Multidisciplinary Sciences Reports

Revisão

ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS À LIMITADA DISPONIBILIDADE HÍDRICA EM ESPÉCIES ARBÓREAS DA CAATINGA

ADAPTIVE STRATEGIES TO LIMITED WATER AVAILABILITY IN CAATINGA TREE SPECIES

1 Lindomar Maria de Souza lindomarsouza.ufrpe@gmail.com
1 Marta Ribeiro Barbosa martaribeirobarbosa@gmail.com
1 Katarina Romênia Pinheiro Nascimento katarina.nascimento@cetene.gov.br
1 Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste

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 tem acarretado na destruição e diminuição do habitat, constituindo sérias ameaças às espécies. Os estudos das respostas de plantas adaptadas às condições do semiárido contribuem para a compreensão das diferentes estratégias utilizadas por diversas espécies em condições ambientais adversas. A compreensão dessas respostas é de fundamental importância para consolidar projetos e ações que visam à conservação da biodiversidade na Caatinga.

PALAVRAS-CHAVE: Déficit hídrico. Enzimas antioxidantes. Morfofisiologia. Solutos compatíveis. Bioquímica vegetal. Semiárido.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

ABSTRACT

The Caatinga, a dry seasonal tropical forest, is proportionally the least studied and protected and is in an accelerated process of environmental alteration and deterioration caused by the inappropriate use of its resources. The continuous and intensive predatory exploitation has led to the destruction and reduction of the habitat, constituting serious threats to the species. Studies of plant responses adapted to semi-arid conditions contribute to the understanding of the different strategies used by different species in adverse environmental conditions. Understanding these responses is of fundamental importance to consolidating projects and actions aimed at conserving biodiversity in the Caatinga.

KEYWORDS: Water deficit. Antioxidant enzymes. Morphophysiology. Compatible solutes. Plant biochemistry. Semi-arid region.

INTRODUÇÃO

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 (1). Além do desmatamento acelerado para uso energético da madeira, 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 (2, 3).

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 (4).

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, as regiões áridas e semiáridas do mundo, como o Nordeste brasileiro enfrentam problemas com precipitações irregulares.

Estratégias para assegurar sistemas de conservação e manejo sustentável exigem o conhecimento de mecanismos desenvolvidos pelas espécies diante de estresses ambientais. Essas informações auxiliam no planejamento para a manutenção da biodiversidade, reduzindo perdas por extinção (5). Diante disso, esta

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

revisão descreve os principais mecanismos fisiológicos, bioquímicos e morfoanatômicos de adaptação ao déficit hídrico de espécies arbóreas da Caatinga.

MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi realizada mediante um levantamento de informações por meio eletrônico utilizando as seguintes bases de dados científicas: *Science Direct, Google* Acadêmico e Periódico Capes. As informações que compõem essa revisão foram obtidas de diversos tipos de publicações incluindo artigos científicos, livros e capítulos de livros relacionados com os temas quais foram selecionadas considerando a ordem de importância e relevância dentro do tema, incluindo publicações recentes que trazem atualizações sobre o tema. A pesquisa foi realizada com base nas informações publicadas nos últimos 40 anos, tendo como base principal, as publicações dos dez anos. Na pesquisa foram consideradas 73 publicações, englobando artigos publicados em revistas científicas e livros considerados referência no tema abordado, sendo 57% das publicações na língua inglesa e os 43% publicados em português.

RESULTADOS E DISCUSSÕES

A CAATINGA: UMA FLORESTA TROPICAL SAZONAL SECA

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 826.411 km^2 correspondendo a aproximadamente 11% da área total do território brasileiro. Apesar da sua importância no cenário social e ambiental, pouco mais de 8,0% da Caatinga estão protegidos por Unidades de Conservação Federal e apenas 1,4% em Unidades de Conservação de Proteção Integral (6).

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. 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.

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, e está diretamente vinculada à produção agrícola e à fixação de carbono, e fortemente relacionada ao aquecimento global (7). 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 (8).

