



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE– PPGBio

LAYLA FERNANDA SOUSA E COSTA

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE UMA ESPÉCIE
EXÓTICA E UMA NATIVA DA CAATINGA, SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE
DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

RECIFE – PE

2021

LAYLA FERNANDA SOUSA E COSTA

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE UMA ESPÉCIE
EXÓTICA E UMA NATIVA DA CAATINGA, SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE
DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade (PPGBio) da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção título de mestre em Botânica.

Orientadora

Prof^a Dr^a Cláudia Ulisses de C. Silva

Coorientadores

Prof. Dr^o Marcus V. L. Sperandio

Profa. Dr^a Natália M.C.R. de Castro

**RECIFE – PE
2021**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- C873r Costa, Layla Fernanda Sousa e
Respostas morfofisiológicas e bioquímicas de uma espécie exótica e uma nativa da caatinga, sob diferentes condições de disponibilidade hídrica / Layla Fernanda Sousa e Costa. - 2021.
58 f. : il.
- Orientadora: Claudia Ulisses de C. Silva.
Coorientadora: Marcus V. L. Sperandio; Natalia M.C.R. de Castro.
Inclui referências e anexo(s).
- Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Recife, 2022.
1. Caatinga;. 2. Pavonia varians. 3. Megathyrus maximus. 4. Anatomia; . 5. Osmorreguladores. I. Silva, Claudia Ulisses de C., orient. II. Castro, Marcus V. L. Sperandio; Natalia M.C.R. de, coorient. III. Título

CDD 333.95

LAYLA FERNANDA SOUSA E COSTA

Respostas morfofisiológicas e bioquímicas de uma espécie exótica e uma nativa da caatinga, sob diferentes condições de disponibilidade hídrica

Presidente da Banca/ Orientadora

Prof^a Dr^a Cláudia Ulisses de Carvalho Silva (UFRPE)

Examinadores:

Titulares

Dra. Emília Cristina Pereira de Arruda
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE – Recife/PE)

Dra. Josabete Salgueiro Bezerra de Carvalho
(Universidade Federal do Agreste de Pernambuco – UFAPE – Garanhuns/PE)

Suplente

Dra. Lindomar Maria de Souza
(CETENE Recife/PE)

Maria Jaislanny Lacerda e Medeiros Nogueira
(Universidade Federal do Piauí)

RECIFE
2021

“Nada é impossível para quem tem força de vontade e não desiste nunca.”
Giovanna Caramaschi

*Primeiramente dedico esta conquista á Deus,
que me concedeu forças em meio ao
inesperado, onde sua presença nunca me
deixou esquecer, que eu não estava só. A
minha mãe que sempre me apoiou, mesmo
sofrendo pela minha ausência, e a meu
amado marido, que passou comigo por todas
as etapas, me deu forças, enxugou minhas
lágrimas e me deu incentivo para prosseguir.
Obrigada, eu amo vocês.*

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus por está do meu lado, me dando forças para suportar os dias difíceis, onde achei que não ia chegar até o fim, e pela alegria dos dias bons. A Deus, toda honra e glória, pois tudo é dele e para ele.

A meu marido, Dhiego Coelho, por todo apoio nessa jornada, sem você teria sido tudo mais difícil, obrigada por exatamente tudo, eu amo você.

A minha amada mãe Maria Dinalva, pelo exemplo de força de vontade, pelas palavras de apoio e incentivo, mesmo estando a 2 mil km de distância. Você é a razão pela qual eu nunca desisti de lutar pelos meus sonhos, mesmo tudo parecendo imensamente difícil, amo você mais que tudo nessa vida.

A minha querida orientadora Prof^a Cláudia Ulisses, por abrir as portas para mim, me direcionar, me corrigir e me ensinar. Dizem que aprendemos olhando os nossos mestres agir, eu aprendo com cada gesto e ação seu, você é minha inspiração para ser uma profissional dedicada e responsável. Que honra ser sua orientanda, és exemplo de profissionalismo e ética.

Aos meus coorientadores Prof^o Marcus Sperandio e Prof^a Natália Castro pelo incentivo, ajuda, contribuições que só me fizeram crescer nessa jornada, vocês são exemplos de profissionais.

Obrigada Larisse Pereira, pelos conselhos, pela amizade, pelo direcionamento em muitos momentos, por ir comigo ao Catimbau, me ajudar nas coletas, nas análises, nos momentos difíceis me animar e por me ouvir. Você é peça fundamental nesse trabalho, serei eternamente grata. Obrigada Pamela Souza, por toda ajuda e direcionamento, pela amizade e força que me deu, e pela paciência de me ensinar. Vocês duas foram fundamentais para eu estar aqui neste momento, obrigada pela jornada comigo, seremos sempre as três mocinhas do amor, e vocês estarão sempre nas minhas orações.

Agradeço imensamente a Jessé Oliveira, Mirella, Wellington Carneiro e Lindomar Souza, muito obrigada por toda ajuda imensurável, vocês foram peças fundamentais, que me deram suporte em um momento tão difícil, obrigada, sem vocês eu não teria chegado até aqui.

Aos demais integrantes do Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas e do Laboratório de Fisiologia e Cultivo *in vitro* de Plantas, por toda ajuda: professora Flávia Silva, Luiz Palhares Neto, Leonardo Santos, Marcos Silva Júnior, Ruan Maia e Josias.

Agradeço a Universidade Federal Rural de Pernambuco pela oportunidade de estudar e usufruir de todo o suporte que me proporcionou, é uma instituição que fica no coração de quem conhece minha gratidão por tudo.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB), desta instituição pela oportunidade de obtenção do título de Mestre. Como também, a todo corpo docente, coordenação e secretaria, pelo apoio, e por serem sempre atenciosas principalmente Prof^a Teresa Buriel e Cynara, vocês são exemplos de profissionais, além de serem humanas e muito queridas.

Agradeço ao grupo de estudos NEXUS, pela área concedida para coleta das espécies em estudo, como todo o suporte.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, (CAPES) pela bolsa de estudo concedida.

“Posso tudo naquele que me fortalece” Filipenses 4:13.

RESUMO

Plantas do bioma Caatinga além de passar por limitações hídricas, competem por recursos com espécies exóticas introduzidas, onde estas podem causar alterações na fitofisionomia desse ambiente. Assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o comportamento morfofisiológico e bioquímico de uma espécie exótica (*Megathyrsus maximus*) e de uma espécie nativa (*Pavonia varians*) da Caatinga, em diferentes condições de disponibilidade hídrica. As mudas de *P. varians* e de *M. maximus* foram coletadas em uma área de regeneração do Parque Nacional do Catimbau – PE. Após a coleta foram levadas a casa de vegetação pertencente ao departamento de Biologia e transplantadas em bandejas contendo areia lavada e terra vegetal, permanecendo nessas condições por 19 dias para restabelecimento vegetativo. Em seguida as plantas foram transferidas para sacos de polietileno para aclimação durante 15 dias, e após esse período permaneceram durante 35 dias sob diferentes condições de disponibilidade hídrica (10, 30 e 60% da capacidade de pote). Os parâmetros biométricos (altura, diâmetro do caule, e número de folhas) foram avaliados a cada 7 dias. Enquanto as análises bioquímicas (proteínas solúveis totais, enzimas antioxidantes, teores de peróxido de hidrogênio (H₂O₂), de malondialdeído (MDA), teores de pigmentos, de sacarose, de carboidratos solúveis, e o conteúdo de prolina) e a análise anatômica foram realizadas ao final do experimento. Os dados quantitativos foram submetidos à ANOVA e comparados pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Em ambas as espécies, nos tratamentos com menor disponibilidade hídrica, houve o incremento e manutenção na produção de raízes, redução da área foliar, demonstrando ser importantes estratégias para promoção de absorção de água do solo, buscando manter a turgescência celular. Mesmo com a diminuição da disponibilidade hídrica, o teor de carotenoide foi mantido em ambas as espécies, protegendo as plantas contra o dano oxidativo, assim como o conteúdo de sacarose e carboidratos solúveis totais e o aumento do teor de prolina em *M. maximus* (51,70% e 83,67%) como a manutenção desse aminoácido em *P. varians*, atuando como moléculas osmorreguladoras, promovendo o ajuste osmótico, protegendo as células da desidratação. As análises anatômicas em *P. varians* apresentou mesofilo e células epidérmicas reduzidas e em *M. maximus* apresentou células buliformes irregulares sob as menores condições de disponibilidade hídrica. Diante disso, foi possível observar similaridades nas estratégias para tolerar à seca em ambas as espécies, e que a relação entre as moléculas osmorreguladoras pode ser uma das principais estratégias de defesa para superar a escassez hídrica em *P. varians* e *M. maximus*.

Palavras-Chave: Caatinga; *Pavonia varians*; *Megathyrsus maximus*; Anatomia; Osmorreguladores; Estresse oxidativo; Estresse abiótico.

ABSTRACT

Plants of the Caatinga biome, in addition to going through water limitations, compete for resources with introduced exotic species, where these can cause changes in the phytophysiology of this environment. Thus, the present work aimed to evaluate the morphophysiological and biochemical behavior of an exotic species (*Megathyrsus maximus*) and a native species (*Pavonia varians*) from the Caatinga, under different water availability conditions. The seedlings of *P. varians* and *M. maximus* were collected in a regeneration area of the Catimbau National Park - PE. After collection, they were taken to a greenhouse belonging to the Biology department and transplanted into trays containing washed sand and topsoil, remaining under these conditions for 19 days for vegetative reestablishment. Then the plants were transferred to polyethylene bags for acclimatization for 15 days, and after this period they remained for 35 days under different conditions of water availability (10, 30 and 60% of the pot capacity). Biometric parameters (height, stem diameter, and number of leaves) were evaluated every 7 days. While biochemical analyzes (total soluble proteins, antioxidant enzymes, levels of hydrogen peroxide (H₂O₂), malondialdehyde (MDA), levels of pigments, sucrose, soluble carbohydrates, and proline content) and anatomical analysis were performed at the end of the experiment. Quantitative data were submitted to ANOVA and compared by Tukey's test at 5% probability. In both species, in the treatments with lower water availability, there was an increase and maintenance in the production of roots, reduction of the leaf area, proving to be important strategies to promote the absorption of water from the soil, seeking to maintain cellular turgidity. water availability, the carotenoid content was maintained in both species, protecting the plants against oxidative damage, as well as the sucrose and total soluble carbohydrates content and the increase in the proline content in *M. maximus* (51.70% and 83, 67%) as the maintenance of this amino acid in *P. varians*, acting as osmoregulatory molecules, promoting osmotic adjustment, protecting cells from dehydration. Anatomical analyzes in *P. varians* showed reduced mesophyll and epidermal cells and in *M. maximus* showed irregular bulliform cells under the lowest conditions of water availability. Therefore, it was possible to observe similarities in the strategies to tolerate drought in both species, and that the relationship between the osmoregulatory molecules can be one of the main defense strategies to overcome water scarcity in *P. varians* and *M. maximus*.

Keywords: Caatinga; *Pavonia varians*; *Megathyrsus maximus*; Anatomy; Osmoregulators; Oxidative stress; Abiotic stress.

LISTA DE FIGURAS

REVISÃO BIBLIGRÁFICA

Figura 1. A) *Megathyrsus maximus* em campo; B) Ilustração botânica da espécie exótica *Megathyrsus maximus*. Fonte: Costa, Layla (2019); Standley e Steyermark (1977).....19

Figura 2. A) *Pavonia varians* em campo; B) Ilustração botânica da espécie nativa *Pavonia varians*. Fonte: Costa, Layla (2019); Martius e Eichler (1906).....21

MANUSCRITO

Figura 1. Mudanças de *Megathyrsus maximus* nas bandejas (A); Mudanças de *Pavonia varians* após coleta no campo (B); Mudanças de *Megathyrsus maximus* (C) e mudanças de *Pavonia varians* (D) aos 19 dias, após a coleta de campo; Mudanças de *Megathyrsus maximus* e mudanças de *Pavonia varians* (E e D) durante o experimento de restrição hídrica. Fonte: Costa, Layla (2019).....35

Figura 2. Avaliação biométrica em *Pavonia varians* (nativa) e *Megathyrsus maximus* (exótica) submetidas a diferentes regimes hídricos: severo; moderado e controle: (A) altura; (B) área foliar específica (AFE); (C) massa seca parte aérea; (D) massa seca radicular e (E) razão raiz parte aérea (R/PA). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.....41

Figura 3. Crescimento e desenvolvimento das plantas *Pavonia varians* e *Megathyrsus maximus* aos 35 dias do experimento. Fonte: Costa, Layla (2019).....42

Figura 4. Avaliação bioquímica das espécies de *Pavonia varians* (nativa) e *Megathyrsus maximus* (exótica) submetidas a diferentes regimes hídricos: severo (10%); moderado (30%) e controle (60%): (A) Clorofila total; (B) Carotenoide; (C) Carboidratos solúveis totais (CST); (D) Sacarose; (E) Proteínas (PST); (F) Prolina. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.....44

Figura 5. Avaliação bioquímica das espécies de *Pavonia varians* e *Megathyrus maximus* submetidas a diferentes regimes hídricos (10% - severo; 30% - moderado e 60% - controle): (A) Proteínas solúveis totais (PST); (B) Superóxido dismutase (SOD); (C) Catalase (CAT); (D) Ascorbato peroxidase (APX); (E) Peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e (F) Malondealdeído (MDA). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.....45

Figura 6. Projeção dos componentes principais de plantas de *Pavonia varians* (A) e *Megathyrus maximus* (B) sob três regimes hídricos: Controle (60%), Moderado (30%) e Severo (10%). (APX) Ascorbato peroxidase; (CAT) Catalase; (ClrT) Clorofila total; (MDA) Malondialdeído; (MSR) Massa seca da raiz; (MSF) Massa seca da folha; (PST) Proteínas solúveis; (SOD) Superóxido dismutase; (NF) Número de folhas; (DIAM) Diâmetro do caule; (CARO) Carotenoides; (ALT) Altura; (R/PA) Razão raiz/parte aérea; (PROL) Prolina; (H₂O₂) Peróxido de hidrogênio; (SAC) Sacarose; (AFE) Área foliar específica; (CARB) Carboidratos.....46

Figura 7. Secções transversais de folhas de *Pavonia varians*. A-C. Tratamento severo (10%); D-F. Tratamento moderado (30%); G-I. Tratamento controle (60%). Cutícula (ct); Colênquima (cl); Drusas (dr); Epiderme (ep); Floema (fl); Face abaxial (fab); Face adaxial (fad); Mesofilo (me); Parênquima lacunoso (pl); Parênquima paliçádico (pp); Xilema (xi). Barras = 100 e 20 μm.....47

Figura 8. Secções transversais de folhas de *Megathyrus maximus*. A-C. Tratamento severo (10%); D-F. Tratamento moderado (30%); G-I. Tratamento controle (60%). Células buliformes (cb); Células da bainha do feixe (cbf); Células do mesofilo (cm); Cutícula (ct); Epiderme (ep); Estômatos (est); Fibras esclerenquimáticas (fb); Floema (fl); Feixe vascular (fv); Face adaxial (fad); Face abaxial (fab); Mesofilo da nervura central (mn); Xilema (xl). Barras =100 e 20 μm.

.....48

LISTA DE ABREVIATURAS

ABA	Ácido abscísico
AD	Área conhecida do disco retirado da folha
AFE	Área foliar específica
APX	Ascorbato peroxidase
bk	Bainha parenquimática
CAM	Metabolismo ácido das Crassulaceas
CAT	Catalase
cb	Células buliformes
cbf	Células da bainha do feixe
cl	Colênquima
cm	Células do mesofilo
CO₂	Dióxido de Carbono
ct	Cutícula
dr	Drusas
est	Estômatos
fab	Face abaxial
fad	Face adaxial
fb	Fibras esclerenquimáticas
fl	Floema
FTSS	Floresta Tropical Sazonalmente Seca
fv	Feixe vascular
H₂O₂	Peróxido de Hidrogênio
LEA	Late embryogenesis abundant
me	Mesofilo
mn	Mesofilo da nervura central
NBT	Nitro blue tetrazolio
NADPH	Fosfato de dinucleotídeo de adenina e nicotinamida
PD	Massa fresca dos discos
PF	Massa fresca da folha
pl	Parenquima lacunoso
pp	Parênquima paliçádico
PVP	Polivinilpirrolidona
SOD	Superóxido dismutase
TCA	Ácido tricloroacético
xi	Xilema

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL _____	15
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA _____	17
1. Espécie exótica x espécie nativa da Caatinga _____	17
2. Adaptações estratégicas frente ao déficit hídrico e suas consequências nas plantas ____	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS _____	24
Capítulo 1.Comportamento morfofisiológico e bioquímico de uma espécie exótica e uma espécie nativa presente na Floresta Tropical Sazonalmente Seca - Caatinga, submetidas a diferente disponibilidade hídrica _____	31
INTRODUÇÃO _____	33
MATERIAL E MÉTODOS _____	34
Local do experimento _____	34
Avaliações Biométricas _____	36
Análises Bioquímicas _____	37
Teores de pigmentos e carboidratos solúveis totais _____	37
Teores de peróxido de hidrogênio (H ₂ O ₂) e de malondialdeído (MDA) _____	37
Proteínas solúveis totais e enzimas antioxidantes _____	38
Conteúdo de prolina _____	39
Análises Anatômicas _____	39
Análises Estatísticas _____	39
RESULTADOS _____	40
DISCUSSÃO _____	49
CONCLUSÕES _____	53
REFERÊNCIAS _____	53

INTRODUÇÃO GERAL

A Caatinga é uma representante da Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) no Brasil, ocupando uma área de 862.818 km² (IBGE, 2019; GANEM et al., 2020). Sua 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 algumas características xerofíticas, representando a formação florestal típica das regiões semiáridas do Nordeste do Brasil (QUEIROZ et al., 2017; FERNANDES e QUEIROZ, 2018; BARROS et al. 2020).

