e biomassa seca da parte aérea (BSPA) e das raízes  
313 (BSR) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de  
314 vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos  
315 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).

TRATAMENTOS	AC (cm)		BSPA (g)		BSR (g)	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	3,35 a	4,95 a	0,2250 a	0,8650 a	0,1075 a	0,4875 a
Suspensão de rega (SR)	2,10 b	2,39 b	0,1675 b	0,6900 a	0,0725 b	0,3825 a
CV%	10,33	24,57	15,25	17,72	21,03	18,66

316 Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

317

318 Ao final do período de restrição hídrica, foram verificadas, nas plantas  
319 submetidas ao déficit hídrico, redução nos teores de sacarose (25,8%), carboidratos  
320 solúveis totais (CST) (42,3%), aminoácidos (AA) (10,5%) e fenóis totais (29,3%)  
321 (Tabela 3). Após o restabelecimento da rega, apenas os teores de AA não apresentaram  
322 diferença entre os tratamentos de regime hídrico (Tabela 3). Os teores de sacarose, CST  
323 e FnT mantiveram-se inferiores nas plantas reidratadas, com reduções de 37, 43 e  
324 79,6%, respectivamente (Tabela 3). Foi verificada uma correlação muito forte entre os  
325 teores de sacarose e CST com os teores de FnT ( $r = 0,81$  e  $0,83$ , respectivamente).

326 Tabela 3. Teor de sacarose, carboidratos solúveis totais (CST), aminoácidos livres totais  
327 (AA) e fenóis totais (FnT) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas  
328 em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (RC) e suspensão de rega  
329 (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).

TRATAMENTOS	Sacarose (mg.g <sup>-1</sup> MF)		CST (mg.g <sup>-1</sup> MF)		AA (mg.g <sup>-1</sup> MF)		FnT (mg.g <sup>-1</sup> MF)	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	29,17 a	23,10 a	30,5 a	21,16 a	3,13 a	3,80 a	11,6 a	5,9 a
Suspensão de rega (SR)	21,63 b	14,43 b	17,6 b	12,06 b	2,80 b	3,57 a	8,2 b	1,2 b
CV%	12,77	2,63	6,21	16,87	3,64	3,50	6,41	35,7

330 Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

331

332 No que se refere à atividade de enzimas antioxidantes, ao final do período de  
 333 restrição hídrica foi registrada redução de 29% na atividade da SOD nas plantas  
 334 cultivadas em condições de limitada disponibilidade de água. As atividades das enzimas  
 335 APX e CAT não apresentaram diferenças entre os tratamentos durante o período de  
 336 restrição hídrica (Tabela 4). Após a reidratação, novos padrões de atividade enzimática  
 337 foram observados, com o aumento na atividade das enzimas SOD (127%) e CAT  
 338 (8,7%) nas plantas reirrigadas (Tabela 4).

339

340 Tabela 4. Atividade da superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e  
 341 catalase (CAT) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão cultivadas em casa de  
 342 vegetação sob dois regimes de rega: rega contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos  
 343 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega).

TRATAMENTOS	SOD(USODg <sup>-1</sup> MF)		APX(μmol Asa g <sup>-1</sup> MF <sup>-1</sup> )		CAT(mmol H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> MF <sup>-1</sup> )	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	38,93 a	17,30 b	6476,2 a	3936,5 a	800,0 a	681,4 b
Suspensão de rega (SR)	27,40 b	39,30 a	6158,7 a	6476,2 a	644,4 a	740,7 a
CV%	7,78	20,67	12,49	26,42	10,21	3,61

344 Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey (p<0,05).

345

346 O percentual de dano de membrana (PDM) não diferiu entre os tratamentos em  
 347 nenhum dos períodos avaliados, mantendo-se na faixa aproximada entre 20 e 27%  
 348 (Tabela 5). De modo semelhante, os teores de MDA e de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> não diferiram entre as  
 349 plantas com rega contínua e com suspensão de rega, durante todo o período  
 350 experimental (Tabela 5).

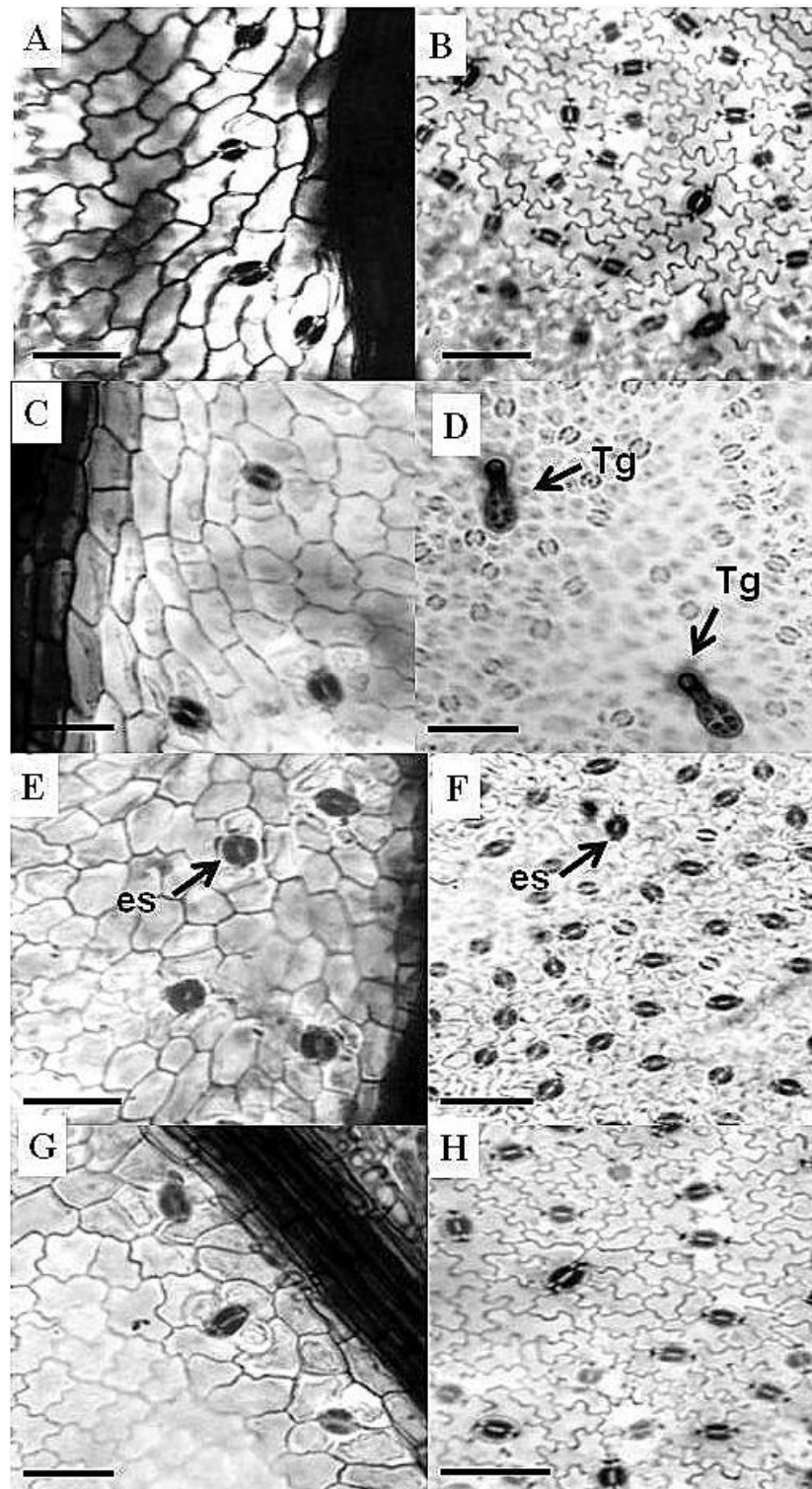
351

352 Tabela 5. Teor de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), malondialdeído (MDA) e percentual  
 353 do dano de membrana (PDM) em plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão  
 354 cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega contínua (RC) e  
 355 suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após a  
 356 retomada da rega).

TRATAMENTOS	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> (μmol g <sup>-1</sup> MF)		MDA (nmol g <sup>-1</sup> MF)		PDM (%)	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	24,73 a	18,70 a	6,20 a	4,56 a	20,90 a	21,77 a
Suspensão de rega (SR)	24,47 a	19,70 a	5,93 a	6,60 a	27,80 a	24,55 a
CV%	29,37	29,09	30,65	18,84	28,06	14,16

357 Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey (p<0,05).

358



359

360 Figura 4. Fotomicrografias em vista frontal de folhas de *Myracrodruon urundeuva*  
 361 Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (A e  
 362 C) e suspensão de rega (B e D) aos 20 dias de restrição hídrica e rega contínua (E e G) e  
 363 plantas reidratadas (F e H) aos 40 dias (20 dias após a retomada da rega). Face adaxial  
 364 (A, C, E, G) e face abaxial (B, D, F, H). es = estômatos; Tg= tricoma glandular. (escala  
 365 = 10  $\mu$ m).