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. Entretanto, as atividades extrativistas de uso dos recursos vegetais têm o potencial de modificar a dinâmica populacional das espécies (9). 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 (10). 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 (11).

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 (12). O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo BSh, semiárido quente, com chuvas de verão (13).

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 (14). 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 (15).

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 (16).

A vegetação da Caatinga é constituída por 4.320 espécies (17), 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 (17). 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) (18).

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 (19). 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 e

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 (20).

À medida que se deu a evolução das plantas, houve a necessidade do desenvolvimento de ajustes que possibilitariam a conquista do ambiente terrestre (21). A ocupação das plantas em ambientes áridos e semiáridos vem acompanhada de várias alterações morfoanatômicas, fisiológicas e bioquímicas tais como, diminuição da relação entre superfície, volume foliar, presença de cutícula, de ceras e de tricomas, estômatos protegidos, tecidos armazenadores de água, dentre outras (22).

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 (12, 23, 24). O déficit hídrico provoca alterações no comportamento vegetal, cuja irreversibilidade vai depender da espécie, da duração, da severidade e do estádio de desenvolvimento da planta (20).

ESTRATÉGIAS MORFOANATÔMICAS

As alterações morfoanatômicas ocorrem em plantas sob déficit hídrico, visando proteger e adaptar as espécies, auxiliando no enfrentamento dessa condição ambiental adversa (25). 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. Já a presença de esclerênquima é interpretada como estruturas que reduzem os efeitos do murchamento (26). 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 (12).

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 pelo espectro ultravioleta (27). *Myracrodruon urundeuva* pertencente à família Anacardiaceae 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 (28, 29). A redução na proporção de estômatos e aumento na produção de tricomas auxiliam as plantas em condições de restrição hídrica (30). 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 (29).

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 (31). A diminuição na densidade estomática em plantas jovens de *M. urundeuva* em condições de baixa disponibilidade hídrica reflete 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 (32).

A variação da densidade estomática também é uma estratégia de adaptação ou tolerância às condições de déficit hídrico. Em condições de restrição hídrica, plantas de *Paspalum paniculatum* aumentam a densidade estomática na face abaxial da epiderme, acompanhado com a diminuição no diâmetro estomático. Essas variações no comportamento estomático é uma característica muito variável em função do ambiente onde as plantas se encontram e ocorrem frequentemente em plantas submetidas a diferentes estresses (33).

Outra forma de expressar a tolerância ao déficit hídrico envolve a anatomia do caule (34). Correlações importantes existem 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. A eficiência

hidráulica do caule é de caráter evolutivo e correlacionam-se com a resistência à cavitação do xilema (34).

Em plantas de *M. urundeuva*, a presença de feixes vasculares de pequeno calibre auxilia na autodefesa dessa espécie em períodos de déficit hídrico, visto que feixes de calibre espesso podem favorecer a perda de água (35, 36). A família Anacardiaceae é caracterizada pela presença de canais secretores ou dutos de látex e terpenos resiníferos e apresentam cristais de oxalato de cálcio no parênquima e sílica em algumas células do xilema como estratégias adaptativas ao déficit hídrico (36).

A espécie *Spondias tuberosa* Arruda apresenta um número considerável de cristais de oxalato de cálcio na região na nervura principal e poucos no mesofilo e essa característica se relaciona com a alta incidência luminosa a que as plantas são expostas, reforçando que os prismas formados pelos cristais podem potencializar a energia luminosa, otimizando dessa maneira, as taxas fotossintéticas (37). O 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_2 pela enzima oxalato oxidase quando a entrada de CO_2 atmosférico torna-se limitado em condições de déficit hídrico, o que pode atrelar alguma vantagem da presença desses cristais em plantas sob déficit hídrico: economia de água e tolerância à seca (38).

ESTRATÉGIAS 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 (20). 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 (39).