A Caatinga é um bioma cuja a degradação natural e antrópica vem causando alterações na sua fitofisionomia. As ações humanas são os principais fatores que criam oportunidades para episódios de invasão biológica, seja pela introdução proposital ou acidental de novas espécies (MATOS e PIVELLO, 2009). A introdução de gramíneas (*Poaceae*) exóticas com grande potencial de invasão, indicadas, principalmente, como forrageiras para alimentação de caprinos e ovinos na Caatinga (CAMPOS et al., 2017) é um exemplo dessa ação antrópica.

Plantas nativas e plantas exóticas invasoras competem por muitos recursos. Geralmente, as espécies invasoras apresentam alta plasticidade, aumentando as possibilidades de se adaptar a novas condições ambientais, e isso as permite utilizar os recursos mais disponíveis, como espaço, água, luz, nutrientes, de uma maneira mais eficiente, permitindo que o desenvolvimento dessas supere as espécies nativas (FUNK, 2008; STENCEL et al., 2016).

A água é um dos recursos de maior importância nos organismos vivos, e um dos mais limitantes também. As plantas nativas de ambientes áridos e semiáridos se destacam pela sua tolerância à seca, por que desenvolvem estratégias para enfrentar essa limitação, assim como algumas espécies exóticas, que possuem essa capacidade de sobreviver a ambientes com disponibilidade hídrica limitada (BIANCHI et al., 2016).

Os mecanismos de sobrevivência à seca podem ser divididos em três formas: escapar, evitar e tolerar. No escape, as plantas adotam uma estratégia de “fuga” apresentando rápido desenvolvimento fenológico e alto grau de plasticidade, sendo capazes de completar seu ciclo de vida antes que o déficit hídrico provoque danos fisiológicos. Quanto a evitar à seca, as plantas podem prevenir que entrem no estado de desidratação, visando manter a taxa hídrica favorável nos tecidos por um maior período possível. Quanto a tolerar à seca, permite que a planta reajuste seu metabolismo para suportar esse período de déficit, como: o fechamento

estomático, modificações morfológicas (diminuição da área foliar, número de folhas, altura, dentre outros); aumento da produção da aquaporina; metabolismo ácido das crassuláceas (CAM); ajuste osmótico; modificações anatômicas como presença e densidade de cutícula e paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas, presença de ceras, dentre outros (BARROS, et al., 2013; BIANCHI et al., 2016). Além disso, a eficiência do sistema antioxidativo enzimático como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX), e não enzimático (ácido ascórbico, glutathione, α -tocoferol e os carotenoides), frente à elevada produção de espécies reativas de oxigênio decorrente de estresse, é um importante mecanismo bioquímico para manutenção da homeostase redox e sobrevivência da planta (BARROS, et al., 2013; BARBOSA et al., 2014; BIANCHI et al., 2016; SOUZA et al., 2020).

Dessa maneira, identificar os processos fisiológicos, bioquímicos e anatômicos de espécies nativas e exóticas invasoras em ambientes com restrição hídrica, promoverá a compreensão dos mecanismos de sobrevivência em um ambiente com escassez hídrica, contribuindo para futuras estratégias de conservação de ambientes naturais. Diante do exposto, o presente estudo teve por objetivo avaliar o comportamento morfofisiológico e bioquímico de uma espécie exótica e de uma nativa da Caatinga, em diferentes condições de disponibilidade hídrica.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Bioma Caatinga

A Caatinga apresenta uma cobertura de 862,818 km² (IBGE, 2019; GANEM et al., 2020), e engloba partes dos territórios pertencentes aos estados do Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Pernambuco, Paraíba, Alagoas, Sergipe, Bahia e parte do norte de Minas Gerais. Sua área corresponde a 54% da Região Nordeste, e a 11% do território brasileiro, constitui o chamado Polígono das Secas, caracterizado por extensas superfícies planas com altitude que varia entre 300 a 500 m (SILVA et al., 2017a; SILVA e SOUZA, 2018; TABARELLI et al., 2018).

As temperaturas médias da Caatinga geralmente são superiores a 25°C, com déficit de água, que são resultantes de pluviosidade mal distribuída na região (DA SILVA et al., 2017; ARAÚJO et al., 2019). A média anual de chuvas é em torno de 750 mm, que se concentram principalmente entre os meses de novembro e janeiro, chegando até fevereiro ou abril (GANEM, 2017; BARROS et al., 2020).

A origem do termo Caatinga vem do tupi-guarani, CAA= mata e TINGA= branca, mata branca, o que caracteriza a paisagem no período de estiagem quando a vegetação perde as folhas e fica com um aspecto seco (SILVA et al., 2004). Sendo assim, a região apresenta uma cobertura vegetal constituída por florestas secas e vegetação arbustiva decídua, cujas folhas são perdidas durante a estação seca (TABARELLI et al., 2018).

A vegetação é composta por uma variedade de fitofisionomias, caracterizando uma vegetação mista, essencialmente de árvores e arbustos espinhentos, plantas suculentas e plantas herbáceas, que se desenvolvem com bastante vigor depois das chuvas, combinado com o clima seco e solos pouco desenvolvido (GANEM et al, 2020). Assim, a vegetação da Caatinga possui alta plasticidade fenotípica, onde desenvolvem mecanismos de adaptação para tolerar a escassez de água no ambiente (CHAVES et al., 2008).

Sendo um dos biomas tropicais mais ameaçados do planeta, a Caatinga, além de sofrer ameaças por questões ambientais, como reduzida precipitação e altas temperaturas, sofre também pela ocorrência de incêndios e pela ocupação humana, que vem substituindo a vegetação nativa por culturas agrícolas ou pastagens há anos (MILES et al., 2006; FERNANDES et al., 2019). Nas últimas décadas, as práticas pecuárias na região do Semiárido favoreceram a introdução de algumas gramíneas exóticas como forrageiras, que se disseminaram de forma espontânea, comportando-se como invasoras no bioma Caatinga (SILVA et al., 2018).

Espécies exóticas que se tornam invasoras em um determinado ambiente, são classificadas como espécies que foram introduzidas em um novo local, onde se estabelecem e espalham-se, tornando-se uma população autossustentável, atingindo níveis de abundância que podem ou não impactar espécies nativas existentes no bioma (THEOHARIDES; DUKES, 2007). Esses impactos podem causar mudanças nas cadeias alimentares, ciclagem de nutrientes, produtividade das plantas, redução da biodiversidade, alteração dos processos ecossistêmicos, dentre outros (GILBERT; LEVINE, 2013; KATSANEVAKIS et al., 2014; ZENNI et al., 2016; ROGERS et al., 2017).

Ao contrário das plantas exóticas, que em sua maioria são introduzidas pelo homem, as espécies nativas, são aquelas que evoluíram na região de origem ou se dispersaram sem a ajuda da ação antrópica. Regiões antropizadas e/ou perturbadas, que possuem baixa diversidade e riqueza de espécies, e que sofre com introduções de espécies exóticas sem que haja mensuração do impacto que essas plantas podem causar, tendem a ser cada vez mais suscetíveis à invasão. Assim, o impacto das invasões biológicas no funcionamento das comunidades/ecossistemas receptores, tenderá, em média, ser maior, quando o número das espécies nativas for menor (REJMÁNEK et al., 2013; SANTOS; FABRICANTE, 2018), afetando todo funcionamento ecológico.

2.2 Uma espécie exótica: *Megathyrsus maximus* (Jacq.)

Dentro deste contexto, espécies de gramíneas africanas, com metabolismo C4, como *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs, são utilizadas como pastagem, e na Caatinga é bastante difundida e utilizada na alimentação animal (DE ALMEIDA CORANDO et al., 2019). A espécie *M. maximus* (Figura 1), anteriormente denominada como *Panicum maximum* Hochst. ex A. Rich (FLORA DO BRASIL, 2020) pertencente a família Poaceae, é uma espécie exótica na Caatinga, usada como forrageira em áreas temperadas e tropicais, quando cultivada em áreas abertas e ensolaradas. Possui alta capacidade de proliferação, devido a rápida produção de perfilhos e do ciclo reprodutivo, facilidade da disseminação de suas sementes, bem como tolerância à herbivoria, maiores taxas de fotossíntese e eficiência no uso de nutrientes do solo, sendo altamente competitiva com a flora nativa, e capaz de sobreviver em solos ácidos e oligotróficos (De FARIA et al., 2015). Trata-se de uma espécie perene e densamente adornada, apresentando rizomas muito curtos, e crescem em aglomerados (CABI, 2019).

As folhas são de cor verde-clara, verde ou verde-azulada, com limbo linear a lanceolado estreito, com 12-40 cm de comprimento e 1,2 a 3,5 cm de largura, com base estreitas ou retas, textura membranosa ou herbácea, glabra ou esparsamente pilosa a

pubescente, com lígula membranosa com uma margem ciliada chegando a medir de 1-3 mm de comprimento. O caule é do tipo colmo com 75-200 cm de altura, ereto a partir de uma base e se enraiza nos nós inferiores, e podem ser delgados a robustos, ramificados ou simples, glabros a pilosos ríspido, chegando a formar estolões, que quando enraizados formam novas plantas (CLAYTON et al., 1974; ALVES E XAVIER, 1986; WAGNER et al., 1999; CABI, 2019). Suas hastes florais são eretas cilíndricas, levemente achatadas na base, riscadas com cera branca nos nós e entrenós, com entrenós glabros e nós pilosos, raramente ramificados até 2,5m chegando geralmente a uma altura entre 1-2 m (CLAYTON et al., 1974; ALVES E XAVIER, 1986 WAGNER et al., 1999; CABI, 2019), como mostra a figura 1.



Figura 1. A) *Megathyrsus maximus* em campo; B) Ilustração botânica da espécie exótica *Megathyrsus maximus*.
Fonte: Costa, Layla (2019); Standley e Steyermark (1977).

2.3 Uma espécie nativa: *Pavonia varians* Moric

A exemplo de espécie nativa e vulnerável aos impactos de plantas invasoras está *Pavonia varians* Moric (Figura 2). Essa espécie pertence à família Malvaceae com metabolismo C3, que faz parte do componente herbáceo e arbustivo da Caatinga. Espécies dessa família são amplamente utilizadas para fins comerciais e uso pessoal como o uso de

madeiras e fibras na indústria têxtil, e para fins alimentícios, ornamentais e farmacológicos (SILVA et al., 2006; LEAL et al., 2013).

O gênero *Pavonia* está atualmente distribuído nas Américas. No Brasil, as espécies estão distribuídas no Nordeste e Sudeste onde algumas possuem utilização medicinal comprovada (ESTEVES et al., 2006; SELVAN et al., 2007). Onde suas folhas são usadas no combate a infecções do aparelho digestivo, inflamação da boca e garganta (LEAL et al., 2013), e é conhecida popularmente por malva, malva-cabeça-de-veado, malva-folha-de-figo, malva-grossa, malva-peluda, sendo uma espécie bem distribuída pela Região Nordeste, ocorrendo no domínio fitogeográfico da Caatinga (FLORA DO BRASIL, 2020).

Trata-se de uma espécie subarborescente, que ocupa geralmente áreas de pastagens e lavouras. Na forma vegetativa apresenta um caule ereto no início do seu desenvolvimento, que mais tarde se ramifica radialmente em longos ramos crescendo quase paralelos ao solo. Esses ramos são cilíndricos e revestidos por indumento velutino, com folhas alternadas helicoidais com pecíolo longo e pubescente, com estípulas lineares também pubescentes. O limbo é palmatífido, normalmente com cinco lobos, velutino em ambas as faces e com as margens ondulado-denteadas (MOREIRA; BRAGANÇA, 2011). Possui flores isoladas nas axilas das folhas, grandes e vistosas, de coloração amarela com base avermelhada, constituídas por pedúnculo pouco maior que o cálice, articulado no ápice, epicálice com 10 a 12 brácteas lineares, menores que o cálice, sépalas em número de cinco, soldadas até a porção mediana, com corola de cinco pétalas unidas na base, amarelada com manchas avermelhadas no terço inferior, androceu com numerosos estames unidos em tubo e gineceu pentacarpelar. Fruto seco do tipo esquizocarpo, acompanhado do cálice e do epicálice e com propagação por meio de sementes (MOREIRA; BRAGANÇA, 2011) (Figura 2).

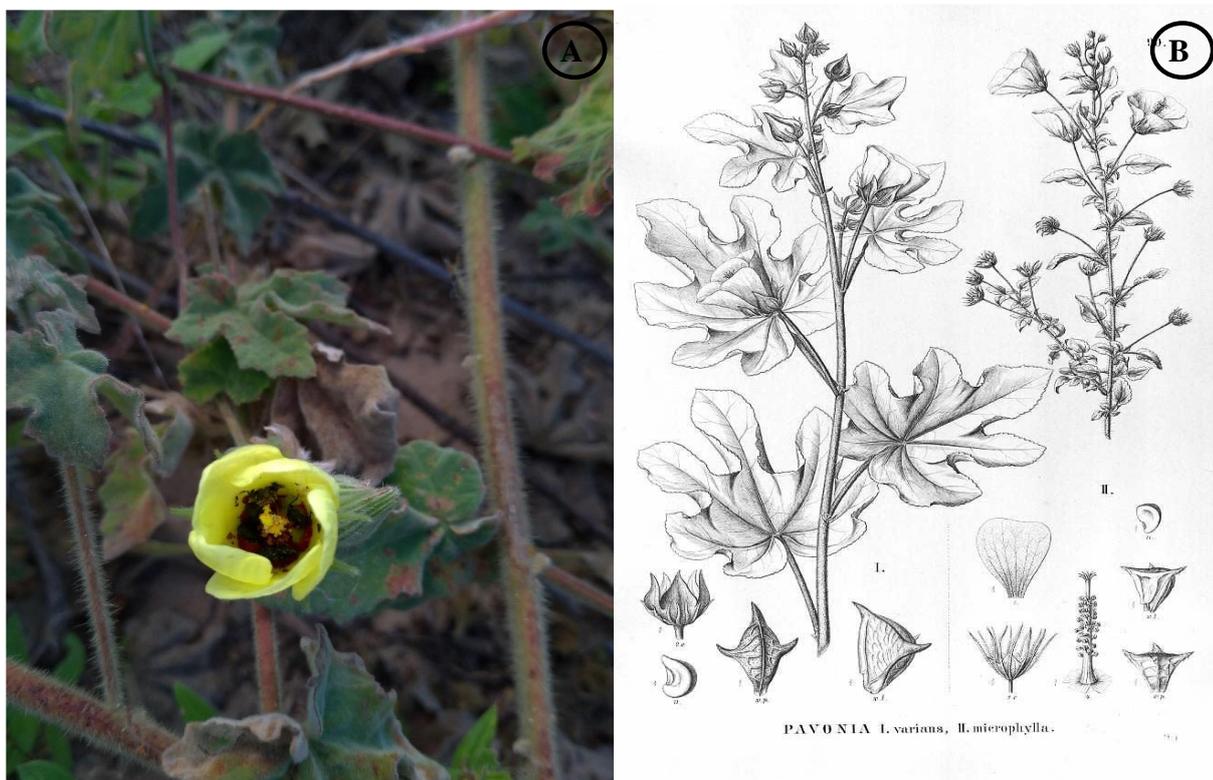


Figura 2. A) *Pavonia varians* em campo; B) Ilustração botânica da espécie nativa *Pavonia varians*.
Fonte: Costa, Layla (2019); Martius e Eichler (1906).

Diez et al., (2012) em seu estudo, relatam que, em alguns ecossistemas que passarão por secas extremas, as gramíneas terão maior sucesso em relação a adaptação em ambientes mais áridos. Dessa forma, as mudanças climáticas e a invasão biológica de espécies exóticas, são fatores que podem contribuir para o declínio da biodiversidade nativa em ambientes naturais (BARBOSA et al., 2010). Portanto, em meio às mudanças climáticas, existe um interesse crescente em prever como as invasões biológicas afetarão as espécies nativas devido a mudanças abióticas em todo o mundo (DIEZ et al., 2012; XAVIER et al., 2017), pois são responsáveis por alterações significativas nos ambientes naturais, sendo considerada como uma das maiores ameaças à biodiversidade global (IUCN, 2000).

2.4 Adaptações estratégicas dos vegetais frente ao déficit hídrico

Fatores como seca, altas temperaturas, frio, salinidade, disponibilidade de nutrientes, podem afetar severamente o desenvolvimento das plantas, fazendo com que ocorra inúmeras alterações moleculares, respostas bioquímicas fisiológicas e até morfoanatômicas (CARMO-SILVA et al., 2012; CVIKROVÁ et al., 2013; DANQUAH et al., 2014; GILROY et al., 2014; AWASTHI et al., 2014). Dentre estes fatores, o déficit hídrico acarreta diversas modificações

nas plantas, como o decréscimo de turgor das células devido à escassez hídrica no solo, sendo essencial no metabolismo vegetal (MONTEIRO et al., 2014; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2019).