366 As células epidérmicas de *M. urundeuva* sob vista frontal apresentam parede  
 367 celular sinuosa e estômatos anomocíticos em ambas as faces da folha, havendo uma  
 368 tendência de na superfície adaxial essa característica ser menos evidente, se comparada  
 369 com a superfície abaxial (Figura 4). Os estômatos ocorrem em ambas as superfícies  
 370 epidérmicas, adaxial e abaxial, com diferença na densidade estomática, sendo  
 371 classificada, portanto, como anfi-hipoestomática, em que a maior densidade de  
 372 estômatos ocorre na superfície abaxial. Estes são encontrados por toda a lâmina foliar,  
 373 enquanto que na superfície adaxial os estômatos encontram-se unicamente próximo das  
 374 nervuras. Na superfície adaxial, embora o número de estômatos seja reduzido (Figura 4  
 375 A, C, E, G), eles apresentam maior tamanho que os da superfície abaxial (Figura 4 B, D,  
 376 F, H).

377 A restrição hídrica não ocasionou diferença na densidade estomática nas faces  
 378 adaxial e abaxial (DEAD e DEAB) durante o período de restrição hídrica (Tabela 6).  
 379 Entretanto, a queda de 31,7% no CRA desencadeou alterações no perímetro estomático,  
 380 com reduções de 25% e 12%, para a face adaxial e abaxial, respectivamente,  
 381 apresentando uma correlação muito forte ( $r = 0,83$ ) entre o CRA e o perímetro  
 382 estomático.

383 No período de retomada da rega, foi observada redução na DEAB das plantas  
 384 submetidas ao déficit hídrico, com redução de 22,9%, enquanto que o perímetro médio  
 385 dos estômatos (PAD e PAB) não apresentou diferença (Tabela 6).

386  
 387 Tabela 6. Média da densidade estomática (DEAD e DEAB) e perímetro estomático  
 388 (PAD e PAB) nas superfícies adaxial e abaxial em plantas de *Myracrodruon*  
 389 *urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega  
 390 contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias  
 391 (20 dias após a retomada da rega).  
 392

TRATAMENTOS	DEAD (mm <sup>2</sup> )		DEAB (mm <sup>2</sup> )	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	4,04 a	3,64 a	70,9 a	110,4 a
Suspensão de rega (SR)	4,15 a	3,08 a	75,1 a	85,1 b
CV%	17,14	18,23	17,67	10,61
TRATAMENTOS	PAD (µm)		PAB (µm)	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	7,2 a	6,3 a	4,95 a	6,32 a
Suspensão de rega (SR)	5,4 b	6,3 a	4,36 b	6,32 a
CV%	7,05	3,70	3,13	3,70

401 Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

402 A densidade de tricomas glandulares e tectores não apresentou diferença no  
 403 período de restrição hídrica (Tabela 7). Após a retomada da rega, as plantas submetidas à  
 404 restrição hídrica apresentaram redução de 25% na densidade de tricomas glandulares na  
 405 superfície adaxial (Tabela 7). Em relação aos tricomas tectores, foi verificada redução  
 406 de 16,7% na superfície abaxial de plantas submetidas à restrição hídrica (Tabela 7).

407

408 Tabela 7. Média da densidade de tricomas glandulares e tectores nas superfícies adaxial  
 409 (TGAD e TTAD) e abaxial (TGAB e TTAB) em plantas de *Myracrodruon*  
 410 *urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega  
 411 contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias  
 412 (20 dias após a retomada da rega).

413

414

415

416

417

418

419

420

421

422

423

424

425

426

TRATAMENTOS	TGAD (mm <sup>2</sup> )		TGAB (mm <sup>2</sup> )	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	1,47 a	1,50 a	1,79 a	1,80 a
Suspensão de rega (SR)	1,64 a	1,12 b	1,74 a	1,62 a
CV%	16,38	16,37	15,10	21,23

TRATAMENTOS	TTAD (mm <sup>2</sup> )		TTAB (mm <sup>2</sup> )	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	1,47 a	1,70 a	1,32 a	1,2 a
Suspensão de rega (SR)	1,35 a	1,70 a	1,28 a	1,0 b
CV%	15,72	23,53	33,26	12,03

Médias nas colunas, seguidas de letra igual não diferem pelo teste de Tukey (p<0,05).

427

428

429

430

431

432

433

434

Nas nervuras de *M. urundeuva* foram visualizados ductos secretores próximos ao floema (Figuras 5 A, B, D, G, H, J). Células armazenadoras de compostos fenólicos (idioblastos taníferos) na nervura central e a presença de cristais de oxalato de cálcio (Figura 5 K) já foram descritos na literatura como aspectos anatômicos comum em espécies da família anacardiaceae (Duarte et al. 2009) . A restrição hídrica provocou redução na espessura do mesofilo (Tabela 8) e conformação diferenciada das células do parênquima paliádico e esponjoso, sendo observada, neste último, a presença de células braciiformes (Figura 5 F).

435

436

437

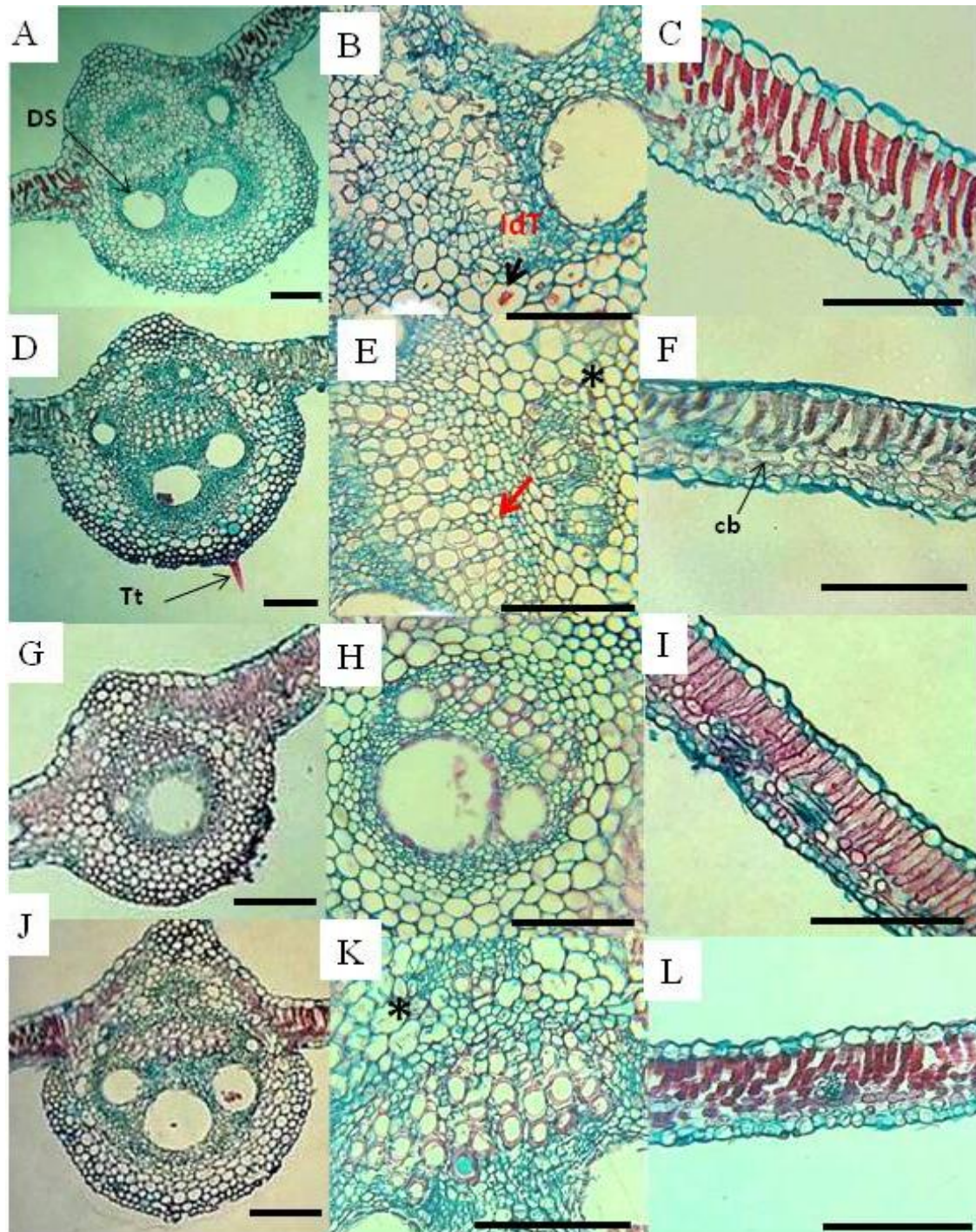
438

Nas plantas em condições de suspensão de rega o tamanho da nervura central foi preservado (Tabela 8), e foi observada maior lignificação da parede celular dos vasos do xilema (Figura 5 E).