Por outro lado, em ambientes com solos profundos, plantas com hábito de enraizamento profundo podem ser mais bem adaptadas 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 (40).

A regulação do fechamento estomático nos períodos mais quentes do dia e a caducifólia, sendo esta última uma 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 manutenção de altas taxas fotossintéticas durante o período chuvoso (12). *M. urundeuva* sob condições de suspensão de rega, apresenta uma diminuição progressiva na condutância estomática, na transpiração, na fotossíntese e da eficiência no uso da água pelas plantas (41).

A dinâmica da absorção de água pelas raízes pode estar também envolvida com as estratégias fisiológicas utilizadas pelas plantas no enfrentamento de condições de déficit hídrico. A absorção de água do solo pelas plantas está relacionada com a produtividade de três maneiras: 1) 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. Esses três fatores implicam na redistribuição de biomassa para órgãos economicamente importantes da planta, por exemplo, as raízes (42). Em condições de estresse hídrico moderado é possível verificar o aumento no crescimento da raiz, podendo alcançar a áreas cerca de duas a três vezes maior que a parte aérea, o que constitui uma característica de plantas adaptadas ao clima semiárido (43, 44, 45).

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 (20, 46). 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 estresse hídrico, pode ser influenciada também pela capacidade de captação de recursos pela espécie (42).

ESTRATÉGIAS BIOQUÍMICAS

Outras estratégias foram desenvolvidas pelas plantas como mecanismos de adaptação que lhes permitem perceber as tensões do ambiente e regular rapidamente sua fisiologia e metabolismo para lidar com 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 que atuam no ajustamento osmótico (45, 47). Diversos estudos relatam o acúmulo desses solutos em condições de déficit hídrico (48, 49, 50), onde o tipo e a quantidade do soluto acumulado irão depender da espécie, da intensidade e da duração do período de restrição hídrica (41).

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 (51). Plantas de *M. urundeuva* com doze meses de idade, quando foram submetidas ao déficit hídrico por 12 dias, apresentaram aumento de 41% nos teores de carboidratos solúveis. Já o teor de aminoácidos livres totais foi três vezes maior nas plantas submetidas ao déficit hídrico, o que pode ter sido reflexo do aumento na proteólise ou inibição da síntese proteica (41). Carboidratos também 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) (52), atuando como sinalizadores metabólicos em resposta a alterações ambientais (53).

Plântulas de *Arabidopsis thaliana* tratadas com atrazina (herbicida seletivo de ação sistêmica) 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 (54). 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 glutationa, compostos envolvidos na defesa das plantas contra o estresse oxidativo (55, 56).

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 (57). Outra resposta importante 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 diminuição dos teores de clorofila em condições de estresse (22).

A diminuição do teor de clorofila em plantas sob estresse osmótico pode ser um indicativo de estresse oxidativo, resultado da foto-oxidação e degradação da clorofila, onde baixas concentrações de pigmentos fotossintéticos podem limitar o potencial fotossintético e consequentemente a produção de compostos do metabolismo primário (58, 59).

Condições ambientais estressantes podem desencadear o aumento na produção de EROs (Espécies Reativas de Oxigênio), 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 singleto ($^1O_2$), principalmente nos cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos (60). O aumento na

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

produção de ROS em plantas submetidas ao déficit hídrico é um evento inicial de resposta que atua como um mensageiro para desencadear reações de defesa antioxidante nas plantas (59). 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 glutationa redutase (GR) (61, 62). A capacidade das plantas em regular o sistema antioxidante enzimático pode ser um atributo importante relacionado à tolerância à seca (63). 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, pode ser removido pelas enzimas APX e CAT. A alta atividade da SOD não acompanhada pela atividade da APX e CAT, pode acarretar no acúmulo de H_2O_2 (64), 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 (65, 66).

Reações entre EROs e os sistemas biológicos podem acarretar danos a muitas classes de biomoléculas, incluindo a peroxidação de lipídios de membrana (59). 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 (40).