O ajuste osmótico é de extrema importância para minimizar a perda de turgescência celular em plantas sob déficit hídrico. Isso ocorre quando a planta acumula solutos compatíveis (prolina, glicina betaína, trealose, sacarose, poliaminas, manitol, pinitol, entre outros), para manter o equilíbrio hídrico e a integridade de proteínas, enzimas e membranas celulares, onde os altos teores desses compostos reduz o potencial osmótico intracelular acarretando uma maior absorção de água, atenuando os efeitos do estresse hídrico (ASHRAF et al., 2011; PINTÓ-MARIJUAN; MUNNÉ-BOSCH, 2013). Sendo assim, a prolina é um dos solutos que possui a função sinalizadora de estresse, reduzindo os danos causados pelos radicais livres, além de gerar NADP⁺, e atuar como soluto na regulação osmótica em resposta a restrição hídrica (VERBRUGGEN; HERMANS, 2008; MONTEIRO et al., 2014).

O aumento da concentração de osmoreguladores em plantas submetidas a estresse abiótico é caracterizado como uma resposta de defesa primária para manter a pressão osmótica na célula, conferindo o ajuste osmótico (NXELE et al., 2017; ZU et al., 2017; OZTURK et al., 2020). Essas moléculas osmorreguladoras participam da regulação do mecanismo estomático, devido à redução do potencial hídrico celular através de íons inorgânicos, como o potássio (K⁺) e cloreto (Cl⁻) e de moléculas orgânicas como os carboidratos, sendo o metabolismo da sacarose um dos mais evidentes que regulam a abertura e fechamento estomático, promovendo a tolerância à seca (SANTELIA; LAWSON, 2016; PALHARES-NETO et al., 2019; OZTURK et al., 2020). Sob condições de estresse hídrico, o aumento do teor de carboidratos pode agir como protetores osmóticos durante a desidratação celular, por meio da via de sinalização que modula a expressão de genes importantes, que promovem tolerância ao estresse abiótico para a planta (GANGOLA; RAMADOSS, 2018).

Outro importante mecanismo adotado pelas plantas ocorrentes em ambientes áridos é a eficiência do seu aparato enzimático, que minimizam os efeitos deletérios do acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS). A geração de ROS ocorre naturalmente durante os processos metabólicos vitais para sobrevivência da planta, e são formas parcialmente reduzidas do oxigênio atmosférico, resultante da excitação do O₂ para a forma de singlete (¹O₂). Dessas reações pode-se formar três espécies de radicais livres: radical superóxido (O²⁻); peróxido de hidrogênio (H₂O₂); radical hidroxila (HO⁻), sendo controladas por moléculas antioxidantes enzimáticas como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e a ascorbato peroxidase (APX), e as antioxidantes não enzimáticas, como o ácido ascórbico (AsA), a

glutationa (GSH), o α -tocoferol e os carotenoides, que atuam na desintoxicação promovendo a homeostase celular (MITTLER, 2002; KARUPPANAPANDIAN et al., 2012; CARMODY et al., 2016; EISENHUT et al., 2017).

A capacidade de manter níveis adequados dos pigmentos fotossintéticos frente à escassez hídrica, é outra estratégia que algumas plantas possuem para tolerar essa condição ambiental adversa. Com a falta ou escassez hídrica, os pigmentos fotossintéticos são afetados, por causa da redução da absorção de CO₂, ocasionada pelo fechamento estomático e por danos causados nos fotossistemas (YI et al., 2016; SILVA et al., 2017b). A exemplo das clorofilas, que são componentes essenciais no processo fotossintético, e são indicadores de condições ambientais adversas, pois seu conteúdo pode ser afetado negativamente em situações de estresse hídrico (RESENDE et al., 2019). No entanto, os carotenoides, que são pigmentos acessórios, atuam na proteção do aparelho fotossintético contra os danos oxidativos causados pelo estresse, sendo um indicador de genótipos mais tolerantes quando encontrados em altas concentrações nas plantas, mantendo a capacidade de manter a funcionalidade do maquinário fotossintético sob déficit hídrico (SILVA et al., 2014; RANJBAR, 2017).

A diminuição do recurso hídrico pode afetar a expansão celular, que pode ser retardada ou interrompida (DUARTE et al., 2012). Conforme o déficit hídrico se prolonga, as plantas podem alongar suas raízes e reduzir o crescimento da parte aérea, como resposta às condições de baixo potencial hídrico no solo e conseqüentemente na planta (AIDAR et al., 2015; SILVA et al., 2017c; PALHARES-NETO et al., 2019). Outras formas de adaptação e de aclimação, resultantes de eventos associados em todo o corpo vegetal sob estresse hídrico, é a murcha das folhas em resposta à restrição hídrica, em que a planta reduz a perda de água pela folha, ou adota a estratégia de diminuir a área foliar de forma a se ajustarem à pouca disponibilidade de água (SILVEIRA et al., 2016; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2019), assim como a senescência e abscisão foliar, ocasionada principalmente pela influência do ácido abscísico (ABA), é considerado outro mecanismo adotado por algumas espécies para sobreviver em períodos mais secos (KUROMORI et al., 2018).

As plantas também podem desenvolver caracteres morfoanatômicos frente a pouca disponibilidade hídrica. Como exemplo, paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas, parênquima paliçádico bem desenvolvido, espessamento de células esclerenquimáticas, estômatos protegidos por tricomas e/ou protuberâncias cuticulares ou situados em depressões na epiderme, e um indumento denso marcado pela presença de muitos tricomas por exemplo, como também, idioblasto cristalífero e contendo compostos fenólicos

(MORRETES E FERRI, 1959; FAHN; CUTLER, 1992; FAHMY, 1997; ROTONDI et al., 2003; BARROS, 2013).

Ainda com a diminuição da disponibilidade hídrica, as plantas podem também investir em órgãos de armazenamento como os tubérculos e xilopódios, os quais se caracterizam pela presença de tecidos armazenadores de água e conferem a succulência a essas plantas, como também investem na compactação da medula, que impede a perda de água (FAHN; CUTLER, 1992; FAHMY, 1997; ROTONDI et al., 2003; BARROS, 2013). Substâncias lipídicas como a cutina e suberina, como também a presença de ceras, são fundamentais à sobrevivência das plantas em ambientes secos, pois trata-se de polímeros hidrofóbicos que conferem proteção contra os fatores bióticos e abióticos, e junto com a lignificação dos tecidos, se tornam uma importante adaptação de plantas em ambientes secos (DICKSON, 2000; POLLARD et al., 2008).

Modificação no sistema vascular para superar a escassez de água, é outra estratégia das plantas. Variações no câmbio vascular, por exemplo, permitem que as plantas sobrevivam nas mudanças de estações, sobretudo, da chuvosa para a seca cuja quantidade de água é drasticamente reduzida. O câmbio vascular tem a capacidade de produzir células com características diferenciadas em parâmetros como, comprimento, diâmetro, densidade, frequência de células, principalmente as xilemáticas. Na estação seca, o xilema secundário geralmente possui células mais curtas e com diâmetro mais reduzido, e a densidade de fibra, elementos condutores e o tecido parenquimático são aumentados (CARLQUIST, 1988; FAHN; CUTLER, 1992; CARLQUIST, 2007). Essas estratégias podem variar entre espécies, genótipos, idade da planta e das condições ambientais nas quais estão inseridas. Sendo assim, é importante estudos que visam mostrar essas adaptações e variações, que se tornam cada vez mais importantes para os estudos ecofisiológicos.

Diante do exposto, compreende-se que um dos maiores desafios que a humanidade enfrentará no futuro muito próximo será o desenvolvimento de estratégias de conservação que funcionem em um planeta progressivamente mais quente e seco, assim, observações ecológicas e modelos de mudanças climáticas futuras que possam levar em conta a dinâmica temporal dos ecossistemas, serão necessários para o desenvolvimento de estratégias de conservação adequadas a cada tipo de vegetação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIDAR, S. de T. et al. Características fisiológicas, produção total de raízes e de parte aérea em acessos de *Manihot esculenta* em condições de déficit hídrico. Revista Brasileira de Geografia Física. Vv. 8, n. 4. Pp. 685-696, 2015.

ALVES A., XAVIER F. E. Major perennial weeds in Brazil. In: Ecology and Control of Perennial Weeds in Latin America. Papers presented at the panel of experts on ecology and control of perennial weeds held in Santiago, Chile, 28 November - 2 December 1983. FAO Plant Production and Protection Paper 74. Rome, Italy: FAO, 204-235, 1986. ARAÚJO, V. F. P. et al. Spatial-temporal variation in litterfall in seasonally dry tropical forests in Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 69, 2019.

ARAÚJO JÚNIOR, G. DO N. et al. Estresse hídrico em plantas forrageiras: Uma revisão. *Pubvet*, v. 13, n. 1, p. 1—10, 2019.

AWASTHI, R. et al. Individual and combined effects of transient drought and heat stress on carbon assimilation and seed filling in chickpea. *Funct Plant Biol*, v. 41, 1148—1167, 2014.

ASHRAF M. et al. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. *Advances in Agronomy* 111, 249-296, 2011.

BARBOSA, M. R. et al. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciência Rural*, vol. 44, núm. 3, pp. 453-460, Universidade Federal de Santa Maria Santa Maria, Brasil, mar, 2014.

BARBOSA, N. P. U. et al. Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (ruepestrian fields). *Biol Invasions* 12:3745—3755, 2010.

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

BARROS, V. et al. Different resource-use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical forest under drought stress and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 147, n. December, p. 181—190, 2020.

BIANCHI, L., GERMINO, G., SILVA, M. Adaptação das Plantas ao Déficit Hídrico. *Acta Iguazu*. 5. 15-32, 2016.

CAMPOS, F. S. et al. Alternativa de forragem para caprinos e ovinos criados no semiárido. *Nutritime Revista Eletrônica, on-line, Viçosa*, v.14, n.2, p.5004-5013, mar./ abr. ISSN: 1983-9006, 2017.

CABI. *Megathyrus maximus* (Guinea grass). In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc, 2019. Disponível em <<https://www.cabi.org/isc/datasheet/38666#tosummaryOfInvasiveness>>, Acesso em: 30 de mar. De 2020.

CARMO-SILVA, A. E. et al. Decreased CO₂ availability and inactivation of Rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field. *Environ Exp Bot* 83: 1—11, 2012.

CARMODY, M. et al. ROS signalling in a destabilised world: A molecular understanding of climate change. *Journal of Plant Physiology*, 203, 69—83, 2016. doi: 10.1016/j.jplph.2016.06.008

- CARLQUIST, S. Comparative wood anatomy. Springer, Berlin Heidelberg, New York, 1988.
- CARLQUIST, S. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society*. (134, 301-332.) Society. 134, 301-332, 2007.
- CLAYTON WD, PHILLIPS SM, RENVOIZE SA, 1974. Gramineae Part II. In: Milne-Redhead E, Polhill RM, eds. *Flora da África Oriental Tropical*. Reino Unido: Crown Agents for Ultramar Governments and Administrations.
- CVIKROVÁ, M. et al. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. *Plant Physiol Biochem* 73: 7–15, 2013.
- CHAVES, I. et al. Uma classificação morfo-estrutural para descrição e avaliação da biomassa da vegetação da caatinga. *Revista Caatinga*, v. 21, n. 2, p. 204-213, 2008.
- DANQUAH, A. et al. The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnol Adv* 32: 40—52, 2014.
- DA SILVA, J. M. et al. The Caatinga: Understanding the Challenges. 10.1007/978-3-319-68339-31.226–230, 2017.
- DE ALMEIDA CONRADO, J. A. et al. Management of natural pasture increases native and exotic herbaceous biomass and biodiversity in the Caatinga of Brazil. *Semina: Ciências Agrárias*, v. 40, n. 2, p. 867—884, 2019.
- DE FARIA, A. P., FERNANDES, G. W., FRANÇA, M. G. C. Physiological approaches to determine the impact of climate changes on invasive African grasses in the savanna ecoregion of Brazil. *Environmental Earth Sciences*, v. 74, n. 4, p. 3077-3088, 2015.
- DIEZ, J. M. et al. Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 10, n. 5, p. 249–257, 2012.
- DICKISON W. 2000. Integrative plant anatomy. Ed. Elsevier Academic Press. California, USA.
- DUARTE, A. L. M. Efeito da água sobre o crescimento e o valor nutritivo das plantas forrageiras. *Pesquisa & Tecnologia*, vol. 9, n. 2, Jul-Dez, 2012.
- ESTEVES, G. L. Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Malvaceae. *Rodriguésia*, 57, 2, 505-506, 2006.
- EISENHUT, M. et al. Photorespiration Is Crucial for Dynamic Response of Photosynthetic Metabolism and Stomatal Movement to Altered CO₂ Availability. *Molecular Plant*, 10(1), 47—61, 2017. doi:10.1016/j.molp.2016.09.011
- FAHMY, G. M. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. *Journal of Arid Environments*, v. 36, n. 8, p. 499-525, 1997.
- FAHN, A; CUTLER, D. F. Xerophytes. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992.

FLORA DO BRASIL, em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 09 abr. 2020.

FERNANDES, M. F., QUEIROZ, L. P. Vegetação e flora da Caatinga. *Ciência e Cultura* · October, 2018. DOI: 10.21800/2317-66602018000400014

FERNANDES, M. F., CARDOSO, D., & DE QUEIROZ, L. P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid Environments*, 104079. (2019). doi: 10.1016/j.jaridenv.2019.10407

FUNK, J. L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, v. 96, n. 6, p. 1162–1173, 2008.

GANEM, R. S. CAATINGA. Estratégias de Conservação. Consultora Legislativa da Área XI Meio Ambiente e Direito Ambiental, Organização Territorial, Desenvolvimento Urbano e Regional. Setembro, 2017.

GANGOLA, M.P. & RAMADOSS, B. R. Sugars Play a Critical Role in Abiotic Stress Tolerance in Plants, 2018.

GANEM, K. A. et al. Mapping Caatinga Vegetation using Optical Earth Observation Data – Opportunities and Challenges. *Rev. Bras. Cartogr.*, vol. 72, n. Especial 50 anos, 2020 DOI: <http://dx.doi.org/10.14393/rbcv72nespecial50anos-56543> Revista.

GILBERT, B., LEVINE, J. M. Plant invasions and extinction debts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 110, n. 5, p. 1744-1749, 2013.

GILROY, S. et al. A tidal wave of signals: calcium and ROS at the forefront of rapid systemic signaling. *Trends Plant Sci* 19: 623—630, 2014.

IUCN. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. Gland, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 25 p, 2000.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). *Biomass e sistema costeirocarinho do Brasil: compatível com a escala 1:250.000*. Rio de Janeiro: IBGE, 2019.

KATSANEVAKIS, S. et al. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan European review. *Aquatic Invasions*, Helsinki, v. 9, n. 4, p. 391-423, 2014.

KARUPPANAPANDIAN, T. et al. Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. *Australian Journal of Crop Science*, v. 5, n. 6, p. 709-725, 2011.

KUROMORI, T., SEO, M., SHINOZAKI, K. ABA Transport and Plant Water Stress Responses. *Trends in Plant Science*, v. 23, n. 6, p. 513—522, 2018.

- LEAL, R. S. et al. Perfil Etnobotânico e Atividade Antioxidante de *Cleome spinosa* (Brassicaceae) e *Pavonia varians* (Malvaceae). *Revista Fitos*, [S.l.], v. 3, n. 03, p. 25-31, out. 2013. ISSN 2446-4775. Disponível em: <<http://revistafitos.far.fiocruz.br/index.php/revistafitos/article/view/79>>. Acesso em: 30 jun. 2019.
- MATOS, D. M. S.; PIVELLO, V. R. O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres – alguns casos brasileiros. *Ciência e Cultura*, 61 (1): 27-30, 2009.
- MARTIUS, C.F.P. VON, EICHLER, A.G., URBAN, I. *Flora Brasiliensis* (1840-1906) Fl. Bras.
- MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33, 491—505, 2006.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant in Science*, v. 9, p. 405-410, 2002.
- MONTEIRO J. G. et al. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 49, 18-25, 2014.
- MOREIRA, H. J. DA C; BRAGANÇA, H. B. N. Manual de identificação de plantas infestantes: hortifrúti – São Paulo: FMC Agricultural Products, 2011.
- MORRETES BL, FERRI MG (1959) Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras USP, Botânica* 16: 7-70
- NXELE, X.; KLEIN, A.; NDIMBA, B. K. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants. *South African Journal of Botany*, 108, 261–266, 2017.
- OZTURK, M. Osmoregulation and its actions during plant water stress. *Physiologia Plantarum*, 2020.
- PALHARES NETO, L. et al. Morphophysiological and Biochemical Responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to Water Deficit. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(1), 26–40, 2020. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09961-6>
- PINTÓ-MARIJUAN, M.; MUNNÉ-BOSCH S. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in plant science* 18, 660-666, 2013.
- POLLARD, M. et al. Building lipid barriers: biosynthesis of cutin and suberin. *Trends in Plant Science*. 5, 236-246, 2008.
- QUEIROZ, P. et al. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. In: da Silva JC, Leal I, Tabarelli M, editors. *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Springer; 2017. pp. 23–63.
- RANJBAR, A. Comparative study on the effect of water stress and rootstock on photosynthetic function in pistachio (*Pistacia vera* L.) trees. *Journal of Nuts*, v. 8, n. 2, p. 151—159, 2017.