439

440



441

442

443 Figura 5. Fotomicrografias de corte transversal de folhas de *Myracrodruon urundeuva*  
 444 Alemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes hídricos: rega contínua (A-  
 445 C) e suspensão de rega (D-F) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias (20 dias após  
 446 a retomada da rega), Rega Contínua (G-I) e plantas reidratadas (J-L). DS= ductos  
 447 secretores; IdT= idioblasto tanífero; Tt= tricoma tector; \*(asterístico) = cristais; cb =  
 448 células braciiformes; seta vermelha= lignificação dos vasos condutores (escala = 10 μm).

449 Tabela 8. Perímetro da nervura central (PNC), espessura do mesofilo, número de ductos  
 450 secretores (DS) e perímetro de ductos secretores (DS) em plantas de *Myracrodruon*  
 451 *urundeuva* Allemão cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de rega: rega  
 452 contínua (RC) e suspensão de rega (SR) aos 20 dias de restrição hídrica e aos 40 dias  
 453 (20 dias após a retomada da rega).

454

TRATAMENTOS	PNC		Espessura mesofilo	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	154,16 a	91,57 a	9,24 a	7,46 a
Suspensão de rega (SR)	163,77 a	92,01 a	7,39 b	5,00 b
CV%	14,40	13,57	9,91	13,32

TRATAMENTOS	Número DS		Perímetro DS	
	20 dias	40 dias	20 dias	40 dias
Rega contínua (RC)	2,6 a	2,4 a	25,0 a	16,2 a
Suspensão de rega (SR)	3,4 a	1,8 a	23,2 a	20,7
CV%	24,72	33,67	16,61	17,26

#### 461 **Discussão**

462 O evento de abscisão foliar observado nas plantas com suspensão de rega  
 463 (Figuras 2 e 3) é uma característica marcante de plantas em condições de déficit hídrico,  
 464 sendo esta uma das estratégias utilizadas por *M. urundeuva* e por outras espécies da  
 465 Caatinga nos períodos de estiagem (Mendes et al. 2017; Barros et al. 2013; Nunes et al.  
 466 2008). A abscisão foliar reduz a transpiração em períodos desfavoráveis, além de  
 467 permitir que a água e os nutrientes cheguem para outras partes da planta (Padilha et al.  
 468 2016; Patharkar e Walker, 2016). A continuidade da abscisão foliar após a retomada da  
 469 rega, representada por um BFR negativo (Figura 3B), pode estar relacionada à presença  
 470 de receptores derivados de proteínas quinases presentes na região de separação entre a  
 471 folha e o caule. Quando plantas sob déficit hídrico são reidratadas, o sinal desses  
 472 receptores é intensificado até que ocorra a abscisão foliar. Isso ocorre porque a  
 473 expressão da proteína HAE é induzida por estresse osmótico e se acumula na zona de  
 474 abscisão. A abscisão é regulada por uma via de sinalização constituída por um ligante, o  
 475 peptídeo IDA (inluorescência deficiência na abscisão) e por dois receptores protéicos,  
 476 as quinases HAE e HSL2, onde IDA estabiliza o complexo protéico entre HAE e HSL2,  
 477 necessários para a ocorrência da abscisão de órgãos vegetais (Patharkar e Walker, 2017;  
 478 Patharkar e Walker, 2016; Meng et al. 2016).

479 A redução nos teores de clorofilas totais durante a imposição do déficit hídrico  
480 (Tabela 1) está atrelada ao início da senescência, verificado em folhas de plantas  
481 submetidas à restrição hídrica (Figura 2 B). A mudança de cor das folhas é ocasionado  
482 pela degradação de moléculas de clorofila durante a degeneração do cloroplasto no  
483 início da senescência, seguido pela hidrólise de proteínas (Tabela 1) (Heaton e  
484 Marangoni, 1996; Smarth, 1994), mobilizando nutrientes para outros tecidos antes da  
485 abscisão, como estratégia para assegurar a manutenção do crescimento e  
486 desenvolvimento (Bilgin et al. 2016; Smarth et al. 1994). A redução nos teores de  
487 clorofila total durante o período de restrição hídrica (Tabela 1) pode ser considerada  
488 como um mecanismo adaptativo de baixa absorção de energia, visto que o excesso de  
489 energia armazenada em moléculas de clorofila em seu estado tripleto pode ser  
490 transferido para moléculas de oxigênio e levar a formação do oxigênio singleto ( $^1O_2$ ),  
491 uma espécie reativa de oxigênio que pode ocasionar a peroxidação de lipídios de  
492 membrana (Vieira et al. 2017; Kruse et al. 2006; Prochazková e Wilhelmová, 2004).

493 O restabelecimento dos padrões hídricos promoveu a recuperação dos teores de  
494 clorofilas totais nas plantas submetidas à restrição hídrica (Tabela 1). A degradação de  
495 proteínas em folhas senescentes é um importante processo hidrolítico que desempenha  
496 papel crucial na reciclagem de nutrientes, especialmente nitrogênio. Muitos genes  
497 associados à senescência que codificam as proteases são sintetizados de novo ou  
498 induzidos durante a senescência (Díaz-Mendoza et al. 2014; Deo et al. 2006; Noodén et  
499 al. 1997, Smarth, 1994). A redução nos teores de proteínas (Tabela 1) pode estar  
500 relacionada à um desbalanço entre a síntese e a degradação proteica, que pode resultar  
501 em diminuição no nível de enzimas no cloroplasto, por exemplo, a Rubisco, levando à  
502 redução das taxas fotossintéticas e resultando em menor produção de carboidratos  
503 (Tabela 3) (Tezara et al. 1999; Smarth, 1994; Thimann et al. 1977). Reduções nos teores  
504 de clorofilas podem acarretar em declínio nos teores de carboidratos, por exemplo,  
505 glicose, que por sua vez pode acarretar em redução na síntese de aminoácidos,  
506 precursores da síntese proteica (Heaton e Marangoni, 1996; Oaks e Hirel, 1985).

507 O desequilíbrio entre a produção e a utilização de carboidratos no crescimento  
508 de plantas em condições de seca moderada constitui um importante papel na sinalização  
509 e modulação dos níveis de açúcares em diferentes órgãos das plantas (Pinheiro e  
510 Chaves, 2011).

511 Já foi constatado que reduções nos teores de carboidratos solúveis (Tabela 3)  
512 podem refletir em mudanças nos teores de aminoácidos e compostos fenólicos (Bolouri-

513 Moghaddam et al. 2010; Rosa et al. 2009; Couée et al. 2006; Martin et al. 1988).  
514 Portanto, limitações no fornecimento de açúcares podem desempenhar importante papel  
515 na regulação de diversas rotas metabólicas e na produção de compostos do metabolismo  
516 primário e secundário, modulando as respostas das plantas a diferentes estresses  
517 ambientais (Tabela 3).

518 Compostos fenólicos apresentam atividade antioxidante e podem estar  
519 relacionados à tolerância de plantas, no que diz respeito à prevenção da peroxidação  
520 lipídica em condições de estresse, uma vez que os flavonoides apresentam a capacidade  
521 de quelar metais, atuando como sequestradores de radicais, podendo interagir com a  
522 superfície da membrana impedindo o acesso de oxidantes à bicamada lipídica  
523 (Verstraeten et al. 2003). Entretanto, o conjunto de resultados apresentados nesta  
524 pesquisa não indica que o estresse imposto às plantas de *M. urundeuva* tenha  
525 ocasionado aumento da peroxidação lipídica (avaliada pelo teor de MDA e pelo PDM).

526 Em condições ambientais adversas, as plantas ativam o sistema de defesa  
527 antioxidante enzimático e não enzimático para evitar danos severos ocasionados por  
528 moléculas oxidantes em suas estruturas. O sistema de defesa antioxidante enzimático é  
529 composto, principalmente, pelas enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato  
530 peroxidase (APX), catalase (CAT) e peroxidase (POD), enquanto o não enzimático é  
531 constituído por compostos de baixo peso molecular, tais com glutathione, ácido ascórbico  
532 e carotenoides (Vieira et al. 2017; Zandalinas et al. 2017; Silva et al. 2015).

533 Embora as condições de restrição hídrica acarretem no aumento da atividade de  
534 enzimas do sistema de defesa antioxidante, durante a senescência pode ocorrer reduções  
535 na atividade enzimática, como foi observado nas plantas de *M. urundeuva* ao final do  
536 período de déficit hídrico (Tabela 4). Esses ajustes não acontecem como causa, e sim  
537 como consequência desse processo (Procházková e Wilhelmová, 2007; Jimenez et al.  
538 1998).