Os componentes do sistema de defesa não enzimáticos consistem de compostos com baixo peso molecular com ação protetora, por exemplo, glutationa, ácido ascórbico, tocoferol e carotenoides (61, 62, 67). Além de desempenharem a função dos pigmentos acessórios na fotossíntese, os carotenoides, por exemplo, apresentam função antioxidante devido ao seu baixo estado tripleto, permitindo a remoção da clorofila tripleto (Chl*) e $^1O_2$, sendo esta EROs, responsável pelo desenvolvimento de danos ao aparato fotossintético (68, 69). 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 (70, 71, 72). Já foi comprovado

que mutantes de *Arabidopsis thaliana* deficientes em carotenoides estão mais sensíveis ao dano fotooxidativo causado por EROs (73).

CONCLUSÃO

O entendimento das respostas e estratégias de plantas adaptadas às condições do semiárido é importante para subsidiar estudos futuros sobre os impactos das mudanças climáticas sobre a vegetação da Caatinga e de outros biomas brasileiros. A exemplo, de algumas espécies mencionadas, podemos observar que as plantas que vivem na Caatinga conseguem expressar diversas estratégias adaptativas durante o enfrentamento das condições de déficit hídrico as quais são inerentes as características climáticas do bioma. Assim como exposto nessa revisão, as plantas são capazes de utilizar diferentes estratégias adaptativas ou de enfrentamento às condições adversas à sua sobrevivência, crescimento e desenvolvimento.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

REFERÊNCIAS

1. Cunha DA, Braga MJ. Mudanças climáticas e convivência com o semiárido brasileiro. Viçosa, MG: IPPDS, UFV, cartilha eletrônica (49 f.) 2022.
2. Demartelaere ACF, Feitosa SS, Leão FAN, Costa BP, De Deus, AS, Câmara YP, et al. Revisão bibliográfica: impactos em áreas nativas da caatingacausadas pelas atividades econômicas e as técnicas de reflorestamento *Brazilian Journal of Development* 2022; 8(4): 25085-25306.
3. Silva MIG, Melo CTV, Vasconcelos LF, Carvalho AMR, Sousa FCF. 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* 2012; 22(1): 193–207.
4. Kavamura VN, Taketani RG, Lançoni MD, Andreote FD, Mendes R, Melo IS. Water regime influences bulk soil and rhizosphere of *Cereus jamacaru* bacterial 35 communities in the Brazilian Caatinga Biome. *PLoS ONE* 2013; 8(9): 1-10.
5. Andrade LEA, Dantas MSS. Áreas protegidas e sociobiodiversidade no Semiárido brasileiro. *Anu Antr* 2020; 45(1): 69–96.
6. Barbosa TA, Gomes Filho RR. Biodiversidade e conservação da Caatinga: revisão sistemática. *JEAP* 2022; 7(4): 177-189.
7. De Albuquerque UP. Os desafios para a conservação e o uso sustentável no semiárido: O potencial da flora brasileira é desconhecida da sociedade. *Ver Inov Desenv* 2022; 1(8): 6-12.
8. Roque AA, Rocha RM, Loiola MIB. 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* 2010; 12(1): 31–42.
9. Souza AS, Albuquerque UP, Nascimento ALB, Santoro FR, Avilez WMT, Lucena RFP, Monteiro JM. Temporal evaluation of the Conservation Priority Index for medicinal plants. *Act Bot Bras* 2017; 31(2): 169–179.
10. Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC. Ecologia e conservação da caatinga: uma introdução ao desafio. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC. Ecologia e conservação da Caatinga. 822p. 2003.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

