



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

JAKELLINE SANTOS ALVES

**INFLUÊNCIA DOS CICLOS DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO
BIOQUÍMICO FOLIAR DE *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae)**

Recife

2022

JAKELINE SANTOS ALVES

**INFLUÊNCIA DOS CICLOS DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO
BIOQUÍMICO FOLIAR DE *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae)**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado a Coordenação do Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Flavia Carolina Lins da Silva

Supervisor: Prof. Dr. Marciel Teixeira de Oliveira

Prof^a Dr^a Emilia Cristina Pereira de Arruda

Recife
2022

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)

A474i

Alves, Jakelline Santos Alves

INFLUÊNCIA DOS CICLOS DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO BIOQUÍMICO FOLIAR DE
Cenostigma pyramidale (Fabaceae) / Jakelline Santos Alves Alves. - 2022.
57 f. : il.

Orientadora: Flavia Carolina Lins da .
Coorientadora: Emilia Cristina Pereira de .
Inclui referências.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Bacharelado em
Ciências Biológicas, Recife, 2022.

1. déficit hídrico. 2. plasticidade fenotípica. 3. endurecimento. 4. floresta tropical . 5. sazonalmente seca. I. , Flavia
Carolina Lins da, orient. II. , Emilia Cristina Pereira de, coorient. III. Título

CDD 574

JAKELINE SANTOS ALVES

**INFLUÊNCIA DO CICLO DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO
FOLIAR DE *Cenostigma pyramidale***

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado a Coordenação do Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Data de Aprovação: 04/10/2022

Nota: _____

BANCA EXAMINADORA:

Profª Drª. Flavia Carolina Lins Da Silva (Orientadora)

Departamento de Botânica- UFRPE

(MSc. Larisse Bianca Soares Pereira Nunes)

Departamento de Botânica- UFRPE

(MSc. Adglecianne de Sousa Melo)

Programa de Pós graduação em Biologia Vegetal da UFPE

(Prof. Dr. Marcus Vinicius Loss Sperandio) (Suplente)

Departamento de Botânica- UFRPE

RECIFE

2022

AGRADECIMENTOS

Devo um agradecimento especial ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas tantas oportunidades e experiências que foram concedidas a mim nesses últimos anos.

Ao professor Maciel, por ter me dado a oportunidade de ter a experiência de trabalhar com ele, pelos ensinamentos, paciência, e por todo o apoio durante a execução do projeto. As professoras, Emília e Flávia que chegaram pouco depois, mas mesmo assim deram todo o apoio que se pode dar, sempre estiveram no meu pé ajudando com tudo o que podiam, e em alguns momentos com o que nem tinham como ajudar, obrigada por terem me permitido essa experiência!

Agradeço a Diane, que desde a primeira vez que trocamos algumas palavras sabia que ia ser meu anjo da guarda, naquele momento de minha vida. Foi maravilhoso ter, nem que por pouco tempo, por perto. Por mais que tenha sido puxado em alguns momentos não foi nem um pouco cansativo, pelo contrário, todas as risadas, playlists e momentos na balança analítica ela me proporcionou. Sempre fez tudo parecer a melhor atividade possível, por ser essa pessoa incrível e iluminada para tanta gente, obrigada por ter compartilhado um pouco de sua luz comigo!

Obrigado a todos do Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV) – UFPE que tornaram minha passagem por lá a mais incrível e acolhedora possível, a Mariana, que estava sempre disponível independentemente de qual fosse o assunto, Gleyce, que me guiou pelo caminho da anatomia e sempre muito prestativa, Vanessa, Eugenio, Nany que me fizeram sentir que estava no lugar certo. Desejo todo sucesso do mundo a todos vocês!

E claro que não poderia faltar Wanessa, a quem devo todo o percurso do projeto, do início ao fim e além, a minha companheira, colega de laboratório, mentora, psicóloga, professora, e sobretudo amiga, claro que sem Wanessa eu não teria chegado nem na metade, por toda a força que ela me deu, por toda a paciência durante os percursos mais difíceis da novela que foi minha vida no último ano, e mesmo quando eu já tinha desistido ela me empurrou, quando estava mais difícil, ela resolveu, e quando não tinha mais saída, ela cavou um túnel. Seria pouco dizer que ela me tirou de vários buracos durante os meses do desenvolvimento, se eu devo a alguém ter conseguido passar por tudo, essa pessoa é ela. Nunca vou ter como te recompensar o que você fez, espero também que você nunca precise como eu precisei, mas muito obrigada. Você me ajudou a realizar meu sonho!