539 A baixa atividade da SOD nas plantas submetidas à restrição hídrica e a  
540 manutenção da atividade das enzimas APX e CAT, independentemente dos tratamentos  
541 de regime hídrico (Tabela 4) sugerem que aos 20 dias de supressão hídrica, não houve  
542 aumento na produção de radical superóxido ( $\cdot\text{O}_2^-$ ), que é o substrato da SOD com a  
543 consequente formação de  $\text{H}_2\text{O}_2$ . Isto pode ser confirmado com os resultados  
544 apresentados na Tabela 5, demonstrando que não houve aumento nos teores de  $\text{H}_2\text{O}_2$ .  
545 Os resultados evidenciam que não houve aumento na peroxidação de lipídios de  
546 membrana, como confirmado pela manutenção dos teores de MDA e do percentual de

547 dano de membrana (Tabela 5), processo que é desencadeado por EROs, principalmente  
548 o oxigênio singlete ( $^1\text{O}_2$ ) e o radical hidroxila ( $\cdot\text{OH}$ ) (Sewelam et al. 2016; Farmer e  
549 Mueller, 2013).

550 O aumento na atividade da SOD e CAT em plantas reidratadas (Tabela 4)  
551 mostra que essa resposta antioxidativa estivesse relacionada à maior produção de radical  
552 superóxido ( $\text{O}_2^{\cdot-}$ ) e peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) (Choudhury et al. 2017; Nunes  
553 Junior et al. 2016; Oliveira et al. 2014). Durante a reidratação, a atividade da SOD pode  
554 ter influência da atividade de NADPH oxidases presentes na membrana que  
555 desempenham importante papel na produção de EROs, principalmente  $\cdot\text{O}_2$  podendo  
556 causar um estímulo oxidativo durante a reidratação (Silveira et al. 2017).

557 No que se refere aos carotenoides (CAR) (Tabela 1), embora os teores não  
558 tenham diferido nas condições estudadas, a manutenção dos níveis desses pigmentos em  
559 condições de déficit hídrico indica um mecanismo de tolerância das plantas frente ao  
560 estresse, visto que em condições ambientais adversas as mudanças nos teores desses  
561 pigmentos compreende uma das primeiras respostas na linha de defesa das plantas, por  
562 desempenharem importante papel na proteção das células contra danos oxidativos  
563 causados por EROs (Park e Jung, 2016; Heaton e Marangoni, 1996). Já foi observado  
564 que em condições de déficit hídrico podem ocorrer modulações nos teores dos  
565 principais carotenoides (zeaxantina, violaxantina, neoxantina e luteína), sugerindo sua  
566 importância na investigação de tolerância de plantas em condições de restrição hídrica  
567 (Mibei et al. 2016). Os diferentes ajustes nos teores desses antioxidantes podem ou não  
568 refletir em mudanças nos teores de carotenoides totais. Portanto, investigações mais  
569 detalhadas acerca das variações nos perfis de carotenoides em plantas de *M. urundeuva*  
570 sob déficit hídrico são necessárias para compreender de que maneira as modulações nos  
571 teores desses pigmentos podem atuar na prevenção do estresse oxidativo decorrente de  
572 estresses ambientais.

573 A perda de água por transpiração depende dentre outros fatores, da condutância  
574 estomática, do tamanho e densidade estomática na superfície foliar, bem como de  
575 estruturas que eventualmente protejam os estômatos (Ferri, 1955).

576 Embora alguns trabalhos relatem acerca da densidade estomática em *M.*  
577 *urundeuva* em condições de diferentes disponibilidade hídrica, Figueirôa et al. (2004)  
578 ressaltaram a importância de que futuros trabalhos com essa espécie devem considerar  
579 também o tamanho dos estômatos pois, os autores observaram uma tendência na  
580 redução do tamanho dos estômatos em condições de restrição hídrica.

581 Embora não tenha ocorrido redução na densidade estomática (DEAD e DEAB)  
582 em folhas de *M. urundeuva* no período de restrição hídrica (Tabela 6), a diminuição do  
583 perímetro estomático (Tabela 6) é um evento reconhecidamente importante na regulação  
584 das trocas gasosas, uma vez que folhas com estômatos menores apresentam maior  
585 eficiência no uso da água por apresentarem menor tamanho dos poros estomáticos,  
586 condicionando assim uma menor perda de água por transpiração (Melo et al. 2007).

587 Por outro lado, a água, além de ser necessária ao crescimento das células, é um  
588 elemento essencial para a manutenção da turgescência (Santos e Carlesso, 1998), o que  
589 provavelmente contribuiu para a redução no perímetro estomático (Tabela 6) e na  
590 espessura do mesofilo (Tabela 8).

591 Por outro lado, a redução no perímetro estomático não acompanhado pelo  
592 aumento da densidade estomática, pode provocar queda na capacidade de realizar trocas  
593 gasosas (Alves et al. 2001). Dessa forma, as variações no perímetro estomático (PAD e  
594 PAB) (Tabela 6), bem como a redução na espessura do mesofilo (Tabela 8) e os baixos  
595 teores de clorofilas totais (Tabela 1) podem ter contribuído para a redução na produção  
596 de carboidratos em folhas de *M. urundeuva* (Tabela 3).

597 A ocorrência de tricomas na superfície foliar contribui para a proteção das  
598 plantas, atuando na redução da perda de água bem como refletindo o excesso de  
599 luminosidade (Reis et al. 2014). A redução na densidade de tricomas nas plantas  
600 reidratadas (Tabela 7) pode ser justificada pela regularização da disponibilidade hídrica,  
601 uma vez que a densidade dessas estruturas pode ser afetada por condições ambientais,  
602 tais como temperatura, radiação, disponibilidade de água e nutrientes (Xiao et al. 2017).  
603 A maior tendência de sinuosidade observada em células epidérmicas na face abaxial de  
604 *M. urundeuva*, pode estar relacionada com maior adaptação às tensões superficiais,  
605 devido sua maior flexibilidade (Medri e Lleras, 1980).

606 Variações anatômicas em plantas sob déficit hídrico ocorrem como forma de  
607 proteção e adaptação ao estresse (Grisi et al. 2008). O aparente aumento na lignificação  
608 da parede celular de vasos condutores nas plantas de aroeira (Figura 5 E) sob déficit  
609 hídrico, pode aumentar a resistência mecânica quando a planta tem de reduzir o  
610 potencial hídrico para manter a entrada de água nas células (Marcondes e Garcia, 2009;  
611 Scatena e Scremin-Dias, 2006).

612 A presença de cristais de oxalato de cálcio (Figura 5 E e K) em plantas são  
613 descritos principalmente por sua relação com a herbivoria, entretanto outros papéis  
614 incluem auxiliar na osmoregulação, regulação tecidual de cálcio, detoxificação iônica, e

615 no fornecimento de CO<sub>2</sub> para a fotossíntese em situações de déficit hídrico, esta última,  
616 geralmente ocorre em condições de estresse hídrico, quando há maior controle da  
617 abertura estomática, limitando a entrada de CO<sub>2</sub> da atmosfera (Tooulakou et al. 2016;  
618 Rotondi et al. 2003).

619 A conservação do tamanho da nervura central provavelmente contribuiu para  
620 que o número e tamanho médio dos ductos secretores não sofressem alterações  
621 morfológicas (Tabela 9). A presença de ductos secretores internos é de ocorrência  
622 comum em espécies da família Anacardiaceae, as quais estão envolvidas na secreção de  
623 material lipofílico (Duarte et al. 2009; Castro e Machado, 2006). Dependendo da  
624 natureza química do material secretado, estas substâncias podem exercer funções na  
625 adaptação de plantas à determinadas condições ambientais (Aguiar-Dias e Cardoso-  
626 Gustavson, 2011). A redução de 31,7% no conteúdo relativo de água nas plantas com  
627 suspensão de rega (Tabela 1) não impossibilitou as plantas de realizar ajustes  
628 bioquímicos, fisiológicos e anatômicos para sobrevivência frente ao déficit hídrico, com  
629 capacidade de rápida recuperação quando a rega foi retomada.

630

### 631 **Conclusões**

632 O presente estudo confirma a tolerância de *M. urundeuva* à suspensão hídrica na  
633 fase inicial de desenvolvimento, com capacidade de recuperação após fase de suspensão  
634 hídrica severa.

635 A restrição hídrica afeta processos do metabolismo primário (carboidratos  
636 solúveis, clorofilas totais, aminoácidos e proteínas solúveis) e secundário (fenóis totais)  
637 na fase inicial de desenvolvimento de *M. urundeuva* Allemão, levando a espécie a uma  
638 fase de latência até que as condições ambientais sejam favoráveis.

639

### 640 **Referências**

641 Aguiar-Dias, A.; Cardoso-Gustavson, P. Ontogeny of the mucilage ducts of *Polygala*  
642 *angulata* DC. (Polygalaceae). The Journal of the Torrey Botanical Society  
643 138:255-261.