11. Dutilh JH, Fernandez EP, Penedo TSA, Moraes MMV, 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.
12. Santos MG, Oliveira MT, Figueiredo KV, Falcão HM, Arruda ECP, Almeida-Cortez J, et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor Exp Plant Physiol* 2014; 26: 83–99.
13. Barbosa AS, Andrade AP, Pereira Júnior LR, Alcântara Bruno LR, Medeiros RLS, Barbosa Neto MA. Estrutura populacional e espacial de *Cereus jamacaru* dc. Em duas áreas de caatinga do agreste da Paraíba, Brasil. *Rev Cienc Florest* 2017; 27(1): 315-324.
14. Srivastava S, Srivastava M. Influence of water stress on morpho-physiological and biochemical aspects of medicinal plant *Stevia rebaudiana. Life Sciences Leaflets* 2014; 49: 35–43.
15. Bessa MC, Lacerda CF, Amorim AV, Bezerra AME, Lima AD. Mechanisms of salt tolerance in seedlings of six woody native species of the Brazilian semi-arid. *Rev Cienc Agron* 2017; 48(1): 157-165.
16. Lunardi DG, Sousa JCR. Racionalidade colonial, transição energética e a conservação da biodiversidade no semiárido. In: Nunes MS (Org.). Estudos em Direito Ambiental: Territórios, racionalidade e de colonialidade. Campina Grande: Editora Licuri, 2022, p. 157-167.
17. Andrade-Lima D. Estudos Fitogeográficos de Pernambuco. *An Acad Pern Ciênc Agron* 2007; 4(1): 243-274.
18. Forzza RC, Baumgratz JFA, Costa A, Hopkins M, Leitman PM, Lohmann LG, et al. 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. 1: 78-89. ISBN 978-85-8874-242-0. http://books.scielo.org, 2010.
19. Pillar VD. Estratégias adaptativas e padrões de variação da vegetação. Departamento de Botânica, UFRGS, 1994.

20. Santos RF, Carlesso R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Rev Bras Eng Agr Amb* 1998; 2(3): 287-294.
21. Pimentel C. A relação da planta com a água. Seropédica, RJ: Edur, 191 p.: il., 2004.
22. Souza LM, Barbosa MR, Morais MB, Palhares Neto L, Ulisses C, Camara TR. Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. *Biol Plant* 2020; 1(64): 20-31.
23. Amancio Alves JJ, Araújo MA, Santos do Nascimento S. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. *Rev Caatinga* 2009*;* 22(3): 126-135.
24. Santos ALLM, Lima JDP, Andrade CR, Santos DM, Dias AS, Santos PAL, Nunes RKV, Menezes Filho JER, Santos JNA, *Vasconcellos CML, Shan AYK, Araujo BS, Estevam CS. Myracrondruon urundeuva* Allemão: Chemical composition, antioxidant activity, antimicrobial activity and inotropic effect. *Afr J Biotechnol* 2017; 16(21): 1230-1241.
25. Grisi FA, Alves JD, Castro EM, Oliveira C, Biagiotti G, Melo LA. Avaliações anatômicas foliares em mudas de café 'catuaí' e 'siriema' submetidas ao estresse hídrico. *Ciênc agrotec* 2008; 32(6): 1730-1736.
26. Medri ME, Lleras E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de Hevea brasillensis Müell, Arg. *Acta Amazonica* 1980; 10(3): 463-493.
27. 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* 2017; 6(1): 1–6.
28. Machado SR, Carmello-Guerreiro SM. Estrutura e desenvolvimento de canais secretores em frutos de *Schinus* t*erebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). *Acta Bot Bras* 2001; 15(2):189 - 195.
29. Silva ON, Leite DS, Bernardes LA, Paiva JGA. Morphology, anatomy and histochemistry of the leaves of *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). *B Latinoam Caribe Pl* 2011; 10(1): 56–66.
30. Quarrie SA, Jones HG. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *J Exp Bot* 1977; 28(102): 192-203.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