A Thomas, meu namorado e companheiro, que me aguentou nos meus piores momentos, onde só queria sentar no chão e chorar, fez meus almoços, aguentou minhas crises e me motivou quando não tinha ninguém por perto, me fez me ver através de seus olhos e me tirou dos momentos ruins quando não tinha mais solução.

Obrigada a algumas das pessoas que tiveram participação secundárias, mas não menos especiais, que já não estão na minha vida, que mesmo que não estejam mais por perto ainda assim não teria conseguido sem elas. A minha gata Aurora, que ficou comigo em cada parágrafo, pelo carinho e amor

que tenho certeza nunca vou receber da mesma forma e por ser minha fonte vital principal. A Joelma, que me deu as minhas primeiras mudas de plantas e me fez, de certa forma, querer o que quero hoje, obrigada por me ensinar os meus primeiros passos na biologia. A minha família e minhas amigas Marília e Paula, que são meus fãs, sempre perguntando, torcendo, rezando e ajudando da forma que podem, a Madrinha Tereza por ter conseguido a casa de estudantes para mim, sem ela eu nem teria como ter tentado, ao meu Padrinho Adelmo que mesmo de longe foi um de meus maiores apoiadores, a todos meus tios que tiveram na minha torcida particular desde cedo.

Principalmente a cada cafezinho da tarde, segundos e terceiros, de manhã ou a noite que tive que tomar, preparados por minha mãe, Roseli, por ser a primeira pessoa na vida que acreditou em mim. Pelos almoços, planos e promessas, pela certeza que não importa onde eu esteja ou o que queira de minha vida, ela sempre vai estar por perto, de corpo ou de alma, esse trabalho é dela, e ela merece mais do que eu, obrigada mãe, por ser minha companheira e apoiadora número um. Esse trabalho é mais seu do que meu!

RESUMO

A espécie *Cenostigma pyramidale* é especialmente importante no aspecto ecológico e pouco explorada no âmbito econômico e ambiental, tendo em vista seu grande potencial, além ser utilizada com fins madeireiros e medicinais é uma espécie pioneira com alto potencial para recuperação de áreas degradadas. Esse trabalho tem como objetivo avaliar as respostas fisiológicas e anatômicas da folha de uma dessas espécies, *Cenostigma pyramidale* sob ciclos de rega e submetidas ao déficit hídrico. As plantas foram submetidas a quatro grupos de experimento, durante o tempo de crescimento, contabilizando dez indivíduos por tratamento: Controle - rega diária; RD - rega diária; R7 - rega 1x em 7 dias; R14 - rega 1x em 14 dias. Após cinco meses de crescimento em casa de vegetação, os indivíduos foram submetidos a um período de déficit hídrico, onde houve suspensão completa de água, e posteriormente passaram pela recuperação, das quais foram coletados cinco indivíduos de cada tratamento ao final de cada período para, análises bioquímicas e anatomia foliar. Para determinar os períodos foram feitas análise de conteúdo relativo de água nas folhas (CRA) e umidade do solo. Foi observado que as plantas de tratamentos mais severos se demonstraram mais resistentes, de forma geral, ao máximo estresse, anatomicamente e bioquimicamente, investindo em adaptações como taninos, cristais e câmaras estomáticas, ainda apresentando expressivas taxas fotossintéticas, indicando que o pré contato com pequenos intervalos de falta de água afeta a respostas do armazenamento da folha durante uma falta de água prolongada. O uso mais eficiente dos recursos foi visto no tratamento que foi submetido a rega a cada quatorze dias (R14), esse apresentou alta taxa de aminoácidos livres totais, proteínas, maior taxa de pigmentos fotossintéticos, presença de um parênquima paliçádico abundante, enquanto mostrou tendência a diminuição do volume do mesofilo, entre outras adaptações. Dessa forma, com este trabalho foi possível concluir que o contato prévio com falta de água afeta positivamente a espécie *Cenostigma pyramidale* gera respostas mais eficientes e proporciona mudanças anatômicas e bioquímicas importantes em suas folhas.

Palavras-chave: déficit hídrico; plasticidade fenotípica; endurecimento; floresta tropical sazonalmente seca.