644

645 Alves, E. S.; Giusti, P. M.; Domingos, M.; Saldiva, P. H. N.; Guimarães, E. T.; Lobo,  
646 D. J. A. 2001. Estudo anatômico foliar do clone híbrido 4430 de *Tradescantia*:  
647 alterações decorrentes da poluição aérea urbana. Revta brasil. Bot. 24, 4:567-576.

648

649 Amancio Alves, J. J.; Araújo, M. A.; Santos do Nascimento, S. 2009. Degradação da  
650 caatinga: uma investigação ecogeográfica. Revista Caatinga. 22, 3:126-135.

651

- 652 Anjum, S. A.; Ashraf, U.; Tanveer, M.; Khan, I.; Hussain, S.; Shahzad, B.; Zohaib, A.;  
653 Abbas, F.; Saleem, M. F.; Ali, F. Wang, L. C. 2017. Drought Induced Changes in  
654 Growth, Osmolyte Accumulation and Antioxidant Metabolism of Three *Maize* Hybrids.  
655 published: 06 February 2017. doi: 10.3389/fpls.2017.00069.
- 656 Anjum, S. A.; Xie, X.; Wang, L.; Saleem, M. F.; Man, C.; Lei, W. 2011.  
657 Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress.  
658 African Journal of Agricultural Research 6, 9:2026-2032.
- 659  
660 Ascensão, L. 2007. Estruturas secretoras em plantas. *In*: Figueiredo, A. C.; Barroso, J.  
661 G.; Pedro, L. G. (Eds), 2007, Potencialidades e Aplicações das Plantas Aromáticas e  
662 Medicinais. Curso Teórico-Prático, pp. 19-28, 3ª Ed., Edição da Faculdade de  
663 Ciências da Universidade de Lisboa - Centro de Biotecnologia Vegetal, Lisboa,  
664 Portugal.
- 665  
666 Azevedo, I. G.; Oliveira, J. G.; Silva, M. G.; Pereira, T.; Corrêa, S. F.; Vargas, H.;  
667 Façanha, A. R., 2008. P-type H<sup>+</sup>-ATPases activity, membrane integrity, and apoplasmic  
668 pH during papaya fruit ripening. *Postharvest Biology and Tchnology*. 48, 242-247.
- 669  
670 Barros, I. O.; Soares, A. A. 2013. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e  
671 velame da caatinga brasileira. *Revista Ciência Agronômica*. 44, 1:192-198.
- 672  
673 Berris, L. S. J. R.; Sizer, I. W. 1952. A spectrophotometric method for measuring the  
674 breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *J. B. C.* 195, 1:133 - 140.
- 675  
676 Bezerra Neto, E.; Barreto, L. P. Análises químicas e bioquímicas em plantas. Editora  
677 Universitária da UFRPE, 267p. 2011.
- 678  
679 Bilgin, A.; Zeren, Y.; Güzel, S. 2016. Foliar N and P resorption and nutrient (N, P, C,  
680 and S) contents of *Vaccinium arctostaphylos* L. and *Vaccinium myrtillus* L. from East  
681 Black Sea region of Turkey. *Turk J Bot.* 40, 137-146.
- 682  
683 Bolouri-Moghaddam, M. R.; Roy, K. L.; Xiang, L.; Rolland, F.; Ende, W. V. D. 2010.  
684 Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. *FEBS Journal*. 277,  
685 2022–2037.
- 686  
687 Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram  
688 quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical*  
689 *Biochemistry*. 72, 248-254.
- 690  
691 Castro, M. M.; Machado, S. R. 2006. Células e tecidos secretores. *In*: Anatomia vegetal  
692 (Appezato-da-Glória, B & Carmello-Guerreiro, SM eds). Universidade Federal de  
693 Viçosa, 2ed.
- 694  
695 Choudhury, F. K.; Rivero, R. M.; Blumwald, E.; Mittler, R. 2017. Reactive oxygen  
696 species, abiotic stress and stress combination. *The Plant Journal*. 90, 856–867.
- 697  
698 Coueé, I.; Sulmon, C. C.; Gouesbet, G.; Amrani, A. E. 2006. Involvement of soluble  
699 sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants.  
700 *Journal of Experimental Botany*. 57, 3:449–459. doi:10.1093/jxb/erj027
- 701



- 702 Deo, P.M.; Biswal, U.C.; Biswal, B. 2006. Water stress-sensitized photoinhibition in  
703 senescing cotyledons of *Clusterbean*: Changes in thylakoid structures and inactivation  
704 of photosystem 2. *Photosynthetica*. 44, 2:187-192.  
705
- 706 Díaz-Mendoza, M.; Velasco-Arroyo, B.; González-Melendi, P.; Martínez, M.; Díaz, I.  
707 2014. C<sup>1</sup>A cysteine protease–cystatin interactions in leaf senescence. *Journal of*  
708 *Experimental Botany*. 65, 14:3825–3833.  
709
- 710 Duarte, M. R.; Schroder, L. M.; Toledo, M. G.; Yano, M.; Machado, A. A.; Modolo, A.  
711 K. 2009. Anatomia foliar comparada de espécies de aroeira: *Myracrodruon urundeuva*  
712 *Allemão* e *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Visão Acadêmica, Curitiba*. 10, 1:18-28.  
713 Farmer, E. E.; Mueller, M. J. 2013. ROS-mediated lipid peroxidation and res-activated  
714 signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64, 22:1–22. Doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-  
715 120132.  
716
- 717 Ferri, M. G. 1955. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga.  
718 Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação. *Boletim da Faculdade de*  
719 *Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*, n. 195, *Botânica*. 12, 1-170.  
720
- 721 Fidalgo, F.; Santos, A.; Santos, I.; Salema, R. 2004. Effects of long-term salt stress on  
722 antioxidant defence systems, leaf water relations and chloroplasts ultra structure of  
723 potato plants. *Ann. Appl. Biol.* 145, 185-192.  
724
- 725 Figueirôa, J. M.; Barbosa, D. C. A.; Simabukuro, E. A. 2004. Crescimento de plantas  
726 jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes  
727 hídricos. *Acta bot. bras.* 18, 3:573 - 580.  
728
- 729 Foyer, C. H.; Noctor, G. 2003. Redox sensing and signaling associated with reactive  
730 oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiologia Plantarum*, v.119,  
731 p.355-364. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x/pdf>>. Acesso em: 16 jan. 2018.  
732  
733
- 734 Franklin, G. L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin  
735 composites, and a new macerating method for wood. *Nature*. 155, 51.  
736
- 737 Freire Allemão, F. 1862. Relatório da Seção Botânica. In *Trabalhos da Comissão*  
738 *científica de exploração*. I. Introdução. Rio de Janeiro: Laemmert. p. 93-119.
- 739 Giannopolitis, C. N.; Ries, S. K. 1977. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher  
740 plants. *Plant Physiol.* 59, 2: 309 - 314.  
741
- 742 Giulietti, A. M.; Bocage Neta, A. L.; Castro, A. A. J. F.; Gamarra-Rojas, C. F. L.;  
743 Sampaio, E. V. S. B; et al.,. 2010. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga.  
744 Ministério do Meio Ambiente (MMA). p. 48-131.  
745
- 746 Gomes, M. P.; Duarte, D. M.; Caneiro, M. M. L. C.; Barreto, L. C.; Carvalho, M.;  
747 Soares, A. M.; Guilherme, L. R. G.; Garcia, Q. S. 2013. Zinc tolerance modulation in  
748 *Myracrodruon urundeuva* plants. *Plant Physiology and Biochem.* 67, 1-6.  
749