31. Amaral de Melo L, Cabral de Melo H, Davide AC, Castro EM, Santos JP. Estaquia e efeito da deficiência hídrica ou inundação sobre características morfoanatômicas de *Cestrum axillare* Vell. *Rev Cienc Florest* 2017; 27(1): 325-337.
32. Figueirôa JM, Barbosa DCA, Simabukuro EA. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Acta bot bras* 2004; 18(3): 573-580.
33. Melo HC, Castro EM, Soares AM, Melo LA, Alves JD. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. *Hoehnea* 2007; 34(2): 145-153.
34. Fu P, Jiang Y, Wang A, Brodribb TJ, 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. *Ann Bot* 2012; 110(1): 189-199.
35. Alquini Y, Bona C, Boeger MRT, Costa CG, Barros CF. Epiderme. In: Appezzato-da-Glória B., Carmello-Guerreiro SM. Anatomia Vegetal. 2 ed. Viçosa: UFV, 2006, p. 87 - 96.
36. Duarte MR, Schroder LM, Toledo MG, Yano M, Machado AA, Modolo AK. Anatomia foliar comparada de espécies de aroeira: *Myracrodruon urundeuva* Alemão e *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Visão Acadêmica* 2009; 10(1): 18-29.
37. Nascimento-Silva O, Antunes de Paiva JG. Estudos morfológicos e anatômicos em folhas adultas de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae Lindley). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 2007; 6(2): 36-43.
38. Tooulakou G, Giannopoulos A, Nikolopoulos D, Bresta P, Dotsika E, Orkoula MG, Kontoyannis CG, Fasseas C, Liakopoulos G, Klapa MI, Karabourniotis G. Reevaluation of the plant “gemstones”: Calcium oxalate crystals sustain photosynthesis under drought conditions. *Plant Signal Behav* 2016; 11(9): 1-4.
39. Ranney TG, Whitlow TH, Bassuk NL. Response of five temperate deciduous tree species to water stress. *Tree Physiol* 1990; 6: 439–448.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

40. Queiroz CGS, Garcia QS, Lemos Filho JP. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. *Braz J Plant Physiol* 2002; 14(1): 59-63.
41. Costa AS, Freire ALO, Bakke IA, Pereira FHF. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit hídrico e posterior recuperação. Irriga 2015; 20(4): 705-717.
42. Carlesso R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extraível e a profundidade das culturas. *Cienc Rural* 1995; 25(1): 183-188.
43. Barbosa ML, Silva TGF, Silva AC, Almeida MG, Lima ALA, Souza CAA. Crescimento inicial de espécies ocorrentes no semiárido brasileiro: Biomassa, biometria e análise morfogênica. *Rev Bras Geogr Fisic* 2013; 6(3): 522-539.
44. Souza MTC, Silva MEF, Paulo PFM, Ribeiro AB, Andrade AP, Cassuce MR. Caracterização climática e o efeito do estresse hídrico sob as plantas nativas da Caatinga. PUBVET 2014; 8(1): 1-17.
45. Moura AR, Nogueira RJMC, Silva JAA, Lima TV. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. *Rev Cienc Florest* 2016; 26(2): 345-354.
46. Ashraf M, Harris PJC. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* 2013; 51(2): 163-190.
47. Monteiro JG, Cruz FJR, Nardin MB, Santos DMM. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. *Pesq agropec bras* 2014; 49(1): 18-25.
48. Silva EC, Nogueira RJMC, Vale FHA, Melo NF, Araújo FP. Water relations and organic solutes production in four umbu tree (*Spondias tuberosa*) genotypes under intermittent drought. *Braz J Plant Physiol* 2009; 21(1): 43–53.
49. Garcia PMA, Asega MF, Silva EA, Carvalho MAM. Effect of drought and re-watering on fructan metabolism in *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby. *Plant Physiol Biochem* 2011; 49(6): 664-670.
50. Slama I, Abdelly C, Bouchereau A, Flowers T, Savouré A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Ann Bot* 2015; 115: 433–447.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