- REJMÁNEK, M.; RICHARDSON, D. M. Trees and shrubs as invasive alien species - 2013 update of the global database. *Diversity and Distributions*, v. 19, n. 8, p. 1093—1094, 2013.
- RESENDE, C. F. et al. Responses of antioxidant enzymes, photosynthetic pigments and carbohydrates in micropropagated *Pitcairnia encholirioides* L.B. sm. (bromeliaceae) under ex vitro water deficit and after rehydration. *Brazilian Journal of Biology*, v. 79, n. 1, p. 52–62, 2019.
- ROGERS, H.S. et al. Effects of an invasive predator cascade to plants via mutualism disruption. *Nature Communications*, 8(1):1-8, 2017. <https://doi.org/10.1038/ncomms14557>
- ROTONDI, A. et al. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *J Mediterr Ecol* 4:25–35, 2003.
- SANTELIA, D.; LAWSON, T. Rethinking guard cell metabolism. *Plant Physiol* 172:371–1392(2016). <https://doi.org/10.1104/pp.16.00767>
- STENCEL, M. et al. Plasticidade Fenotípico-Vegetativa de *Oeceoclades maculata* (LINDL.) LINDL. (Orchidaceae) Em Dois Ambientes de Floresta. *Revista em o e Meio Ambiente*, v. 9, n. 3, p. 635–655, 2016.
- SANTOS, L.A.; FABRICANTE, J. R. Impactos da exótica invasora *Boerhavia diffusa* L. sobre a diversidade de espécies do estrato herbáceo e arbustivo autóctone de uma área ripária na Caatinga, Sergipe, Brasil. *Scientia Plena* 15, VOL. 15, NUM. 1 012401/doi: 10.14808/sci.plena.2019.012401, 2019.
- SELVAN, V.T. et al. Citotoxic and antitumor, activities of *Pavonia adorata* against Erlich's ascites carcinoma cells bearing mice. *Pharmacology online*, 2, 453-477, 2007.
- SILVA, A. C.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS ONE* 13(4): e0196130. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196130>, 2018.
- SILVA, C. P. et al. Glomalin-related soil protein content in areas of degraded and revegetated Caatinga in the municipality of Irauçuba. *Journal of Agriculture Science, Ottawa*, v. 10, n. 1, p. 302-312, 2018.
- SILVA, J. M. C., LEAL, I. R., TABARELLI, M. Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. *Cahm: Springer International Publishing*, 2017a.
- SILVA, P. A. et al. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. *Acta Physiologiae Plantarum*. Pp. 29-58, 2017b. Doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2354-4>
- SILVA, M. DE A. et al. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como Descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. *Bioscience Journal*, v. 30, n. 1, p. 173—181, 2014.
- SILVA, M. D. A. Adaptação Das Plantas Ao Déficit Hídrico. *Acta Iguazu*, v. 5, n. 4, p. 15—32, 2017c.

- SILVA, E. C. et al. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de Caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia Série Botânica*, v. 59, n. 2, p. 201205, 2004.
- SILVA, D.A. et al. Constituintes químicos e atividade antioxidante de *Sida galheirensis* ULBR. (Mavalceae). *Acta Cirúrgica Brasileira*, v.21, n.1, p.37-39, 2006.
- SILVEIRA, P. S. et al. A ação dos brassinosteróides no crescimento de mudas de pinhão manso sob déficit hídrico. *Agri-Environmental Science*. v. 2, n. 1, 2016.
- SOUZA, L. M. et al. Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. April 2019, 20–31, 2020. <https://doi.org/10.32615/bp.2019.070>
- STANDLEY, P.C., STEYERMARK, J.A. *Flora of Guatemala* [Fieldiana no. 24] (1946-1977), Fl. Guatemala.
- TABARELLI, M. et al. *Caatinga_Ciência e Cultura* 70(4) 25_29. p. 25—29, 2018.
- THEOHARIDES, K. A.; DUKES, J. S. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol* 176: 256—7, 2007.
- VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, v. 35, p. 753—759, 2008.
- XAVIER, R. de O., LEITE, M. B., DA SILVA-MATOS, D. M. Stress responses of native and exotic grasses in a Neotropical savanna predict impacts of global change on invasion spread. *Austral Ecology*, v. 42, n. 5, p. 562—576, 2017.
- YI, X. P., et al. Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and rewatering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. *Journal of Plant Physiology*. vV. 194, pP. 23-34, 2016.
- WAGNER, W. L., HERBST, D. R., SOHMER, S. H. *Manual of the Flowering Plants of Hawaii*, Revised ed. Honolulu, USA: University of Hawaii Press, 1999.
- ZENNI, R. D., DECHOUM, M. D. S., ZILLER, S. R. Dez anos do informe brasileiro sobre espécies exóticas invasoras: avanços, lacunas e direções futuras. *Biotemas*, v. 29, n. 1, p. 133, 2016.
- Zu, X., Lu, Y., Wang, Q., Chu, P., Miao, W., Wang, H., La, H. A new method for evaluating the drought tolerance of upland rice cultivars. *The Crop Journal*. 5., 2017.

1 **Capítulo 1**

2 Comportamento morfofisiológico e bioquímico de uma espécie exótica e uma espécie nativa
3 presente na Floresta Tropical Sazonalmente Seca - Caatinga, submetidas a diferente
4 disponibilidade hídrica.

5 Layla Fernanda Sousa e Costa, Larisse Bianca Soares Pereira, Jessé Elias Marinho de
6 Oliveira, Marcus Vinicius Loss Sperandio, Natália Maria Corte Real Castro, Cláudia Ulisses.

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27 Comportamento morfofisiológico e bioquímico de espécies: exótica e nativa na Floresta
28 Tropical Sazonalmente Seca, submetidas a diferentes condições de disponibilidade hídrica.

29 Costa, Layla Fernanda Sousa¹; Pereira, Larisse Bianca Soares¹; Jessé Elias Marinho de
30 Oliveira²; Sperandio, Marcus Vinicus Loss^{1, 2}, Corte-Real, Natália³; Ulisses, Cláudia^{1, 2}.

31 RESUMO

32 A Caatinga é um bioma rico em biodiversidade, que ao longo dos anos, vem sofrendo
33 degradação natural e antrópica como a introdução de espécies exóticas, causando alterações
34 na sua fitofisionomia. Este estudo avaliou o comportamento morfofisiológico e bioquímico de
35 uma espécie exótica (*Megathyrsus maximus*) e uma nativa (*Pavonia varians*) da Caatinga, em
36 diferentes condições de disponibilidade hídrica. As mudas das espécies foram coletadas no
37 parque nacional do Catimbau-PE, mantidas em casa de vegetação pertencente ao
38 departamento de Biologia contendo uma mistura de areia lavada e terra vegetal durante 35
39 dias sob diferentes condições de disponibilidade hídrica (10, 30 e 60% da capacidade de
40 pote). Os parâmetros biométricos foram afetados pela redução da disponibilidade hídrica em
41 ambas as espécies. *M. maximus* e *P. varians* em condições de disponibilidade hídrica de 10 e
42 30% da capacidade de pote, foi observado a manutenção/produção de raízes e redução da área
43 foliar. Os parâmetros bioquímicos e fisiológicos também foram afetados, houve o aumento e
44 manutenção do teor de prolina, carotenoide e carboidratos solúveis em ambas as espécies. As
45 enzimas antioxidantes em *P. varians* foram reduzidas com a diminuição da disponibilidade
46 hídrica, e em *M. maximus* não alterou o conteúdo de SOD e APX. As análises anatômicas em
47 *P. varians* apresentou mesofilo e células epidérmicas reduzidas e em *M. maximus* apresentou
48 células buliformes irregulares sob as menores condições de disponibilidade hídrica. Portanto,
49 como principais mecanismos de sobrevivência ao ambiente com pouca disponibilidade
50 hídrica, essas plantas investiram em moléculas osmorreguladoras como proteínas, prolina e
51 carboidratos.

52 **Palavras-chave:** *Pavonia varians*; *Megathyrsus maximus*; Osmorreguladores; Anatomia;
53 Estresse oxidativo.

54 ¹ Programa de Pós-graduação em Biodiversidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco,
55 Recife – PE, 52171-900, Brasil.

56 ² Departamento de Biologia, Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife –
57 PE, 52171-900, Brasil.

58 ³ Centro Universitário Brasileiro, Recife – PE, 50050-230

59 Email para correspondência: layla.nanda07@gmail.com

60

61 **1. INTRODUÇÃO**

62 A Caatinga é uma representante unicamente brasileira da Floresta Tropical
63 Sazonalmente Seca (FTSS) e compõe um dos biomas tropicais mais ameaçados do planeta
64 (FERNANDES; QUEIROZ, 2018), que em sua maioria, possui plantas caducifólias, e as
65 chuvas são irregulares, concentradas entre três a quatro meses por ano (BARROS et al.,
66 2020). Por ser uma região que concentra uma expressiva população, a Caatinga vem sofrendo
67 uma influência alta de distúrbios antrópicos, que podem levar a algumas consequências, como
68 o uso insustentável desse bioma (SANTOS et al., 2014). Nas últimas décadas, as práticas
69 pecuárias na Caaatinga favoreceram a introdução de algumas gramíneas exóticas com
70 comportamento invasor, utilizadas como forragem, que disseminaram de forma espontânea,
71 impactando o desenvolvimento de espécies nativas ali existentes (THEOHARIDES; DUKES,
72 2007; SILVA et al., 2018).

73 A espécie exótica *Megathyrsus maximus* foi introduzida na Caatinga para a
74 alimentação animal e é uma espécie que compete altamente pelos recursos com espécies
75 nativas, como a espécie *Pavonia varians*, pois apresentam alta plasticidade para se adaptar a
76 novas condições ambientais, e isso possibilita que utilizem os recursos disponíveis (como
77 espaço, água, luz e nutrientes) de uma maneira mais eficiente, possibilitando que estas
78 superem as espécies nativas na busca por recursos para o seu desenvolvimento (FUNK, 2008;
79 STENCEL et al., 2016). Assim, as invasões biológicas juntamente com as mudanças
80 climáticas, têm sido consideradas grandes ameaças à biodiversidade global, sendo também
81 responsáveis por mudanças significativas nos ambientes naturais (IUCN, 2000; RAZGOUR et
82 al., 2017).

83 Além da invasão por espécies exóticas, fatores ambientais como a escassez hídrica são
84 importantes agentes que modificam o ambiente, afetando a sobrevivência das espécies
85 nativas. O déficit hídrico é o principal fator limitante para o crescimento e desenvolvimento
86 das plantas em ambientes semiáridos. Dessa maneira, eventos de seca prolongada podem
87 levar a proliferação de espécies invasoras devido ao alto desempenho fisiológico que elas
88 possuem, quando comparadas a espécies nativas (OLIVEIRA et al., 2014). Assim, para
89 sobreviver a esse ambiente mais seco, as plantas desenvolvem alguns mecanismos como:
90 aumento da área radicular e redução do crescimento da parte aérea (SILVA et al., 2017;
91 PALHARES-NETO et al., 2020). Podem também reduzir a aréa foliar, ocorrer à murcha das
92 folhas, senescência e abscisão foliar (KUROMORI et al., 2018; ARAÚJO JÚNIOR et al.,

93 2019). Além disso, as plantas podem investir na produção de solutos orgânicos, como ácidos,
94 açúcares e aminoácidos, que desempenham papel importante no ajuste osmótico para manter
95 o potencial hídrico sem que ocorra danos irreversíveis a planta (PINTÓ-MARIJUAN;
96 MUNNÉ-BOSCH, 2013; SAFFELL et al., 2014; BARROS et al., 2020).

97 Em condições estressantes persistentes, geralmente ocorre o acúmulo de espécies
98 reativas de oxigênio (ROS). Essas moléculas levam ao estresse oxidativo e, em níveis
99 elevados, causam efeitos celulares, como perda de funções de organelas, vazamento de
100 eletrólitos e redução da eficiência metabólica, danos moleculares, que incluem danos em
101 proteínas, aminoácidos e lipídios, e até mesmo levar à morte celular (SHNAIDER et al.,
102 2018). Para neutralizar esses danos, as plantas aumentam a atividade de componentes
103 antioxidantes enzimáticos como a superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX)
104 e catalase (CAT), e componentes antioxidantes não enzimáticos, como os carotenoides (Qi et
105 al., 2018; SOUZA et al., 2020).

106 As plantas também podem desenvolver alterações morfoanatômicas, como estômatos
107 protegidos por tricomas e presença de ceras, com a finalidade de diminuir a perda água pelas
108 folhas. Além de tecido armazenador de água (parênquima aquífero), parênquima paliçádico
109 bem desenvolvido, dentre outros (CUTLER, 1992; FAHMY, 1997; ROTONDI et al., 2003;
110 FAHN; BARROS, 2013).

111 Esses mecanismos de tolerância podem conferir às plantas invasoras a capacidade de
112 se estabelecer em diferentes ambientes (OLIVEIRA et al., 2017). Como ainda não está claro
113 como as espécies invasoras se comportam sob restrição hídrica no semiárido, em relação às
114 espécies nativas (OLIVEIRA et al., 2014), o presente estudo buscou investigar o
115 comportamento morfofisiológico e bioquímico de *M. maximus* e *P. varians*, espécies exóticas
116 e nativa da Caatinga, respectivamente, submetidas a diferentes condições de disponibilidade
117 hídrica.

118 **2. MATERIAIS E MÉTODOS**

119 **2.1 Coleta, material vegetal e delineamento experimental**

120 Mudanças de *P. varians*, espécie nativa da Caatinga e da espécie exótica *M. maximus*,
121 foram coletadas em área de regeneração do Vale do Catimbau- PE (08°34'10.259435 ''S,
122 37°14'20.853678''W). A coleta foi realizada na estação seca, com auxílio de uma pá de
123 jardinagem, onde foram retiradas mudas de *P. varians* (espécie nativa com maior
124 abundância de indivíduos na área em estudo) medindo cerca de 15 cm, e os perfilhos de *M.*

125 *maximus*. Após esse processo as mudas foram levadas para casa de vegetação anexa ao
126 Laboratório de Fisiologia e Cultivo *in vitro* de Plantas (LFC-Planta), pertencente ao
127 Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), situada
128 na latitude de 58°61' S e longitude 39°89' W.

129 As mudas de *M. maximus* foram plantadas em bandejas plásticas (42x30cm), e as
130 mudas de *P. varians* em vasos de polietileno flexíveis com capacidade de 6 litros, contendo
131 uma mistura de areia lavada e terra vegetal (3:1), com irrigação em dias alternados.
132 Permanecendo nessas condições durante 19 dias, para o restabelecimento vegetativo das
133 plantas (Figura 1).

134
135
136



137
138

139 **Figura 1.** Mudanças de *Megathyrsus maximus* nas bandejas (A); Mudanças de *Pavonia varians* após coleta no campo
140 (B); Mudanças de *Megathyrsus maximus* (C) e mudanças de *Pavonia varians* (D) aos 19 dias, após a coleta de campo;
141 Mudanças de *Megathyrsus maximus* e mudanças de *Pavonia varians* (E e D) durante o experimento de restrição hídrica.
142 Fonte: Costa, Layla. (2019).

143

144 Foi utilizado o delineamento experimental em blocos ao acaso, em esquema fatorial de
145 2×3 , correspondendo às duas espécies (*M. maximus* e *P. varians*) e os três tratamentos
146 hídricos (controle: 60% da capacidade de pote; moderado: 30% da capacidade de pote;
147 severo: 10% da capacidade de pote), com 8 repetições por tratamento.

148 Para iniciar o experimento, as plantas foram transplantadas para sacos de polietileno
149 com capacidade para 4,5 L, contendo uma mistura de areia lavada e matéria orgânica (terra
150 vegetal), sendo utilizado para cada quilo de areia lavada 0,90 g de matéria orgânica, conforme
151 a média da análise do solo da área de coleta do material vegetal no campo, onde foi mantido
152 durante um período de 15 dias para adaptação, e logo após permaneceram nas condições
153 experimentais de restrição hídrica durante 35 dias.

154 A capacidade de pote (CP) foi adotada como o conteúdo de água retida pelo solo após
155 sofrer saturação e consequente ação da gravidade, ou seja, até o cessamento da drenagem
156 (Souza et al., 2000). Após a obtenção do peso túrgido e seco dos potes, foram calculadas a
157 partir de uma regra de três, as quantidades de água fixa para cada tratamento. A rega foi
158 realizada em dias alternados, onde eram coletadas as médias da umidade do solo de seis
159 plantas por tratamento, através do aparelho de umidade do solo Campbell HydroSense II
160 (Sistema de medição de umidade do solo). Após a mensuração, o volume de água de cada
161 tratamento foi calculado através da seguinte fórmula: $MUT \times VHFT / UFT = X - UFT = Z \times$
162 1000, onde, MUT= média da umidade do tratamento; VHFT= volume hídrico fixo do
163 tratamento; UFT= umidade fixa do tratamento; X= variável resposta; Z= variável resposta.

164 **2.2 Avaliações Biométricas**

165 Para as análises biométricas, foram realizadas avaliações semanais durante o
166 experimento, como comprimento e diâmetro do caule, número de folhas, com o auxílio de fita
167 métrica, régua e paquímetro.

168 Para a determinação da área foliar específica (AFE) foi utilizado o método dos discos
169 segundo Lucena et al., (2011) com modificações. Para isso, foram retirados 5 discos das
170 folhas de 4 plantas por espécie, dentro de cada tratamento, com um perfurador com área
171 conhecida de 0,6 cm². Após a retirada dos discos, estes foram imediatamente pesados em
172 balança analítica e AFE foi estimada pela fórmula ($AFE = PF \times AD/PD$). Onde: PF é a massa

173 fresca da folha; AD é a área conhecida do disco retirado da folha (0,6 cm²) e PD é a massa
174 fresca dos discos.

175 A biomassa seca foi avaliada ao final do período experimental (35 dias), onde as
176 plantas foram separadas em folha, caule e raiz, e foram pesadas, acondicionadas em sacos de
177 papel previamente identificados e posteriormente secas em estufa a 65°C por 48 horas para
178 atingir o peso constante. A razão raiz/parte aérea foi calculada dividindo-se a massa seca da
179 parte aérea pela massa seca do sistema radicular.