- 750 Grisi, F. A.; Alves, J. D.; Castro, E. M.; Oliveira, C.; Biagiotti, G.; Mel, L. A. 2008.  
751 Avaliações anatômicas foliares em mudas de café 'catuai' e 'siriema' submetidas ao  
752 estresse hídrico. Ciênc. agrotec. 32, 6:1730-1736.  
753
- 754 Handel, V. E. Direct microdetermination of sucrose. 1968. Anal. Biochem. 22, 280-283.  
755
- 756 Heath, R. L.; Packer L. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplast. kinetics and  
757 stoichiometry of fatty acid peroxidation. Arch. Biochem. Biophys. 125, 189 - 198.  
758
- 759 Heaton, J. W.; Marangoni, A. G. 1996. Chlorophyll degradation in processed foods and  
760 senescent plant tissues. Trends in Food Science & Technology. p. 8-15.  
761
- 762 Jimenéz, A., Hernandez, J.A., Pastori, G., Del Río, L.A., Sevilla, F. 1998. Role of  
763 ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of *Pea*  
764 leaves. - Plant Physiol. 118, 1327-1335.  
765
- 766 Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co., New York, N.Y  
767
- 768 Kar, R. K. 2011. Plant responses to water stress. Role of reactive oxygen species. Plant  
769 Sig. Behav. 6, 11:1741-1745.  
770
- 771 Kraus, J. E.; Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em Morfologia Vegetal.  
772 Seropédica: Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (EDUR), 198 p.  
773
- 774 Kruse, N. D.; Vidal, R. A.; Dalmaz, C.; Trezzi, M. M.; Siqueira, I. 2006. Estresse  
775 oxidativo em girassol (*Helianthus annuus*) indica sinergismo para a mistura dos  
776 herbicidas Metribuzin e Clomazone. Planta Daninha. 24, 2: 379-390.  
777
- 778 Labudda, M.; Azam, F. M. S. 2014. Glutathione-dependent responses of plants to  
779 drought: a review. Acta Soc Bot Pol. 83, 1:3-12.  
780
- 781 Lichtenthaler, H. K. 1949. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic  
782 biomembranes. Plant Physiol. 24, 1:350-382.  
783
- 784 Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic  
785 biomembranes. Methods in enzymology. 148, 350-382.  
786
- 787 Lima, K. D. R.; Camara, R.; Chaer, G. M.; Pereira, M. G.; Resende, A. S. 2017. Soil  
788 fauna as bioindicator of recovery of degraded areas in the caatinga biome. Rev. 30, 2:  
789 401 - 411.  
790
- 791 Loreto, F.; Velikova, V. 2001. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic  
792 apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid  
793 peroxidation of cellular membranes. Plant Physiol. 127, 1781 - 1787.  
794
- 795 Lucena, R. F. P.; Farias, D. C.; Carvalho, T. K. N.; Lucena, C. M.; Vasconcelos NETO,  
796 C. F. A.; Albuquerque, U. P. 2011. Uso e conhecimento da aroeira (*Myracrodruon*  
797 *urundeuva*) por comunidades tradicionais no Semiárido brasileiro. Sitientibus série  
798 Ciências Biológicas. 11, 2 : 255-264.  
799

- 800 Machado, N. G.; Biudes, M. S.; Angelini, L. P.; Mützenberg, D. M. S.; Nassarden, D.  
801 C. S.; Bilio, R. S.; Silva, T. J. A.; Neves, G. A. R.; Arruda, P. H. Z.; Nogueira, J. S.  
802 2016. Sazonalidade do balanço de energia e evapotranspiração em área arbustiva  
803 alagável no Pantanal Mato-Grossense. *Revista Brasileira de Meteorologia*. 31, 1: 82-91.  
804 doi:http://dx.doi.org/10.1590/0102-778620140164.
- 805
- 806 Machado, A. C.; Oliveira, R. C. 2014. Medicamentos Fitoterápicos na odontologia:  
807 evidências e perspectivas sobre o uso da aroeira-do-sertão (*Myracrodruon urundeuva*  
808 Allemão). *Rev. Bras. Pl. Med.* 16, 2: 283 – 289.
- 809
- 810 Magalhães, P. C.; Rodrigues, W. A.; Durãs, F. O. M. 1997. Tanino no grão de sorgo:  
811 bases fisiológicas e métodos de determinação. Sete Lagoas: Embrapa-CNPMS, 26p.  
812 (Circular técnica, n.27).
- 813
- 814 Maia, J. M.; Sousa, V. F. O.; Lira, E. H. A.; Lucena, A. M. A. 2017. Motivações  
815 socioeconômicas para a conservação e exploração sustentável do bioma Caatinga.  
816 *Desenvolv. Meio Ambiente*. 41, 295-310. DOI: 10.5380/dma.v41i0.49254.
- 817
- 818 Marcondes, J.; Garcia, A. B. 2009. Aspectos citomorfológicos do estresse salino em  
819 plântulas de arroz (*Oryza sativa* L.). *Arq. Inst. Biol.* 76, 2:187-194.
- 820
- 821 Martin, F.; Ramstedt, M.; Soderhall, K. Canet, D. 1988. Carbohydrate and Amino Acid  
822 Metabolism in the *Ectomycorrhizal Ascomycete Sphaerospora brunnea* during  
823 glucose utilization. *Plant Physiol.* 86, 935-940.
- 824
- 825 Medri, M. E.; Lleras, E. 1980. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea*  
826 *brasiliensis* Müell. *Arg. ACTA AMAZONICA* 10, (3) : 463-493.
- 827
- 828 Meira, M. M. C.; Dilva, C. R. T.; Carvalho, L. O.; Rodrigues, M. A.; Dutra Brasil, M.;  
829 Santos, P. A. 2017. A beleza seca: aspectos do paisagismo no semiárido brasileiro. *Mix*  
830 *Sustentável*. 3, 2:108-113.
- 831
- 832 Melo, H. C.; Castro, E. M.; Soares, A. M.; Melo, L. A.; Alves, J. D. 2007. Alterações  
833 anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum*  
834 L. sob condições de déficit hídrico. *Hoehnea*. 34, 2:145-153.
- 835
- 836 Mendes, K. R.; Granja, J. A. A.; Ometto, J. P.; Antonino, A. C. D.; Menezes, R. S. C.;  
837 Pereira, E. C.; Pompelli, M. F. 2017. *Croton blanchetianus* modulates its  
838 morphophysiological responses to tolerate drought in a tropical dry Forest. *Functional*  
839 *Plant Biology*. www.publish.csiro.au/journals/fpb.
- 840
- 841 Meng, X.; Zhou, J.; Tang, J.; Li, B.; Oliveira, M. V.V.; Chai, J.; He, P.; Shan, L. 2016.  
842 Ligand-induced receptor-like kinase complex regulates floral organ abscission in  
843 *Arabidopsis*. *Cell Reports*. 14, 330–1338.
- 844
- 845 Mibei, E. K.; Ambuko, J.; Giovannoni, J. J.; Onyango, A. N.; Owino, W. O. 2016.  
846 Carotenoid profiling of the leaves of selected African eggplant accessions subjected to  
847 drought stress. *Food Science & Nutrition*. 5, 1:113–122.
- 848
- 849 Ministério do Meio Ambiente (MMA). BRASIL. Instrução normativa nº 06, de 23 de  
850 setembro de 2008.

- 851 Moura, M. M. S.; Costa, G. B. R.; Palácio, H. A. Q.; Araújo Neto, J. R. Bandeira Brasil,  
852 J. 2016. Produção de serapilheira e suas frações em área da Caatinga no Semiárido  
853 Tropical. Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade. 3, 5:199-208.  
854 doi.org/10.21438/rbgas.030509.
- 855
- 856 Munné-Bosch, S.; Queval, G.; Foyer, C. H. 2013. The impact of global change factors  
857 on redox signaling underpinning stress tolerance. Plant Physiol. 161,1-19.
- 858
- 859 Nakano, Y.; Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific  
860 peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiol. 22, 867 - 880.
- 861
- 862 Nishizawa, A.; Yabuta, Y.; Shigeoka, S. 2008. Galactinol and raffinose constitute a  
863 novel function to protect plants from oxidative damage. Plant Physiology. 147, 1251–  
864 1263.
- 865
- 866 Noodén, L. D.; Guiamet, J. J.; John, I. 1997. Senescence mechanisms. - Physiol Plant.  
867 101, 746-753.
- 868
- 869 Nunes, Y. R. F.; Fagundes, M.; Almeida, H. S.; Veloso, M. D. M. 2008. Aspectos  
870 ecológicos da aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão - Anacardiaceae): fenologia e  
871 germinação de sementes. R. Árvore. 32, 2:233-243.
- 872
- 873 Nunes Junior, F. H.; Gondim, F. A.; Freitas, V. S.; Braga, B. B.; Brito, P. O. B.;  
874 Martins, K. 2016. Crescimento foliar e atividades das enzimas antioxidativas em  
875 plântulas de girassol suplementadas com percolado de aterro sanitário e submetidas a  
876 estresse hídrico. Rev. Ambient. Água. 12, 1. doi:10.4136/ambi-agua.
- 877
- 878 Oaks, A.; Hirel, B. 1985. Nitrogen metabolism in roots. Ann. Rev. Plant Physiol. 36, p.  
879 345-65.
- 880
- 881 Oliveira, M. T.; Matzek, V.; Medeiros, C. D.; Rivas, R.; Falcão, H. M.; Santos, M. G.  
882 2014. Stress tolerance and ecophysiological ability of an invader and a native species in  
883 a seasonally dry tropical forest. 9, 8:1-11.
- 884
- 885 Padilha, N. S.; Silva, C. J.; Pereira, B. S.; Neto da Silva, J. A.; Heid, D. M.; Bottega, S.  
886 P.; Scalon, S. P. Q. 2016. Crescimento inicial do pinhão-mansão submetido a diferentes  
887 regimes hídricos em latossolo vermelho distrófico. Ciência Florestal. 26, 2:513-521.
- 888
- 889 Park, J. H.; Jung, S. 2016. Perturbations of carotenoid and tetrapyrrole biosynthetic  
890 pathways result in differential alterations in chloroplast function and plastid signaling.  
891 Biochemical and Biophysical Research Communications p.1-6.  
892 doi.org/10.1016/j.bbrc.2016.11.0920.
- 893
- 894 Patharkar, O. R.; Walker, J. C. 2016. Core mechanisms regulating developmentally  
895 timed and environmentally triggered abscission. Plant Physiol. 4, 5-36.
- 896
- 897 Patharkar, O. R.; Walker, J. C. 2017. Advances in abscission signaling. BioRxiv. 29, 1-  
898 22.
- 899