51. Souza LM, Oliveira MT, Morais MB, Palhares Neto L, Barbosa MR, Zarate-Salazar JR, et al. Does the type of substrate influence growth and antioxidant systems? Case study of *Myracrodruon urundeuva* under water deficit. *J S African Bot* 2022; 151: 841-851.
52. Barnaby JY, Kim M, Bauchan G, Bunce J, Reddy V, Sicher RC. Drought responses of foliar metabolites in three *Maize* hybrids differing in water stress tolerance. *PLoS ONE* 2013*;* 8(10): 1-10.
53. Chaves MM, Oliveira MM. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water - saving agriculture. *J Exp Bot* 2004; 55(407): 2365-2384.
54. 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 2009;* 9(28): 1-18.
55. Bolouri-Moghaddam MR, Roy KL, Xiang L, Rolland F, Ende WVD. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. *FEBS Journal* 2010; 277(1): 2022-2037.
56. Cheynier V, Comte G, Davies KM, Lattanzio V, Martens S. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiol Biochem* 2013; 72: 1-20.
57. Carvalho CJR. Respostas de plantas de *Schizolobium amazonicum* [*S. parahyba* var. *amazonicum*] e *Schizolobium parahyba* [*Schizolobium parahybum*] à deficiência hídrica. *Rev Arvore* 2005; 29(6): 907-914.
58. Jamil M, Rehman SU, Lee KJ, Kim JM, Kim H, Rha ES. Salinity reduced growth PH2 photochemistry and chlorophyll content in Radish. *Sci Agric* 2007; 64(2): 111-118.
59. Anjum SA, Xie X, Wang L, Saleem MF, Man C, Lei W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr J Agric Res* 2011; 6(9): 2026-2032.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

60. Batková P, Pospísilová J, Synková H. Production of reactive oxygen species and development of antioxidative systems during *in vitro* growth and ex vitro transfer. *Biol Plant* 2008; 52(3): 413-422.
61. Silva PA, Oliveira IV, Rodrigues KCB, Cosme VS, Bastos AJR, Detmann KSC, Cunha RL, Festucci-Buselli RA, Damatta FM, Pinheiro HA. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees* 2015; 30: 1–12.
62. Vieira EA, Silva MG, Moro CF, Laura VA. Physiological and biochemical changes attenuate the effects of drought on the Cerrado species *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. *Plant Physiol Biochem* 2017; 115: 472–483.
63. Ahmed CB, Benrouina B, Sensoy S, Boukhris M, Abdallah FB. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environ Exp Bot* 2009; 67(2): 345-352.
64. Pan Y, Wu LJ, Yu ZL. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). *Plant Growth Regul* 2006; 49: 157–165.
65. Gill SS, Tuteja, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem* 2010; 48(12): 909-930.
66. Sewelam N, Kazan N, Schenk PM. Global plant stress signaling: reactive oxygen species at the cross-road. *Front Plant Sci* 2016; 7(187): 1-21.
67. Ferreira ICFR, Abreu RMV. Stress oxidativo, antioxidantes e fitoquímicos. *Bioanálise* 2007; (5)2: 32-39.
68. Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress Combination. *Plant J* 2017; 90: 856-867.
69. Havaux M. Carotenoid oxidation products as stress signals in plants. *Plant J.* 2013; 79(4): 597-606.
70. Heaton JW, Marangoni AG. 1996. Chlorophyll degradation in processed foods and senescent plant tissues. *Trends Food Sci Technol* 1996; 7(1): 8-15.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023

71. Hassan M, Fuertes MM, Sánchez FJR, 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* 2015; 43(1): 1-11.
72. Park JH, Jung S. Perturbations of carotenoid and tetrapyrrole biosynthetic pathways result in differential alterations in chloroplast function and plastid signaling. *BBRC 2017;* 482(4): 672-677.
73. Aluru MR, Zola J, Foudree A, Rodermel SR. Chloroplast photooxidation-induced transcriptome reprogramming in *Arabidopsis* immutans white leaf sectors. *Plant Physiol* 2009; 150(2): 904-923.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/ 10.54038/ms.v3i3.43
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 01 Junho 2023