180 **2.3 Análises Bioquímicas**

181 **2.3.1 Teores de pigmentos e carboidratos solúveis totais**

182 Para as análises bioquímicas, foram utilizadas folhas de 4 repetições de cada espécie
183 por tratamento e foram colocadas em nitrogênio líquido e condicionadas em freezer a -20°C
184 até o processamento das análises. O teor de clorofila total (*a* e *b*) e carotenoides foram
185 determinados segundo Bezerra Neto e Barreto (2011) com modificações. As amostras de
186 folhas foram maceradas em presença de acetona (80%), em seguida as leituras foram
187 realizadas em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 645 nm e 663 nm para as
188 clorofilas *b* e *a*, respectivamente. A leitura para quantificação dos teores de carotenoides foi
189 realizada a 470 nm. Os teores de clorofila *a*, *b* e carotenoides na amostra vegetal foram
190 calculados e os resultados foram expressos em g.kg⁻¹ de massa seca. A determinação analítica
191 de carboidratos solúveis foi realizada pelo método da antrona, conforme descrito Yemm e
192 Willis (1954) com modificações, utilizando o extrato das folhas em etanol a 80% e expressos
193 em g.kg⁻¹ de massa seca.

194 **2.3.2 Teores de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e de malondialdeído (MDA)**

195 Para a mensuração dos teores de malondialdeído (MDA) e peróxido de hidrogênio
196 (H₂O₂) utilizou-se 0,1 g de folha, as quais foram maceradas e homogeneizadas em ácido
197 tricloroacético (TCA) 0,1%, e em seguida centrifugadas a 10.000 G, durante 5 minutos a 4°C.

198 O teor de H₂O₂ foi determinado de acordo com o método de Loreto e Velikova (2001).
199 Uma alíquota do extrato (200 µL) foi adicionada a 200 µL de tampão fosfato de potássio (100
200 mM, pH 7,5) e 800 µL de iodeto de potássio (1 M). O teor de H₂O₂ foi medido a 390 nm em
201 espectrofotômetro e expresso em µmol g⁻¹ em massa seca.

202 A análise de MDA foi realizada segundo Heath e Packer (1968). Foram utilizados 250
203 µL do extrato os quais foram colocados em tubos criogênicos contendo 1 mL de solução de
204 ácido tiobarbitúrico (0,5%) e ácido tricloroacético (20%). Os tubos foram mantidos em banho

205 maria por 30 minutos a 95°C e em seguida foram resfriados em banho de gelo e novamente
206 centrifugados por 10 minutos a 10.000 G. As leituras foram realizadas a 535 e 600 nm e os
207 resultados foram expressos em nmol g⁻¹ em massa seca.

208 **2.3.3 Proteínas solúveis totais e enzimas antioxidantes**

209 Amostras foliares congeladas e maceradas em nitrogênio líquido, foram
210 homogeneizadas com tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5), 1 mM de EDTA (ácido
211 etilenodiaminotetracético), 3 mM de DL-ditioneitol e 20% de PVPP sob temperatura de - 4°C
212 na relação de 1 g/3 mL (w:v) (AZEVEDO et al., 1998). O homogeneizado foi centrifugado a
213 10.000g durante 30 minutos e o sobrenadante separado em alíquotas e armazenado a -20°C até
214 a determinação das atividades enzimáticas. A concentração das proteínas totais foi
215 determinada segundo o método de Bradford (1976).

216 A atividade da ascorbato peroxidase (APX) foi executada conforme descrito por
217 Nakano e Asada (1981). O meio de reação composto por 650 µL de tampão fosfato de
218 potássio 80 mM, pH 7,5, 100 µL de ascorbato 5 mM, 100 µL de EDTA 1 M, 100 µL de H₂O₂
219 1 mM e 50 µL do extrato proteico. A atividade da APX foi determinada pelo monitoramento
220 da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, a 30°C, durante 60 segundos, em
221 espectrofotômetro. A atividade foi calculada a partir do coeficiente de extinção molar para o
222 ascorbato (2,8 mM⁻¹ cm⁻¹) e a atividade específica foi dada em µmol min⁻¹ mg⁻¹ proteína.

223 A atividade da catalase (CAT) foi determinada segundo Havir e Mchale (1987) com
224 modificações, conforme Azevedo et al., (1998). Em solução contendo 1 mL de tampão fosfato
225 de potássio 100 mM (pH 7,5) e 25 µL de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) a 1 mM. Inicialmente
226 foi adicionado 25 µL do extrato proteico, onde a atividade enzimática foi determinada
227 seguindo a decomposição do H₂O₂ por 60 segundos, através das alterações a 240 nm, sob
228 temperatura de 25°C, em espectrofotômetro. Os resultados foram expressos em µmol/mg de
229 proteínas/min, considerando que uma unidade de catalase decompõe 1 µmol de H₂O₂ por mg
230 de proteína em 1 minuto a pH 7,5.

231 A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada conforme proposto por
232 Gianolitis e Reis (1977), com modificações. Por esse método, é determinada a inibição da
233 redução do NBT (nitro blue tetrazolium) pelo extrato enzimático, evitando assim a formação
234 do cromóforo formazana. A solução de reação (3 mL) foi constituída de 85 mM de tampão
235 fosfato (pH 7,8), 75 µM de NBT, 5 µM riboflavina, 13 mM de metionina, 0,1 mM EDTA e 50
236 µl de extrato enzimático. A solução foi adicionada em tubos de vidro e irradiada com luz
237 branca (lâmpada fluorescente de 15 W) por 5 minutos. Após esse período de exposição, a
238 solução foi analisada por espectrofotômetro a 560 nm. Uma unidade foi definida como a

239 quantidade de enzima que inibe em 50% a formação de formazana por grama de proteína,
240 com resultados expressos em U/mg de proteína. A leitura foi realizada em espectrofotômetro
241 a 595 nm.

242 **2.4 Conteúdo de prolina**

243 A concentração de prolina livre foi determinada pelo método da ninidrina e ácido
244 acético glacial (BATES et al., 1973, com modificações). O material foliar (0,4g) foi
245 macerado, em 5 mL de ácido sulfosalicílico a 3% e centrifugado por 10 minutos e a leitura foi
246 realizada em espectrofotômetro no comprimento de onda de 520 nm. As concentrações de
247 prolina foram expressas em mmol/g massa seca.

248 **2.4 Análises Anatômicas**

249 A região mediana do limbo foliar foi avaliada através da confecção de lâminas a partir
250 de material vegetal fixado em solução de FAA 70 (formalina, ácido acético e álcool etílico
251 70%) (SASS, 1951), as quais foram desidratadas em uma série etílica (JOHANSEN, 1940),
252 infiltradas e incluídas em parafina e seccionadas em micrótomo rotativo (LUPETEC, Modelo
253 MRP09) em secções transversais de 12 µm e em seguida coradas com safranina e azul de
254 Alcian, bem como a mão livre por meio de lâminas de aço.

255 O preparo das lâminas com cortes manuais foi realizado de acordo com Kraus e
256 Arduin (1997), cujas secções foram clarificadas em hipoclorito de sódio a 20%, lavadas em
257 água destilada, neutralizadas com ácido acético a 1% e coradas com safranina e azul de
258 Alcian. As lâminas foram preparadas com água glicerizada a 50% e lutadas com esmalte
259 incolor.

260 Foram obtidas imagens digitalizadas das secções, por meio de uma câmera fotográfica
261 acoplada a um microscópio BEL PHOTONICS e as imagens foram mensuradas por meio do
262 software “BEL View”.

263 **2.5 Análises Estatísticas**

264 Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste
265 de Tukey ao nível de 5% de significância. Todas as análises estatísticas foram realizadas com
266 auxílio do Software SISVAR versão 5.3 (FERREIRA, 2014). Para análise de componentes
267 principais (PCA) foi utilizado Software R e para análises de mensuração de parênquima
268 paliçádico, parênquima lacunoso, epiderme e mesofilo, foi usado o programa ImageJ versão
269 1.8.0 .

270

3. RESULTADOS

271

3.1 Avaliações Biométricas

272

273

274

275

276

277

278

279

280

281

Nos tratamentos correspondendo ao estresse severo e moderado, ou seja, 10% e 30% da capacidade de pote, respectivamente, apresentaram plantas com altura e área foliar menor, quando comparadas ao tratamento controle (60% da capacidade de pote): em *P. varians* houve uma diminuição na altura em 11% no tratamento severo e 12,5% no moderado e 7,38% em *M. maximus*, em ambos os tratamentos (severo e moderado). A área foliar em *P. varians* diminuiu em 67,4% no tratamento com estresse severo e 30% no tratamento moderado e 52,64% (severo) e 18,8% (moderado) em *M. maximus* (Figuras 2A e 2B). A massa seca da parte aérea em ambas as espécies também foi reduzida nos tratamentos com menor disponibilidade hídrica (Figura 2C), não apresentando diferenças significativas para massa seca radicular (Figura 2D).

282

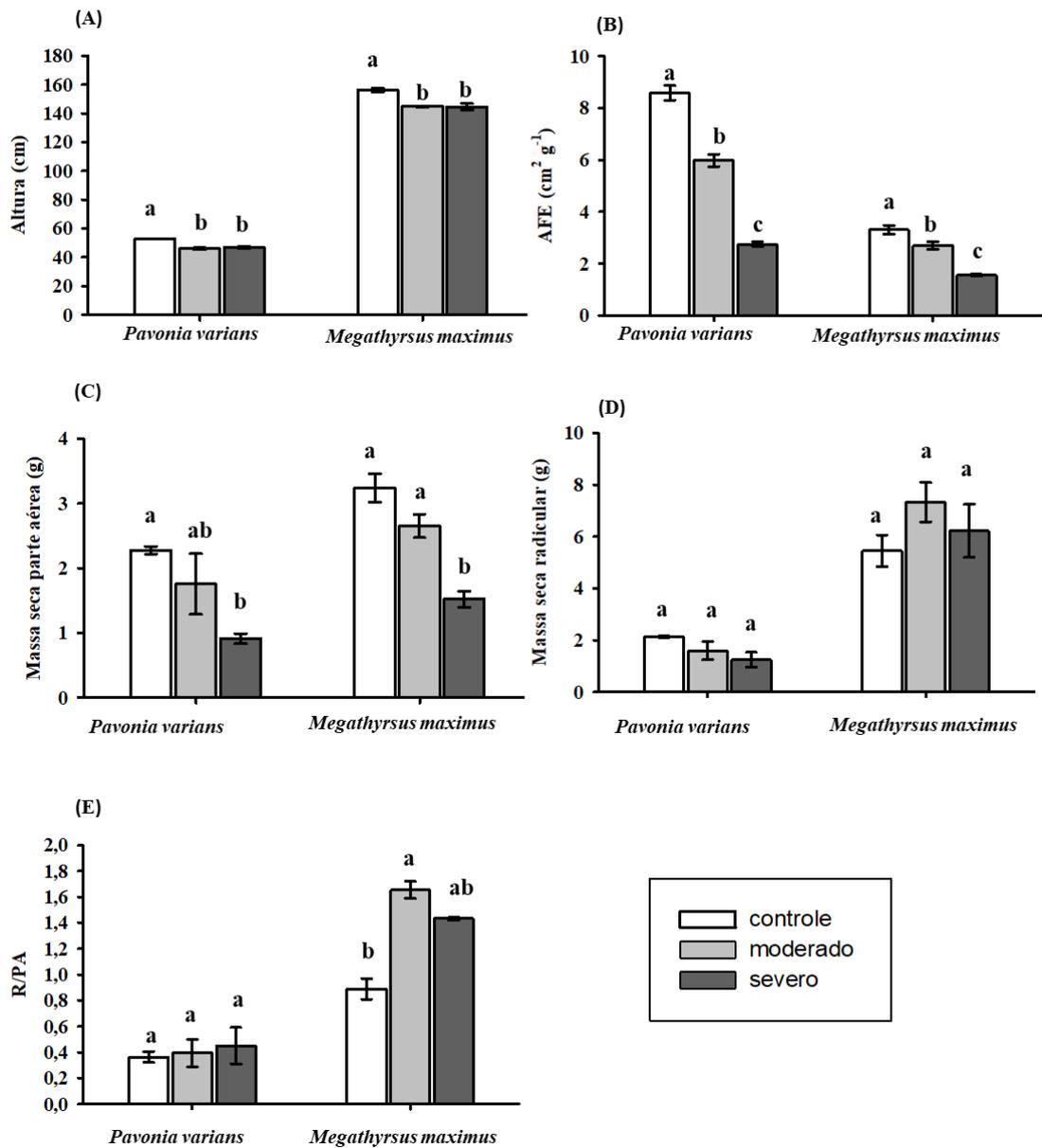
283

284

285

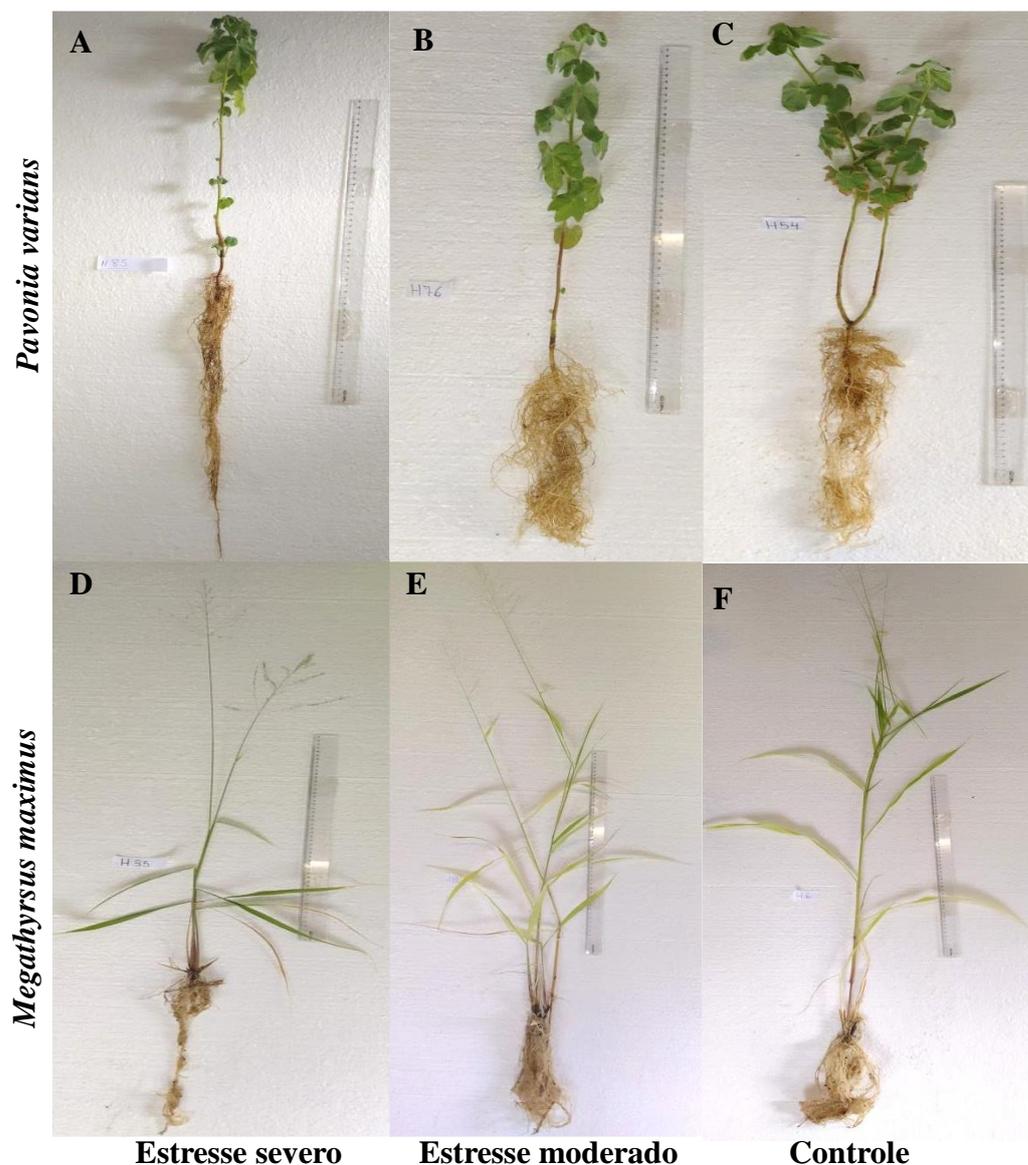
286

A razão raiz parte aérea de ambas as espécies não diferiu estatisticamente do controle nos tratamentos com maior restrição hídrica. No entanto, a *M. maximus* apresentou maior razão raiz parte aérea no tratamento com estresse moderado em comparação ao controle Figuras 2E e 3.