- 900 Pereira, P. S.; Barros, L. M.; Brito, A. M.; Duarte, A. E.; Maia, A. J. 2014. Uso da  
901 *Myracrodouon urundeuva* Allemão (aroeira do sertão) pelos agricultores no tratamento  
902 de doenças. *Plantas medicinales*. 19, 1: 1-6.  
903
- 904 Pereira, Z. V.; Morais, G. A. 2014. Utilização de métodos biológicos para restauração  
905 de áreas degradadas no município de Ivinhema-MS. *Cadernos de Agroecologia – ISSN*  
906 *2236-7934 –9*, 4:1-12.  
907
- 908 Pinheiro, C.; Chaves, M. M. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic  
909 connections from available data? *Journal of Experimental Botany*. 62, 3:869–882.  
910 doi:10.1093/jxb/erq340.  
911
- 912 Procházková, D.; Wilhelmová, N. 2004. Changes in antioxidative protection in bean  
913 cotyledons during natural and continuous irradiation-accelerated senescence. *Biologia*  
914 *Plantarum*. 48, 1:33-39.  
915
- 916 Procházková, D.; Wilhelmová, N. 2007. Leaf senescence and activities of the  
917 antioxidant enzymes. *Biologia Plantarum*. 51, 3:401-406.  
918
- 919 Qiu, Z. B.; Wang, Y. F.; Zhu, A. J.; Peng, F. L.; Wang, L. S. 2014. Exogenous sucrose  
920 can enhance tolerance of *Arabidopsis thaliana* seedlings to salt stress. *Biologia*  
921 *Plantarum*. 58, 4:611-617. DOI: 10.1007/s10535-014-0444-3  
922
- 923 Reis, A. L. L. E.; Silva, D. S.; Silva, K. L. F.; Chagas, D. B. 2014. Caracterização  
924 anatômica e histoquímica de raízes e folhas de plântulas de *Anacardium occidentale* L.  
925 (Anacardiaceae). *Revista Árvore*. 38, 2:209-219.  
926
- 927 Ribeiro, T. O.; Bakke, I. A.; Souto, P. C.; Olaf, A. B.; Lucena, D. S. 2017. Diversidade  
928 do banco de sementes em diferentes áreas de caatinga manejadas no semiárido da  
929 paraíba, Brasil. *Ciência Florestal*. 27, 1:203-213.  
930
- 931 Rosa, M.; Prado, C.; Podazza, G.; Interdonato, R.; González, J. A. Hilal, M.; Prado, F.  
932 E. 2009. Soluble sugars. *Plant Signaling & Behavior*. 4, 5:388-393. DOI:  
933 10.4161/psb.4.5.8294.  
934
- 935 Rotondi, A.; Rossi, F.; Asunis, C.; Cesaraccio, C. 2003. Leaf xeromorphic adaptations  
936 of some plants of a coastal mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean*  
937 *Ecology*. 4, 3-4.  
938
- 939 Santos, R. F.; Carlesso, R. 1998. Déficit hídrico e os processos morfológico e  
940 fisiológico das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.2, n.3,  
941 p. 287-294.  
942
- 943 Santos, M. G.; Oliveira, M. T.; Figueiredo, K. V.; Falcão, H. M.; Arruda, E. C. P.;  
944 Almeida-Cortez, J.; Sampaio, E. V. S. B.; Ometto, J. P. H. B.; Menezes, R. S. C.;  
945 Oliveira, A. F. M.; Pompelli, M. F.; Antonio, A. C. D. 2014. Caatinga, the Brazilian dry  
946 tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor. Exp. Plant Physiol*. 26, 83.  
947 <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0008-0>  
948

- 949 Santos, W. M.; Souza, R. M. S.; Souza, E. S.; Almeida, A. Q.; Antonino, A. C. D. 2017.  
950 Variabilidade espacial da sazonalidade da chuva no semiárido brasileiro. *Journal of*  
951 *Environmental Analysis and Progress*. 02, 04:368-376.
- 952  
953 Scatena VL, Scremin-Dias E 2006. Parênquima, Colênquima e Esclerênquima. *In:*  
954 *Appezato-da-Glória, B., CarmelloGuerreiro, S.M. (orgs.) Anatomia Vegetal. Viçosa:*  
955 *Editora da UFV*, p. 109-119.
- 956  
957 Scheneider, C. A.; Rasband, W. S.; Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25  
958 years of image analysis. *Nature Methods*. 9, 671-675
- 959  
960 Sewelam, N.; Kazan, N.; Schenk, P. M. 2016. Global plant stress signaling: reactive  
961 oxygen species at the cross-road. *Front. Plant Sci*. 7, 187:1 - 21.
- 962  
963 Silva, P. A.; Oliveira, I. V.; Rodrigues, K. C. B.; Cosme, V. S.; Bastos, A. J.  
964 R.; Detmann, K. S. C.; Cunha, R. L.; Festucci-Buselli, R. A.; DaMatta, F. M.; Pinheiro,  
965 H. A. 2015. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant  
966 strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees*, p. 1-12. DOI  
967 10.1007/s00468-015-1289-x.
- 968  
969 Silva, F. A. S.; Azevedo, C. A. V. 2017. Assistat 7.7 beta. DEAG-CTRN-UFMG,  
970 Campina Grande.
- 971 Silveira, N. M.; Marcos, F. C. C.; Frungillo, L.; Moura, B. B.; Seabra, A. B.; Salgado,  
972 I.; Machado, E. C.; Hancock, J. T.; Ribeiro, R. V. 2017. S-nitrosoglutathione spraying  
973 improves stomatal conductance, rubisco activity and antioxidant defense in both leaves  
974 and roots of sugarcane plants under water deficit. *Physiol Plant.*, v.160, n 4, p.383-395.  
975 doi: 10.1111/ppl.12575.
- 976  
977 Smarth, C. M. 1994. Gene expression during leaf senescence. *Nen.- Phylol*. 126, 419-  
978 448.
- 979  
980 Smeekens, S.; Ma, J.; Hanson, J.; Rolland, F. 2009. Sugar signals and molecular  
981 networks controlling plant growth. *Current Opinion in Plant Biology*. 13, 1-6.
- 982  
983 Tetens, V. O. 1930. Über einige meteorologische Begriffe, *Zeitschrift Geophysic,*  
984 *Wurzburg*. 6, 297-309.
- 985  
986 Tezara, W.; Mitchell, V. J.; Driscoll, S. D.; Lawlor, D. W. 1999. Water stress inhibits  
987 plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401.
- 988  
989 Thimann, K. V.; Tetley, R. M.; Krivak, B. M. 1977. Metabolism of oat leaves during  
990 Senescence. *Plant Physiol*. 59, 448-454.
- 991  
992 Tooulakou, G.; Giannopoulos, A.; Nikolopoulos, D.; Bresta, P.; Dotsika, E.; Orkoulas,  
993 M. G.; Kontoyannis, C. G.; Fasseas, C.; Liakopoulos, G.; Klapa, M. I.; Karabourniotis,  
994 G. 2016. Reevaluation of the plant “gemstones”: Calcium oxalate crystals sustain  
995 photosynthesis under drought conditions. *Plant Signaling & Behavior*. 11.
- 996  
997 Verstraeten, S. V.; Keen, C. L.; Schmitz, H. H.; Fraga, C. G.; Oteiza, P. I. 2003. *Free*  
998 *Radical Biology & Medicine*. 34, 1:84-92.
- 999

- 1000 Viana, G.; Calou, I.; Bandeira, M. A.; Galvão, W.; Brito, G. A. 2014. *Myracrodruon*  
1001 *urundeuva* Allemão, a Brazilian medicinal species, presents neuroprotective effects on a  
1002 Parkinson's disease model, in rats. Basic and clinical neuroscience –  
1003 Neuropharmacology.  
1004
- 1005 Vieira, E. A.; Silva, M. G.; Moro, C. F.; Laura, V. A. 2017. Physiological and  
1006 biochemical changes attenuate the effects of drought on the Cerrado species *Vatairea*  
1007 *macrocarpa* (Benth.) Ducke. Plant Physiology and Biochemistry. 115, 472 – 483.  
1008 doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.04.022.  
1009
- 1010 Xiao, K.; Mao, X.; Lin, Y.; Xu, H.; Zhu, Y.; Cai, Q.; Xie, H.; Zhang, J. 2017. Trichome,  
1011 a functional diversity phenotype in plant. Mol Biol. 6, 1. DOI: 10.4172/2168-  
1012 9547.1000183  
1013
- 1014 Yemm, E. W.; Willis, A. J. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extract by  
1015 anthrone. Biochemical Journal. 57, 508-514.  
1016
- 1017 Yemm, E. W.; Cocking, E. C. 1955. The determination of amino-acids with ninhydrin.  
1018 Analyst. 80, 209-213.  
1019
- 1020 Zandalinas, S. I.; Balfagón, M.; Arbona, V.; Gómez-Cadenas, A. 2017. Modulation of  
1021 antioxidant defense system is associated with combined drought and heat stress  
1022 tolerance in citrus. Frontiers in Plant Science, 8, 953-953. doi: 10.3389/fpls.2017.00953.