287
 288
 289
 290
 291
 292
 293
 294
 295
 296

Figura 2. Avaliação biométrica em *Pavonia varians* (nativa) e *Megathyrsus maximus* (exótica) submetidas a diferentes regimes hídricos: severo; moderado e controle: (A) altura; (B) área foliar específica (AFE); (C) massa seca parte aérea; (D) massa seca radicular e (E) razão raiz parte aérea (R/PA). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

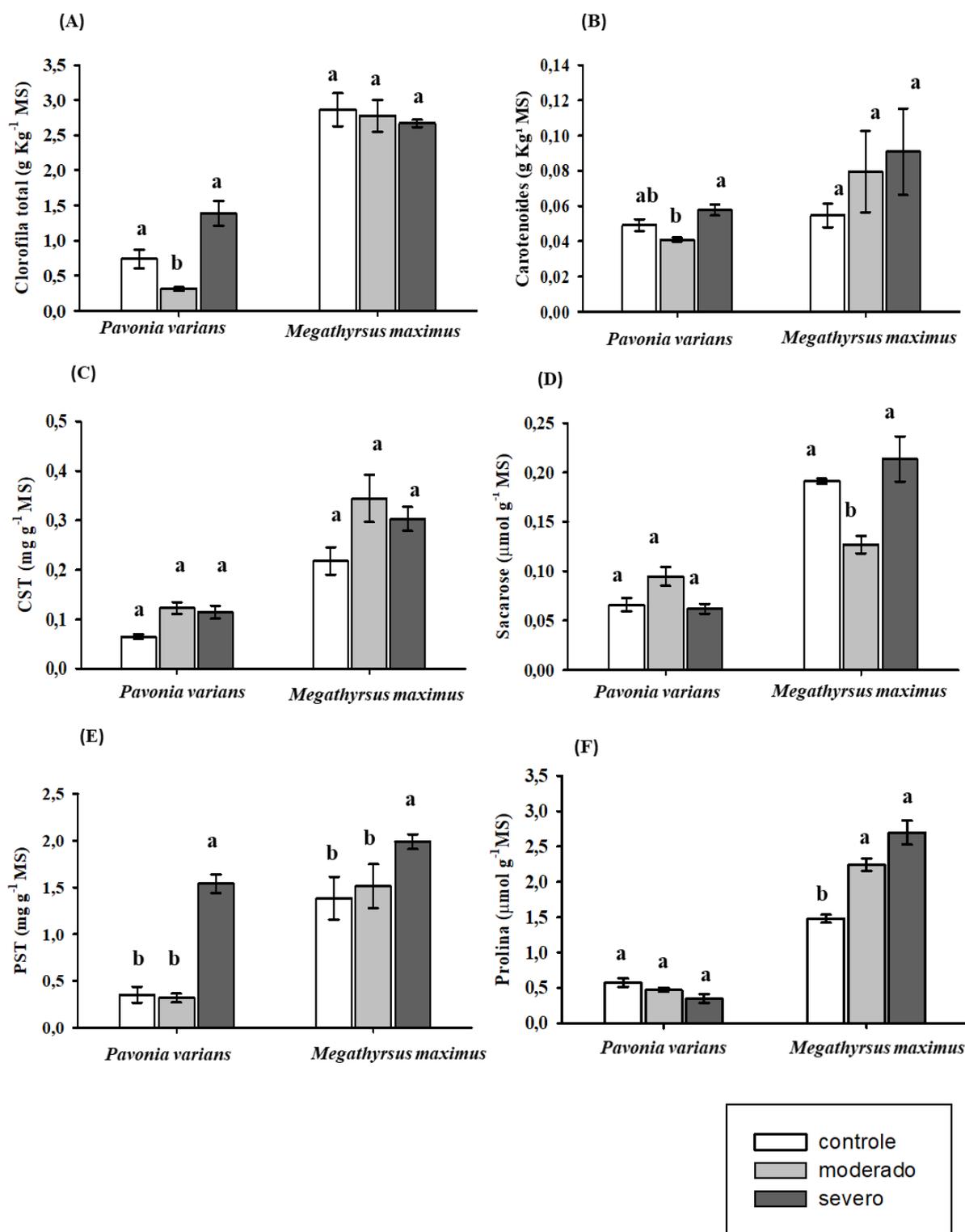


297
298
299 **Figura 3.** Crescimento e desenvolvimento das plantas *Pavonia varians* e *Megathyrsus maximus* aos 35 dias do
300 experimento. Fonte: Costa, Layla (2019).

301
302 **3.2 Avaliações Bioquímicas**

303 Plantas de *P. varians* apresentaram maiores quantidades de pigmentos (clorofila total e
304 carotenoides) no tratamento severo, sem diferir estatisticamente do tratamento controle
305 (Figuras 4A e 4B). Os carboidratos solúveis totais, e dentre eles a sacarose, não apresentaram
306 alterações significativas nos tratamentos avaliados em *P. varians* (Figuras 4C e 4D). No
307 entanto em *M. maximus* a quantidade de sacarose foi menor no tratamento moderado,
308 comparando com os demais tratamentos nessa espécie (Figura 4D). O conteúdo de proteínas
309 em ambas espécies foi maior no tratamento severo (10% da capacidade hídrica do pote)
310 (Figura 4E), e o conteúdo de prolina em *P. varians* não foi alterado em resposta aos

311 tratamentos de disponibilidade hídrica, enquanto que em *M. maximus* os tratamentos
312 moderado e severo teve um incremento desse aminoácido (51,70% e 83,67%,
313 respectivamente) em relação ao controle (Figura 4F). Correlações positivas foram observadas
314 entre os conteúdos de prolina e proteínas em *M. maximus* como mostra a PCA (Figura 6B).
315



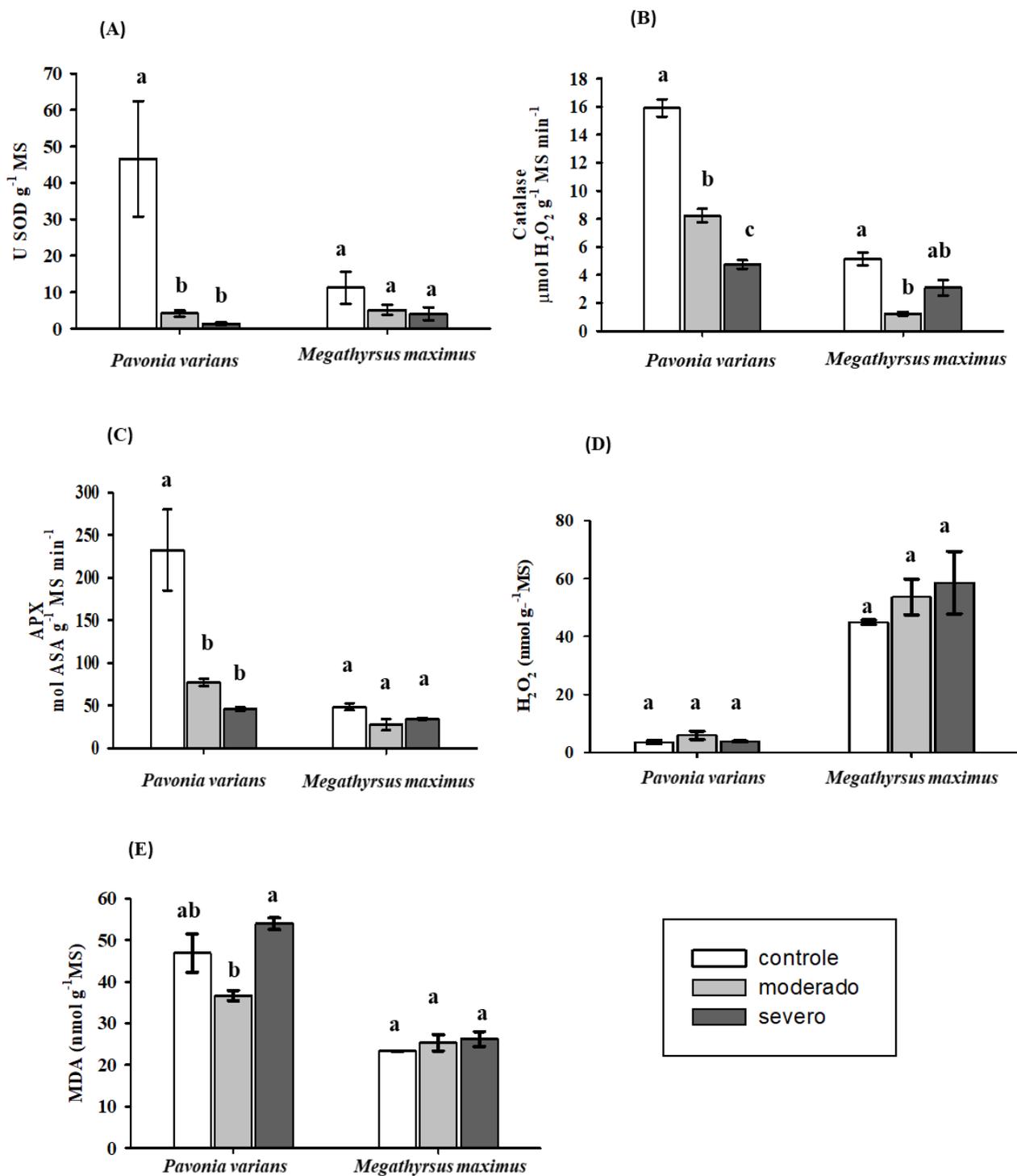
316

317 **Figura 4.** Avaliação bioquímica das espécies de *Pavonia varians* (nativa) e *Megathyrsus maximus* (exótica)
 318 submetidas a diferentes regimes hídricos: severo (10%); moderado (30%) e controle (60%): (A) Clorofila total;
 319 (B) Carotenóide; (C) Carboidratos solúveis totais (CST); (D) Sacarose; (E) Proteínas (PST); (F) Prolina. As
 320 médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.
 321
 322

323 Na espécie nativa *P. varians* a atividade enzimática de SOD, CAT e APX foram
 324 reduzidas com a diminuição da disponibilidade hídrica, quando comparado ao grupo controle

325 (Figuras 5A, 5B e 5C). Em plantas de *M. maximus* não houve alteração no conteúdo das
 326 enzimas SOD e APX, contudo, a atividade da CAT foi reduzida em 75,21 %, no tratamento
 327 moderado quando comparada ao tratamento controle (Figuras 5A, 5B e 5C).

328 A restrição hídrica imposta, não alterou o conteúdo de H₂O₂ e de MDA nas espécies em
 329 estudo quando comparados ao controle (Figuras 5D e 5E).



330

331

332

333 **Figura 5.** Avaliação bioquímica das espécies de *Pavonia varians* e *Megathyrsus maximus* submetidas a
 334 diferentes regimes hídricos (10% - severo; 30% - moderado e 60% - controle): (A) Proteínas solúveis totais
 335 (PST); (B) Superóxido dismutase (SOD); (C) Catalase (CAT); (D) Ascorbato peroxidase (APX); (E) Peróxido de
 336 hidrogênio (H₂O₂) e (F) Malondealdeído (MDA). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de
 337 probabilidade.
 338
 339

340 A análise de componentes principais em *P. varians* (Figura 6A) mostrou que os dois
 341 componentes (Dim 1 e Dim 2) explicam aproximadamente 66% da variação dos dados. De
 342 acordo com os dados observados a distância, os tratamentos apontam contrastes de respostas
 343 entre eles, bem como a relação entre as variáveis respostas. Graficamente no eixo Dim 1 é
 344 possível observar em *P. varians* que há uma relação maior entre as respostas morfológicas e o
 345 tratamento controle (Figura 6A). No eixo Dim 2, é possível observar uma relação maior com
 346 as respostas bioquímicas relacionadas com a produção de açúcares e carotenoides no
 347 tratamento severo (Figura 6A).

348 Em *M. maximus* (Figura 6B) os dois componentes (DIM 1 e 2) explicam 61,1% da
 349 variação total dos dados, onde é possível observar a maior representatividade de respostas no
 350 eixo Dim 1, onde há uma relação positiva entre os tratamentos com menor disponibilidade
 351 hídrica (severo e moderado) e as variáveis respostas bioquímicas, como a produção de
 352 carboidratos e peróxido de hidrogênio, além da relação raiz/parte aérea no tratamento severo,
 353 como as proteínas e prolina no tratamento moderado.
 354

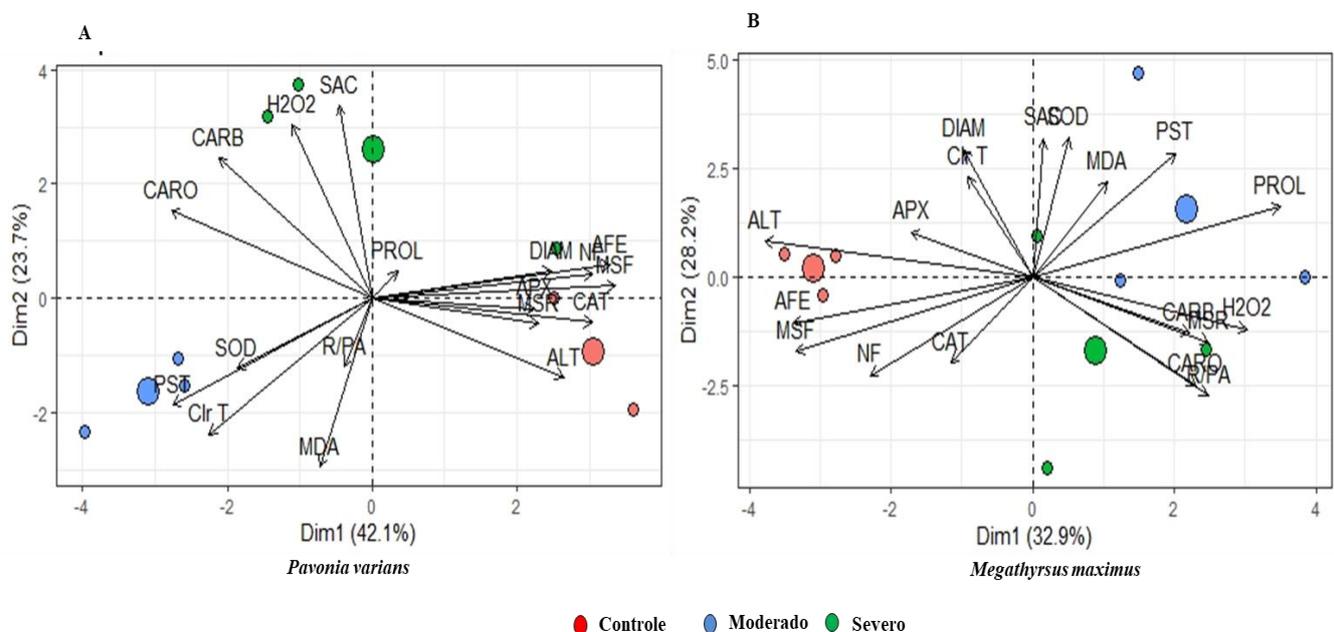


Figura 6. Projeção dos componentes principais de plantas de *Pavonia varians* (A) e *Megathyrsus maximus* (B) sob três regimes hídricos: Controle (60%), Moderado (30%) e Severo (10%). (APX) Ascorbato peroxidase; (CAT) Catalase; (ClrT) Clorofila total; (MDA) Malondialdeído; (MSR) Massa seca da raiz; (MSF) Massa seca da folha; (PST) Proteínas solúveis; (SOD) Superóxido dismutase; (NF) Número de folhas; (DIAM) Diâmetro do caule; (CARO) Carotenoides; (ALT) Altura; (R/PA) Razão raiz/parte aérea; (PROL) Prolina; (H₂O₂) Peróxido de hidrogênio; (SAC) Sacarose; (AFE) Área foliar específica; (CARB) Carboidratos.

363 3.3 Avaliação Anatômica

364

365

366

367

As folhas de *P. varians* possuem mesofilo dorsiventral apresentando células do parênquima paliçádico voltado para a face adaxial e células do parênquima lacunoso na face abaxial (Figuras 7A, 7D e 7G, respectivamente).

368

369

370

371

372

373

Sob déficit hídrico severo e moderado, as folhas de *P. varians* apresentaram células epidérmicas de comprimento menores quando comparado ao controle (3,8, 7,2 e 12,4mm, respectivamente) (Figuras 7A, 7D e 7G respectivamente). A espessura do mesofilo foi reduzida em 12% sob condição mais severa de disponibilidade hídrica em relação ao controle (Figuras 7B e 7H). Não foi observado diferenças morfológicas entre os tratamentos nas células que constitui o mesofilo das folhas de *P. varians* (Figuras 7A, 7D e 7G).

374

375

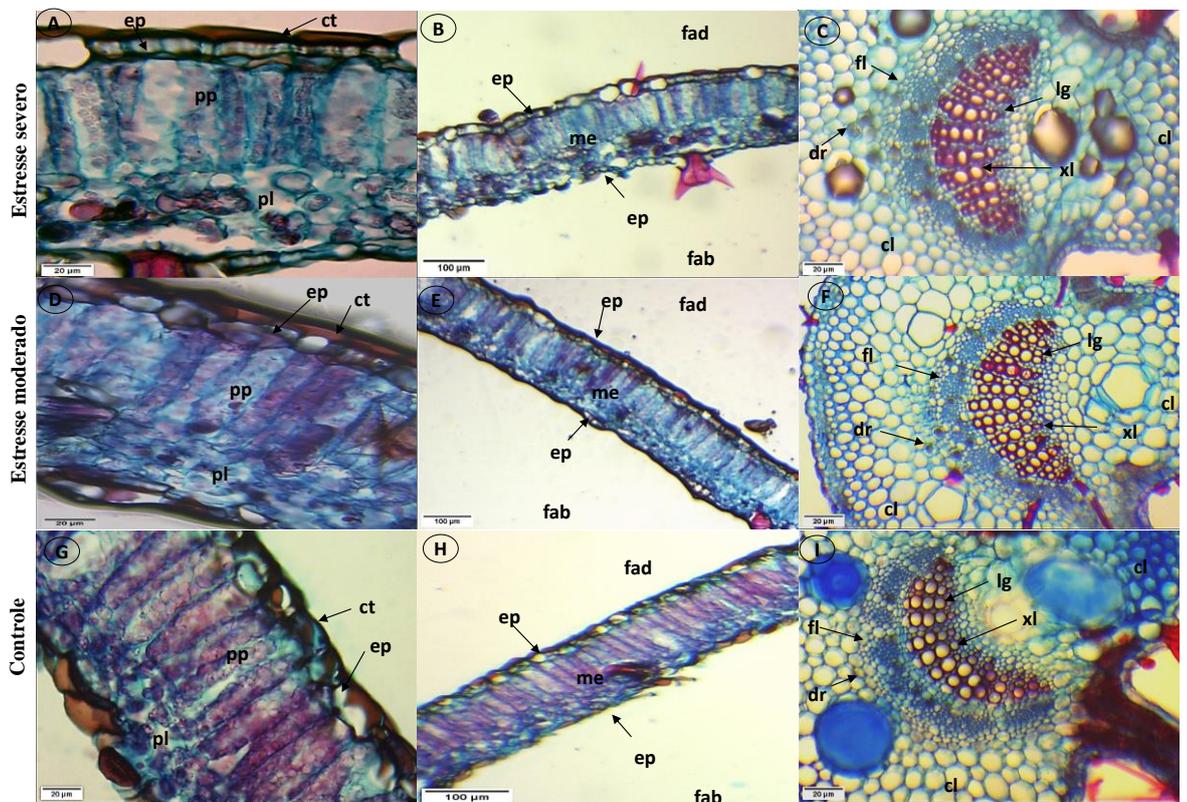
376

377

378

379

As plantas de *P. varians* nos tratamentos de menor disponibilidade de hídrica (10% e 30%) reduziram o diâmetro e o comprimento das células do xilema e apresentaram maior investimento no número de vasos, principalmente no tratamento moderado (30% da disponibilidade hídrica) quando comparado ao grupo controle (60%) (Figuras 7C, 7F e 7I). No tratamento severo foi observado maior investimento de lignina nos vasos do xilema, quando comparado aos demais tratamentos (Figuras 7C, 7F e 7I).



380

381

382

383

384

Figura 7. Secções transversais de folhas de *Pavonia varians*. **A-C.** Tratamento severo (10%); **D-F.** Tratamento moderado (30%); **G-I.** Tratamento controle (60%). Cutícula (ct); Colênquima (cl); Drusas (dr); Epiderme (ep);

385 Floema (fl); Face abaxial (fab); Face adaxial (fad); Mesofilo (me); Parênquima lacunoso (pl); Parênquima
386 paliçádico (pp); Xilema (xi). Barras = 100 e 20 µm.
387

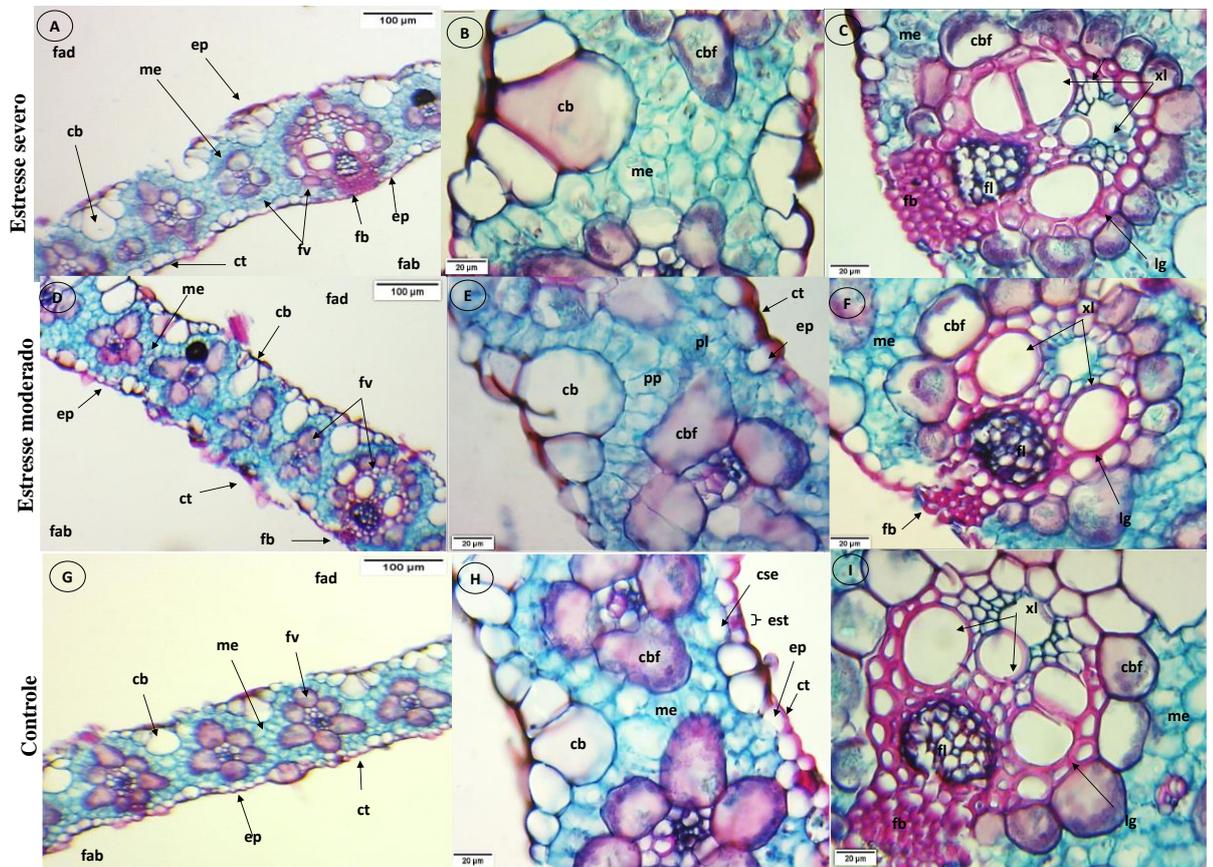
388

389 Em secção transversal de *M. maximus* foi observado em todos os tratamentos (10%,
390 30% e 60% da capacidade hídrica), uma epiderme composta de células elipsoides e cutícula
391 espessa sobre a epiderme uniestratificada (Figuras 8A, 8D e 8G). Na região da epiderme dos
392 tratamentos de maior restrição hídrica, foi observado células na face abaxial mais descontínua
393 e irregular quando comparado ao controle (Figuras 8A, 8D e 8G).

394 Na face adaxial de folhas de *M. maximus* nos tratamentos severo e moderado, foi
395 observado células buliformes mais delgadas e irregulares que o tratamento controle (Figuras
396 8A, 8D e 8G). Estas células buliformes mantiveram-se dispostas em grupos irregulares e
397 definidas entre 3 a 5 células em todos os tratamentos, organizadas em forma de leque com
398 células central maior, encontradas comumente no mesmo nível das demais células
399 epidérmicas, mostrando-se proeminentes (Figuras 8B, 8E e 8H).

400 Em todos os tratamentos observou-se que o mesofilo é composto por um parênquima
401 clorofiliano (Figura 8A, 8D e 8G), apresentando poucos espaços intercelulares, estando
402 localizado ao redor dos feixes vasculares, não havendo diferenciação entre o parênquima
403 paliçádico e o lacunoso, caracterizando um mesofilo do tipo homogêneo. Em ambos os
404 tratamentos foram observados vasos xilemáticos lignificados (Figuras 8C, 8F e 8I).

405 Como na maioria das gramíneas tropicais que realizam fotossíntese pela via C4, a *M.*
406 *maximus* apresentou anatomia Kranz, onde as células do parênquima clorofiliano dispõem-se
407 radialmente em volta dos feixes vasculares (Figuras 8C, 8F e 8I).



408
 409
 410
 411
 412
 413
 414
 415

Figura 8. Secções transversais de folhas de *Megathyrus maximus*. **A-C.** Tratamento severo (10%); **D-F.** Tratamento moderado (30%); **G-I.** Tratamento controle (60%). Células buliformes (cb); Células da bainha do feixe (cbf); Células do mesofilo (cm); Cutícula (ct); Epiderme (ep); Estômatos (est); Fibras esclerenquimáticas (fb); Floema (fl); Feixe vascular (fv); Face adaxial (fad); Face abaxial (fab); Mesofilo da nervura central (mn); Xilema (xl). Barras =100 e 20 µm.

416

DISCUSSÃO

417
 418
 419
 420
 421
 422
 423
 424
 425
 426
 427
 428

Em condições naturais, os estresses abióticos podem causar danos irreversíveis as plantas. Sob estas condições, as plantas tendem a direcionar seus recursos para mecanismos que auxiliem sua sobrevivência através de modificações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares (ÁLVAREZ et al., 2018). No presente estudo, o crescimento das plantas foi afetado, especificamente no que se refere à altura, área foliar específica e massa seca da parte aérea, pois a restrição do crescimento é uma resposta comum ao déficit hídrico (SONI; ABDIN, 2016; NXELE et al., 2017). A redução da AFE observada nas espécies *P. varians* (nativa) e *M. maximus* (exótica), nos tratamentos de restrição hídrica, pode estar associado a uma característica para minimizar a perda excessiva de água, devido a favorecer a uma redução na taxa transpiratória, com o intuito de conservar o suprimento hídrico no sistema, tornando-se mais um mecanismo de tolerância à seca (RAMOS JÚNIOR, 2013). A redução da área foliar também pode influenciar na limitação de biomassa (SILVEIRA et al., 2016;

429 PALHARES-NETO et al., 2019), fato observado no presente estudo com a redução da massa
430 seca da parte aérea de *P. varians* e *M. maximus* no tratamento de menor disponibilidade
431 hídrica (severo). As raízes quando submetidas às condições de déficit hídrico tendem a
432 crescer até alcançar as zonas mais úmidas do solo (PEZZOPANE et al., 2015; ARAÚJO-
433 JÚNIOR et al., 2019). O que explica o investimento em raiz da espécie exótica observado na
434 relação raiz/parte aérea, indicando que esse comportamento foi usado como estratégia desta
435 espécie para tolerar a restrição hídrica imposta, possibilitando explorar de forma mais eficaz a
436 água presente no solo (MARCHIARI et al., 2017). Efeitos semelhantes foram observados no
437 estudo de Viciado et al. (2021) com *M. maximus* em condições tropicais, no qual o
438 investimento em raiz foi influenciado pelas condições de seca.

439

440 A ausência de danos no sistema radicular dessas plantas, associado com a produção e a
441 acumulação de osmorreguladores, como as proteínas, e o aminoácido prolina (Fig. 5E e 5F),
442 foram essenciais para a recuperação dos danos causados pela restrição hídrica, como forma de
443 estabilizar o metabolismo frente ao estresse, provendo uma tolerância a restrição hídrica
444 imposta (XIONG et al., 2002; SHIRANI; PARISA et al, 2021).

445 A restrição hídrica pode interferir em vários processos fisiológicos da planta, dentre
446 eles danos no aparato fotossintético, causado por distúrbios no balanço osmótico, perda de
447 turgescência e consequentemente inibição do crescimento (MARQUES et al., 2011), além de
448 levar a uma produção excessiva ROS (espécies reativas de oxigênio), que na ausência da
449 proteção das enzimas antioxidativas, o metabolismo vegetal pode ser seriamente alterado,
450 resultando em danos oxidativos (PAN et al., 2006). A manutenção no teor de clorofilas totais
451 em *M. maximus* nos tratamentos observados nesse trabalho e *P. varians* no tratamento severo
452 (Figura 4A), pode indicar que essas plantas mantiveram a integridade do aparato
453 fotossintético, promovendo uma resposta de tolerância ao déficit hídrico (O'NEILL et al.,
454 2006).

455 Alterações no sistema redox de células vegetais podem desencadear a produção de
456 compostos como o peróxido de hidrogênio (H₂O₂), que é uma ROS moderadamente reativa,
457 que leva à peroxidação lipídica das membranas celulares (BARBOSA et al., 2014). No
458 entanto, nossos resultados não indicaram que o estresse imposto às plantas de *P. varians* e *M.*
459 *maximus* causou peroxidação lipídica, conforme o conteúdo de MDA obtido nas plantas
460 avaliadas nesse estudo (Figura 5E). As plantas também possuem um sistema de defesa para
461 reduzir o acúmulo de ROS provocado pelo estresse, que compreende os componentes
462 enzimáticos, dentre eles destacam-se a superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase
463 (APX) e catalase (CAT) e os não enzimáticos (carotenoides, ácido ascórbico, compostos

464 fenólicos, flavonóides, glutathionina, dentre outros) (SOUZA et al., 2020; SHIRANI; PARISA
465 et al., 2021).

466 A enzima SOD faz parte da primeira linha de defesa contra as ROS, pois realiza a
467 dismutação dos íons superóxidos, em oxigênio e peróxido de hidrogênio. A CAT e a APX
468 são responsáveis pela neutralização do H₂O₂ em água e oxigênio molecular. A CAT apresenta
469 uma baixa afinidade pelo H₂O₂, necessitando a ligação de duas moléculas de H₂O₂ para que a
470 reação ocorra, dessa forma a CAT é responsável pela remoção do excesso de espécies ativas
471 de oxigênio (EAOs) durante o período de estresse (GRATÃO et al., 2005), além de proteger a
472 SOD da inativação por altos níveis de H₂O₂ (FRIDOVICH, 1995). Já a APX é uma enzima
473 importante na eliminação de baixos níveis de H₂O₂, sendo responsável pela fina regulação da
474 resposta as EAOs (MITTLER, 2002), ou seja, as enzimas CAT e APX atuam de forma
475 coordenada (BARBOSA et al., 2014; AKITHA E GIRIDHAR, 2015).

476 A diminuição das atividades dessas enzimas antioxidantes, observada em *P. varians*
477 nos tratamentos de restrição hídrica (Figuras 5A, 5B e 5C), sugerem que o estresse imposto a
478 essas plantas não induziu o aumento do ânion superóxido (O₂⁻), que é um substrato para a
479 produção de SOD, de acordo com o observado no presente estudo, onde não ocorreu alteração
480 significativa no conteúdo de H₂O₂ nos tratamentos de déficit hídrico em ambas as espécies.
481 Respostas similares foram observadas com a espécie *Myracrodruon urundeuva* Allemão,
482 nativa do bioma Caatinga, submetidas a restrição hídrica (SOUZA et al., 2020). Dessa
483 maneira, estudos afirmam que as atividades dessas enzimas podem variar conforme a atuação
484 de alguns fatores como, severidade do estresse, período de exposição ao tratamento, espécies
485 em estudo, como também a idade das plantas (PAN et al., 2006).

486 A manutenção dos carotenoides na espécie *M. maximus*, e a manutenção sob condição
487 de restrição hídrica severa em *P. varians*, sugerem que os níveis de carotenoides aumentaram
488 proporcionalmente à medida que aumentava a restrição hídrica, indicando que os carotenoides
489 são importantes para essas plantas tolerarem o estresse mais severo, já que em condições
490 ambientais adversas, mudanças no conteúdo desses pigmentos são umas das primeiras
491 respostas das plantas contra oxidação causada pelas ROS (PARK; JUNG 2016; SOUZA et al.,
492 2020). Esse grupo de pigmentos (carotenoide) além de funcionarem como antenas auxiliares,
493 absorvendo luz em regiões do espectro visível, onde a clorofila não absorve eficientemente na
494 fotossíntese, atuam também como fotoprotetores do sistema fotossintético (SUN et al. 2018;
495 COLLINI et al., 2019). O mecanismo de fotoproteção envolve a supressão dos estados tripleto
496 da clorofila, evitando a formação de oxigênio singleto (¹ O₂) via transferência de energia
497 tripleto da clorofila para o carotenoide, se houver formação de oxigênio singleto por outros

498 processos, o mesmo pode ser diretamente suprimido pelo carotenoide (RAHNESHAN et al.,
499 2018; COLLINI, E. 2019; GHASSEMI et al., 2019;).

500 A análise de componentes principais (Figura 6) demonstrou de maneira mais evidente
501 as diferenças e semelhanças entre as respostas das plantas submetidas a diferentes regimes
502 hídricos. A evidência que a restrição hídrica afetou o metabolismo da espécie *P. varians* está
503 no eixo 2 (Figura 6A), sugerindo respostas moduladas diferentes no tratamento severo,
504 havendo uma correlação com a manutenção de açúcares e carotenoides, mostrando como
505 estratégia dessa espécie manter esses compostos para tolerância à seca. Em *M. maximus* a
506 evidência que a restrição hídrica afetou o metabolismo está no eixo 1 (Figura 6B), sugerindo
507 em resposta ao estresse severo, que as plantas de *M. maximus* investiram na produção de
508 sacarose e proteínas solúveis totais. No entanto, nos tratamentos moderado e severo observou
509 o incremento na concentração de prolina na mesma espécie, ou seja, investiram na produção
510 de compostos osmorreguladores para minimizar o efeito da restrição hídrica.

511 Quanto à avaliação anatômica de *P. varians*, as alterações morfológicas observadas
512 nas células epidérmicas sob menor disponibilidade hídrica, bem como a redução do mesofilo
513 (Figuras 7A, 7B, 7D e 7E), estão relacionadas possivelmente a redução do teor de água no
514 interior da célula, quando comparado ao tratamento controle. O mesmo foi observado no
515 estudo de Palhares-Neto et al., (2020), que segundo eles a redução da disponibilidade hídrica
516 modifica a morfologia das células, levando a possível degradação da parede celular.