## 8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A ampliação dos conhecimentos sobre as estratégias morfofisiológicas e bioquímicas de plantas em condições de déficit hídrico, sobretudo, espécies ameaçadas de extinção, auxilia na proteção e no manejo das espécies, uma vez que se faz conhecer um pouco mais sobre o estado de aclimação ao estresse ambiental.

Embora na literatura já se conheça que *M. urundeuva* seja uma espécie que suporte longos períodos de déficit hídrico, nenhum estudo até o momento, investigou as estratégias bioquímicas e morfofisiológicas de plantas em estádios iniciais de desenvolvimento.

As respostas das plantas ao déficit hídrico podem variar de acordo com a espécie, o estágio de desenvolvimento, do tempo e intensidade da limitação hídrica. Nesse sentido, considerando as condições impostas às plantas de *M. urundeuva* para avaliação do efeito do déficit hídrico nos estádios iniciais do desenvolvimento, observou-se que as plantas conseguem tolerar bem a esse estresse abiótico nos estádios iniciais de desenvolvimento, mesmo quando cultivadas em substrato com baixa capacidade de retenção hídrica.

A presente pesquisa também fornece informações acerca das modulações no estado redox de plantas de *M. urundeuva* em condições de déficit hídrico, e mostra que as respostas bioquímicas de plantas em condições de restrição hídrica, bem como na fase de recuperação, podem variar de acordo com o estágio de desenvolvimento e das características físicas do substrato (artigo I).

A hipótese inicialmente proposta, de que as plantas de *M. urundeuva* em condições de restrição hídrica acumulam solutos compatíveis para realizar o ajustamento osmótico e que durante a reidratação são utilizados para a retomada do crescimento foi refutada. Considerando a dinâmica do estresse, verifica-se que quanto mais jovem as plantas de *M. urundeuva* (artigo II), durante o estágio de aclimação, convalida em um período de redução do metabolismo, consistindo em baixos teores de carboidratos, aminoácidos, fenóis e baixa atividade de enzimas antioxidantes, sem provocar o aumento dos teores de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, da peroxidação lipídica e em danos de membrana.

Essas respostas foram surpreendentes, levando em consideração o aspecto visual das plantas no último dia de suspensão da rega, onde algumas estavam aparentemente mortas, sem indícios de possível recuperação. Entretanto, quando a rega foi restabelecida, os primeiros sinais visuais foram a emissão de novas folhas, enquanto que bioquimicamente, as plantas investiram na recuperação dos teores de clorofilas totais, assegurando a produção de fotoassimilados para serem investidos em outras vias metabólicas. Como a fotossíntese é uma das principais vias de formação de espécies reativas de oxigênio, paralelamente ocorreu o



aumento na atividade de enzimas antioxidantes a fim de evitar o acúmulo de oxidantes nas células.

Nosso estudo confere o primeiro referencial acerca das modulações no sistema de defesa antioxidante em plantas de *M. urundeuva* nos estádios iniciais, em condições de déficit hídrico, bem como em relação do metabolismo de carboidratos, os quais representam importante papel nas estratégias bioquímicas utilizadas por *M. urundeuva*.

A outra hipótese de que as plantas em condições de restrição hídrica investiam no desenvolvimento radicular em condições de déficit hídrico para melhor captação dos recursos hídricos também foi refutada, apresentando inclusive redução na biomassa seca do sistema radicular.

Diante das limitações hídricas de ocorrência natural em regiões semiáridas e do uso desordenado da biodiversidade em florestas tropicais secas, como a Caatinga, a perda de espécies de importância ecológica, econômica e social pode ocorrer, comprometendo a relação entre o homem e o meio ambiente, além de resultar em perda do conhecimento local que é repassado por gerações. Perante o exposto, essa pesquisa fornece importantes contribuições científicas acerca da aclimatação de *M. urundeuva* ao déficit hídrico, servindo como suporte para programas de manejo e conservação da espécie, que atualmente encontra-se na lista de espécies da flora ameaçadas de extinção, além de fornecer dados para futuros estudos com a espécie em condições de estresses abióticos.

## 9. NORMAS DAS REVISTAS

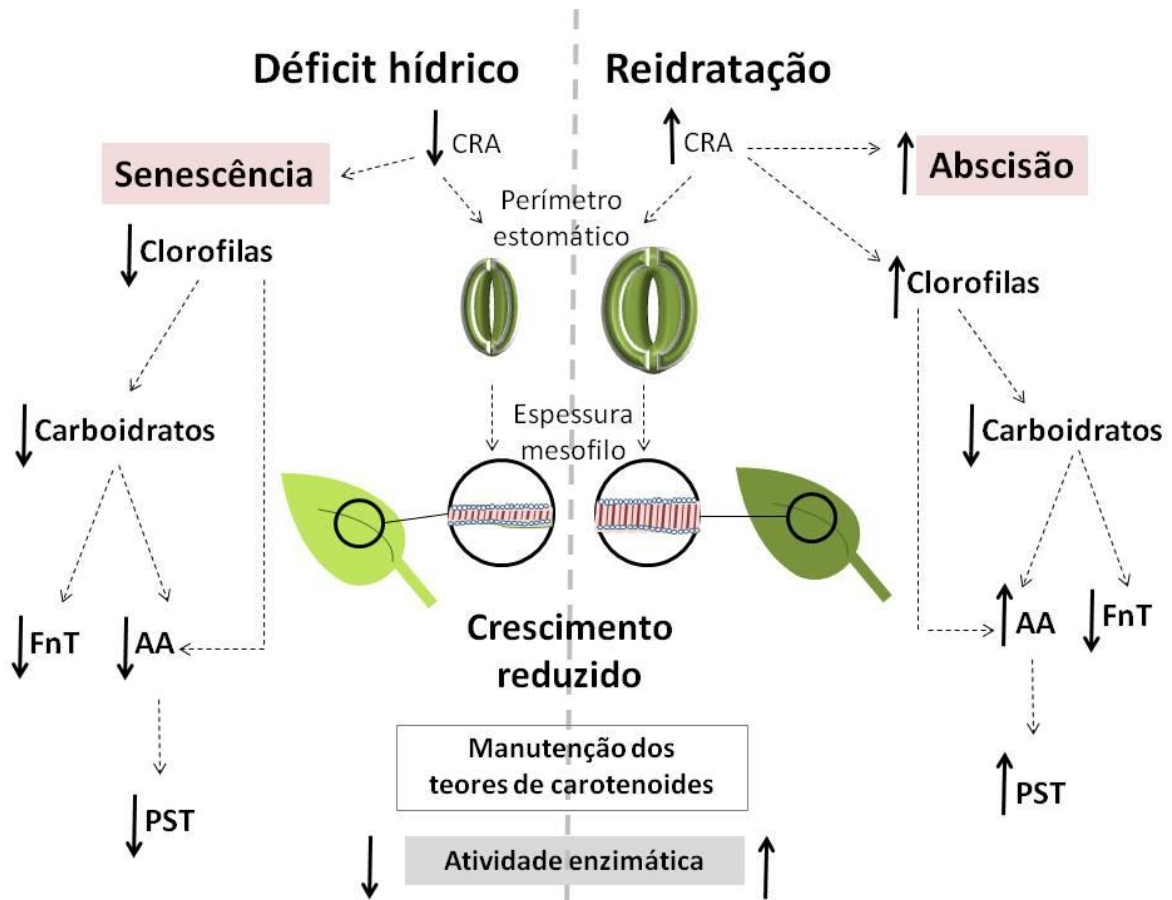
**Artigo 1:** Estresse oxidativo e crescimento em plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão em diferentes substratos e regimes hídricos, será enviado ao periódico **BIOCHEMICAL SYSTEMATICS AND ECOLOGY**, B1 em Biodiversidade.

Link de acesso: <https://www.journals.elsevier.com/plant-physiology-and-biochemistry>

**Artigo 2:** Estratégias bioquímicas e morfofisiológicas de plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão sob déficit hídrico, será enviado ao periódico **PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY**, A2 em Biodiversidade.

Link de acesso: <https://www.journals.elsevier.com/biochemical-systematics-and-ecology>

## 10. ANEXO



**Figura 1.** Esquema representativo dos resultados obtidos no artigo II: Estratégias bioquímicas e morfofisiológicas de plantas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão sob déficit hídrico, o qual será utilizado como resumo gráfico do referido artigo para submissão à revista Plant Physiology and Biochemistry.