517 A cutícula espessa encontrada em *M. maximus* (Figuras 8A, 8B e 8G), podem
518 aumentar a compactação do tecido de revestimento, onde essa estratégia ajuda a promover
519 maior adaptação dessas plantas em condições de déficit hídrico (JÚNIOR et al., 2017). As
520 células buliformes mais delgadas e irregulares observadas nos tratamentos de restrição hídrica
521 em *M. maximus* (Figuras 8B e 8E), indicam possivelmente o efeito da pouca disponibilidade
522 hídrica nesses tratamentos. Essas células, também conhecidas como células motoras, são
523 responsáveis pelo enrolamento e/ou dobramento das folhas em condições ambientais adversas
524 (NICOLAU, et al., 2010; JÚNIOR, et al., 2017). Outro mecanismo relacionado à
525 sobrevivência de espécies de plantas em ambientes secos é o aumento no investimento no
526 número de feixes vasculares (AOUD-OUAD et al., 2017; TORRES-RUEZ et al., 2017), o que
527 também foi observado neste estudo em plantas de *P. varians* nos tratamentos severo e
528 moderado (Figuras 7C e 7F). A condutividade hidráulica pode aumentar quando a diminuição
529 do diâmetro dos vasos é compensada pelo aumento da frequência dos vasos (MC CULLOH E
530 SPERRY, 2005). O aumento das células lignificadas do xilema observado nos tratamentos

531 severo e moderado em *P. varians* (Figuras 7C e 7F) pode estar relacionado a proteção das
532 células diante da desidratação, evitando que essas entre em colapso (PALHARES-NETO et
533 al., 2020).

534 Apesar de impostas a restrição hídrica em níveis severo e moderado, foi possível
535 observar que as plantas de *M. maximus* sob esses tratamentos, conservaram seus feixes
536 vasculares (Figuras 8C e 8F) indicando que mesmo sob condições severas de seca, essas
537 plantas possuem essa capacidade de manutenção de vasos condutores, e isso se deve a alguns
538 fatores, como a presença de lignina observada nas células do xilema. Segundo Bezerra et al.,
539 (2020) o déficit hídrico, é um fator que tem relação direta com a deposição de lignina, pois as
540 enzimas relacionadas à lignificação, podem atuar isoladamente ou em combinação induzindo
541 os mecanismos de tolerância ao estresse, onde atua proporcionando maior rigidez estrutural,
542 durabilidade dos tecidos, como também no transporte de águas nos vasos do xilema.

543

544

545 **CONCLUSÕES**

546 No geral, os resultados indicam que *P. varians* (nativa) como *M. maximus* (exótica)
547 apresentaram respostas morfológicas e bioquímicas ao déficit hídrico. A espécie exótica
548 apresentou adaptação ao déficit hídrico e pode representar uma ameaça às espécies nativas por
549 competir por água, nutrientes e área de superfície em um ambiente escasso como a Caatinga.
550 Adicionalmente, as espécies *P. varians* como *M. maximus* submetidas à restrição hídrica
551 utilizaram estratégias morfofisiológicas, como a redução da área foliar e do diâmetro dos
552 vasos do xilema. Além disso, a *M. maximus* também investiu na produção de compostos
553 osmorreguladores para conservar o abastecimento de água em condições de restrição hídrica.

554

555 **AGRADECIMENTOS**

556 O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de
557 Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), e ao projeto de pesquisa NEXUS, pela área
558 concedida para a realização da coleta das espécies.

559

560 **REFERÊNCIAS**

561

562 Akitha Devi, M. K.; Giridhar P. Variations in physiological response, lipid peroxidation,
563 antioxidant enzyme activities, proline and isoflavones content in soybean varieties subjected
564 to drought stress. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85, 35-44, 2015.
565

566 Araújo Júnior, G. N., Torres, F. G., Silva, M. J. da., Jardim, A. M. F. da R., Simões, V. J.
567 L.P., Izidro, J. L. P. S., Leite, M L.de M. V., Teixeira, V. I., Silva, T.G.F. da, 2019. Estresse
568 hídrico em plantas forrageiras: Uma revisão. *Pubvet*, v. 13, n. 1, p. 1-10.
569

570 Aou-ouad, H. El., López, R., Venturas, M., Martorell, S., Medrano, H., & Gulías, J., 2017.
571 Low resistance to cavitation and xylem anatomy partly explain the decrease in the endemic
572 *Rhamnus ludovici-salvatoris*. *Flora*, 229, 1–8.
573

574 Álvarez, S., Rodríguez, P., Broetto, F., & Sánchez-Blanco, M. J., 2018. Long term responses
575 and adaptive strategies of *Pistacia lentiscus* under moderate and severe deficit irrigation and
576 salinity: Osmotic and elastic adjustment, growth, ion uptake and photosynthetic activity.
577 *Agricultural Water Management*, 202, 253–262.
578

579 Azevedo, R. A., Alas, R. M., Smith, R. J., & Lea, P. J., 1998. Response of antioxidant
580 enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves
581 and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. *Physiologia Plantarum*,
582 104(2), 280–292.
583

584 Barbosa M.R., Silva, M.M.A., Willadino. L., Ulisses. C., Camara. T.R. (2014). Geração e
585 desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. enzimática de espécies
586 reativas de oxigênio em plantas. *Ciênc Rural* 44:453–460
587

588 Bates L. S., Waldren, R.P., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-
589 stress studies. *Plant Soil*, Dordrecht, v. 39, p. 205-207.
590

591 Bezerra Neto, E., Barreto, L.B. 2011. Análises químicas e bioquímicas em plantas. Editora
592 Universitária da UFRPE, 267p.
593

594 Bezerra, J.D.C., França, S.A., Nascimento Júnior, J.R.S.do, Castro, F.M.de, Silva, N. V. da,
595 Barbosa S.N, 2020. Biossíntese de lignina em plantas submetidas ao déficit hídrico. v.14, n.9,
596 a653, p.1-14, Set.DOI: 10.31533/pubvet. v14n9a653.1-14
597

598 Bradford, M. M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram
599 quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*,
600 New York, v. 72, p. 248-254.
601

602 Barros, V., Melo, A., Santos, M., Nogueira, L., Frosi, G., & Santos, M. G. 2020. Different
603 resource-use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical
604 forest under drought stress and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 147, 181–190.
605

606 Barros, I. O; Soares, A. A., 2013. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame
607 da caatinga brasileira. *Revista Ciência Agronômica*, v. 44, n. 1, p. 192-198.
608

609 Carlquist, S., 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and
610 functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society*. 134, 301-332.
611

612 Carlquist, S., 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
613

614 Collini, E., 2019. Carotenoids in Photosynthesis: The Revenge of the “Accessory”
615 Pigments. CHEMPR, 5(3), 494–495.
616

617 Fahmy, G. M., 1997. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-
618 succulent desert plants from Egypt. Journal of Arid Environments, v. 36, n. 8, p. 499-525.
619

620 Fahn, A., Cutler, D. F. Xerophytes. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992.
621 Fernandes, M. F., Queiroz, L. P. Vegetação e flora da Caatinga. Ciência e Cultura · October,
622 2018. DOI: 10.21800/2317-66602018000400014
623

624 Ferreira, D. F., 2014. SISVAR – Sistema de análise de variância. Versão 5.6, Lavras, Minas
625 Gerais, UFLA.
626

627 Fridovich, I., 1995. Superoxide radical and superoxide dismutases. Annual Review of
628 Biochemistry, Palo Alto, v. 27, p. 97-112.
629

630 Funk, J. L., 2008. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low
631 resource environment. Journal of Ecology, v. 96, n. 6, p. 1162–1173.
632

633 Ghassemi, S.; Ghassemi-Golezani, K.; Salmasi, S. Z., 2019. Scientia Horticulturae Changes in
634 antioxidant enzymes activities and physiological traits of ajowan in response to water stress
635 and hormonal application. Scientia Horticulturae, 246, November, 957–964.
636

637 Gratão, P.L., Polle, A., Lea, P.J., Azevedo, R.A., 2005. Making the life of heavy
638 metalstressed plants a little easier. Functional Plant Biology, Victoria, v. 32, p.481-494.
639

640 IUCN, 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive
641 species. Gland, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 25 p.
642

643 Johansen, D.A., 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, Inc: London;
644 530p.
645

646 Júnior, N.G.R., da Silva, I.V., Araújo C. F., de, Souza, O. de Gervazio, W., 2017. Anatomia e
647 morfometria de raízes e folhas de Urochloa brizantha cv. Marandu em diferentes estádios de
648 acometimento da síndrome da morte das pastagens. Iheringia, Série Botânica, Porto Alegre,
649 72(1):127-132, 30 de abril.
650

651 Heath, R.L., Packer, L., 1968. Photoperoxidation in isolatedchloroplast.
652 Kineticsandstoichiometryoffattyacidperoxidation. – Arch. Biochem. Biophys. 125, 189-198.
653

654 Havir, E. A., Mchale, N. A., 1987. Biochemical and developmental characterization of
655 multiple forms of catalase in tobacco leaves. Plant Physiology, v. 84, n. 2, p. 450-455.
656

657 Kuromori, T., Seo, M., Shinozaki, K, 2018. ABA Transport and Plant Water Stress
658 Responses. Trends in Plant Science, June, Vol. 23, No. 6.
659

660 Kraus, J. E., Arduin, M., 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Rio de
661 Janeiro:EDUR,198 p.
662

663 Loreto, F., Velikova, V., 2001. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic
664 apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of
665 cellular membranes. Plant Physiol. 127, 1781-1787.

666
667 Lucena, R. R. M. de., Batista, T. M. de V., Dombroski, J. L.D., Lopes, W. de A. R.,
668 Rodrigues, G. S. de O., 2011. Medição de área foliar de aceroleira. revista caatinga, mossoró,
669 v. 24, n. 2, p. 40-45, abr.-jun.
670
671 Marques, P.A.A., Bortolo, D.P.G., Santos, A.C.P., 2011. Produtividade de inflorescências de
672 calêndula sob irrigação suplementar na região do oeste paulista. Irriga, Botucatu, v.16, p.153-
673 162.
674
675 Marchiari, P. E. R., Machado, E. C., Sales, C. R. G., Espenoza-Núñez, E., Magalhães Filho, J.
676 R., Souza, G. M., Ribeiro, R. V. Physiological plasticity is important for maintaining
677 sugarcane growth under water déficit. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2017.
678 Doi:10,3399/fpLs,2017.02148.
679
680 Mcculloh, K. A., Sperry, J. S., 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications
681 for transport efficiency. *Tree Physiology*, 25, 257–267.
682
683 Mittler, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress. tolerance. *Trends in Plant in*
684 *Science*, v.9, p.405-410.
685
686 Nakano, Y.; Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific
687 peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and cell physiology*, v. 22, n. 5, p. 867-880.
688
689 Nicolau, B. A. P., Alvarenga, T. M., Silva, F. F. e., Júnior, F. J. S., 2010. Morfoanatomia
690 foliar de *Brachiaria decumbens* Stapf, coletada na zona rural de Lavras, estado de Minas
691 Gerais, Brasil. *Revista Científica UDO Agrícola* 10(1): 1-6.
692
693 Oliveira, M.T., 2014. Stress tolerance and ecophysiological ability of an invader and a native
694 species in a seasonally dry tropical forest. *PLoS One* 9.
695
696 Oliveira, M.T., 2017. Seasonal variability in physiological and anatomical traits contributes to
697 invasion success of *Prosopis juliflora* in tropical dry forest. *Tree Physiol.* 326–337.
698
699 O’neill, P.M., Shanahan, J.F., 2006. Schepers, J.S. Use of chlorophyll fluorescence
700 assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. *Crop Science*,
701 *Madison*, v. 46, n. 2, p. 681-687.
702
703 Palhares Neto, L., de Souza, LM, de Moraes, MB., Arruda, E., Figueiredo, R. C. B. Q. de,
704 Albuquerque, C. C. de, Ulisses, C., 2020. Morphophysiological and Biochemical Responses
705 of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to Water Deficit. *Journal of Plant Growth Regulation*,
706 39(1), 26–40.
707
708 Park, J.H., Jung, S., 2016. Perturbations of carotenoid and tetrapyrrole biosynthetic pathways
709 result in differential alterations in chloroplast function and plastid signaling. - *Biochem.*
710 *biophys. Res. Commun.* 482: 1-6.
711
712 Pan, Y., Wu, L. J., Yu, Z. L., 2006. Effect of salt and drought stress on antioxidante enzymes
713 activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza usalensis* fisch). *Plant Growth*
714 *Regulations*, V.49, p157-165.
715

716 Pezzopane, C.de G., Santos, P. M., Cruz, P. G. da., Altoé, J., Ribeiro, F. A., Valle, C. B. do,
717 2015. Estresse por deficiência hídrica em genótipos de *Brachiaria brizantha*. *Ciência Rural*. v.
718 45, n. 5, p. 871-876.
719

720 Pintó-Marijuan, M., Munné-Bosch, S., 2013. Ecophysiology of invasive plants: osmotic
721 adjustment and antioxidants. *Trends in plant science* 18, 660-666.
722

723 Qi, J., 2018. Reactive oxygen species signaling and stomatal movement in plant responses to
724 drought stress and pathogen attack. 60(9).
725

726 Rahnesan, Z., Nasibi, F., Moghadam, A. A., 2018. Effects of salinity stress on some growth,
727 physiological, biochemical parameters and nutrients in two pistachio (*Pistacia vera* L.)
728 rootstocks. 9145.
729

730 Ramos Junior, E., Machado, R., Olibone, D., Castoldi, G., Ramos, B., 2013. Crescimento de
731 plantas de cobertura sob déficit hídrico. *Semina: Ciências Agrárias*. 34. 47-56.
732

733 Rotondi, A., Rossi, F., Asunis, C., Cesaraccio, C., 2003. Leaf xeromorphic adaptations of
734 some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean*
735 *Ecology*. 4. 25-35.
736

737 Razgour, O., Taggart, J., Manel, S., Juste, J., Ibáñez, C., Rebelo, H., Alberdi, A., Jones, G.,
738 Park, K., 2017. An integrated framework to identify wildlife populations under threat from
739 climate change. *Molecular Ecology Resources*.
740

741 Saffell, B. J., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Shaw, D. C., Voelker, S. L., Lachenbruch, B.,
742 Falk, K., 2014. Seasonal carbohydrate dynamics and growth in Douglas-fir trees experiencing
743 chronic, fungal-mediated reduction in functional leaf area. *Tree Physiology*. 34(3): 218-228.
744

745 Sass, J.E. 1951. *Botanical microtechnique*. Ames: The Iowa State College Press, 2. ed, 1951.
746

747 Stencel, M., Bertin, R. L., Leal, T. S., Moraes, C. P. de, 2016. Plasticidade Fenotípico-
748 Vegetativa de *Oeceoclades maculata* (LINDL.) LINDL. (Orchidacea) Em Dois Ambientes de
749 Floresta. *Revista em o e Meio Ambiente*, v. 9, n. 3, p. 635–655.
750

751 Santos, M., Oliveira, M., Figueiredo, K., Falcão, H., Arruda, E., Almeida-Cortez, J., Sampaio,
752 E.V.S.B., Ometto, J., Menezes, R., Oliveira, A., Pompelli, M., Antonino, A.C.D., 2014.
753 Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor. Exp. Plant*
754 *Physiol*. 26. 83-99.
755

756 Santelia, D., Lawson, T., 2016. Rethinking guard cell metabolism. *Plant Physiol* 172:371–
757 1392.
758

759 Silva, J. M. C., Leal, I. R., Tabarelli, M., 2017. Caatinga. The largest tropical dry forest region
760 in South America. *Cahm: Springer International Publishing*.
761

762 Silva, A. C., Souza, A. F., 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the
763 Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS ONE*
764 13(4): e0196130.
765

766 Silveira, P. S. da, Custódio, J. P. C., Silva, F. da C. M., Nascente, A. C. de S., Monteiro, C. L.,
767 & Matos, F. S., 2016. A ação dos brassinosteróides no crescimento de mudas de pinhão
768 manso sob déficit hídrico. *Agri-Environmental Sciences*, 2(1), 52-61.
769

770 Soni, P.; Abdin, M. Z. Water deficit-induced oxidative stress affects artemisinin content and
771 expression of proline metabolic genes in *Artemisia annua* L. 7, 367–381, 2017.
772 <https://doi.org/10.1002/2211-5463.12184>
773

774 Souza, L., Barbosa, M.R., Morais, M., Neto, L., Ulisses, C., Camara, T.R., 2020. Biochemical
775 and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit.
776 *Biologia Plantarum*.
777

778 Souza, C., Oliveira, F., Silva, I., Neto, M., 2000. Avaliação de métodos de determinação de
779 água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo.
780 *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*.
781

782 Sun, T., Yuan, H., Cao, H., Yazdani, M., Tadmor, Y., Li, L., 2017. Carotenoid Metabolism in
783 Plants: The Role of Plastids. *Molecular Plant*.
784

785 Schneider, J. R., Caverzan, A., Chavarria, G., 2018. Water deficit stress, ROS involvement,
786 and plant performance. *Archives of Agronomy and Soil Science*.
787

788 Shirani, S.; Parisa, B., 2021. Strigolactone and Methyl Jasmonate - Induced Antioxidant
789 Defense and the Composition Alterations of Different Active Compounds in *Dracocephalum*
790 *kotschy* Boiss Under Drought Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40(2), 878–889.
791

792 Torres-Ruiz, J. M., Cochard, H., Fonseca, E., Badel, E., Gazarini, L. Vaz, M., 2017.
793 Differences in functional and xylem anatomical features allow *Cistus* species to co-occur and
794 cope differently with drought in the Mediterranean region. *Tree physiology*. 37. 1-12.
795

796 Theoharides, K.A., Dukes, J.S., 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting
797 nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol* 176: 256–7.
798

799 Xiong, L., Scumaker K. S., Zhu J. K., 2002. Cell signaling during cold, drought and stress.
800 *The Plant Cell*, 14: 165-183.
801

802 Yemm, E. W., Willis, A. J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extract by anthrone.
803 *Biochem. J.* 57, 508-514, 1954.
804

805