ABSTRACT

The species *Cenostigma pyramidale* is especially important in the ecological aspect and little explored in the economic and environmental sphere, in view of its great potential, besides being used for timber and medicinal purposes is a pioneer species with high potential for the recovery of degraded areas. This work aims to evaluate the physiological and anatomical responses of the leaves of one of these species, *Cenostigma pyramidale* under irrigation cycles and submitted to water deficit. The plants were submitted to four experimental groups, during the growing period, counting ten individuals per treatment: Control - daily watering; RD - daily watering; R7 - watering 1x in 7 days; R14 - watering 1x in 14 days. After five months of growth in the greenhouse, the individuals were submitted to a period of water deficit, where there was complete suspension of water, and then underwent recovery, from which five individuals from each treatment were collected at the end of each period for biochemical analysis and leaf anatomy. To determine the periods, analysis of relative leaf water content (RWC) and soil moisture was performed. It was observed that plants from more severe treatments proved to be more resistant, in general, to maximum stress, anatomically and biochemically, investing in adaptations such as tannins, crystals and stomatal chambers, still showing expressive photosynthetic rates, indicating that pre-contact with short intervals of water shortage affects leaf storage responses during a prolonged water shortage. The most efficient use of resources was seen in the treatment that was subjected to irrigation every fourteen days (R14), which showed a high rate of total free amino acids, proteins, higher rate of photosynthetic pigments, presence of an abundant palisade parenchyma, while showing a tendency to decrease the volume of the mesophyll, among other adaptations. Thus, with this work it was possible to conclude that previous contact with lack of water positively affects the species *Cenostigma pyramidale*, generating more efficient responses and providing important anatomical and biochemical changes in its leaves.

Keywords: water deficit; phenotypic elasticity; hardening; seasonally dry tropical forest; tannins.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1 – INFLUÊNCIA DO CICLO DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO FOLIAR DE *Cenostigma pyramidale*

- Figura 1 Conteúdo relativo de água das folhas (CRA) (A e B) e umidade do solo (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 5 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 45
- Figura 2 Aminoácidos livres totais (ALT) (A e B), proteínas solúveis totais (PST) (C e D), prolina e carboidratos solúveis totais (CST) (G e H) em plantas jovens *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 5 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 46
- Figura 3 Quantificação de pigmentos fotossintéticos; clorofila a (CHLa) (A e B), clorofila b (CHLb) (C e D) e carotenoides (CAR) (E e F) em plantas jovens *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 5 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 47
- Figura 4 Densidade (A e B) e índice (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 48
- Figura 5 . Espessuras das cutículas foliares + parede periclinal, adaxiais (A e B) e abaxiais (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 49
- Figura 6 Espessuras das epidermes foliares, adaxiais (A e B) e abaxiais (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 50
- Figura 7 Espessuras dos parênquimas paliçádico (A e B) e lacunoso (C e S), e espessura mesófila (E e F) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls. 51

Figura 8	Mesofilo heterogêneo dorsiventral de <i>Cenostigma pyramidale</i> . Estômato com cripta supraestomática (seta), com tricoma tector multicelular representado lateralmente. Ad.: Epiderme adaxial; Ab.: Epiderme abaxial; Pal.: Parênquima paliçádico; Lac.: Parênquima esponjoso. 2. Injúria formada por herbivoria na parte superior do mesofilo. 3. Ducto de tanino no mesofilo da folha. Duc.: Ducto. 4. Estômato na epiderme abaxial com cripta supraestomática. 5. Nervura central com cristais (seta).	52
Figura 9	Microscopia óptica de luz demonstrando diferenças anatômicas entre tratamentos. 1.: Controle; 2.: Rega diária; 3.: Rega a cada sete dias; 4.: Rega a cada quatorze dias.	53
Figura 10	Indivíduo 22 da rega diária demonstrando câmara subestomática. Seta: Câmara subestomática. Ad.: Epiderme adaxial; Ab.: Epiderme abaxial; Pal.: Parênquima paliçádico; Lac.: Parênquima esponjoso.	54
Figura 11	Corte paradérmico demonstrando formação de células epidérmicas de <i>Cenostigma pyramidale</i> e estômatos (seta).	55

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ALT	Aminoácidos livres totais
CAR	Carotenoides
CHLa	Clorofila a
CHLb	Clorofila b
CRA	Conteúdo relativo de água
CST	Carboidratos solúveis totais
ME	Máximo estresse
PL	Parênquima lacunoso
PP	Parênquima paliçádico
PST	Proteínas solúveis totais
R14	Rega a cada quatorze dias
R7	Rega a cada sete dias
RD	Rega diária
RE	Reidratação

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	15
2.1	Efeitos do déficit hídrico sobre as plantas	15
2.1	ESPÉCIE VEGETAL	20
	REFERÊNCIAS	22
3	MANUSCRITO – INFLUÊNCIA DO CICLO DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO FOLIAR DE <i>Cenostigma pyramidale</i>	30
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	57

1 INTRODUÇÃO

A Caatinga, inserida na maior parte da região do Nordeste Brasileiro é um dos ambientes atualmente mais afetados por “pulsos”, períodos chuvosos intercalados por intervalos de falta de escassez de água, favorecendo a escassez hídrica (Mishra and Singh, 2010). Um quadro que vem se agravando nas últimas décadas devido a interferência antrópica. Mesmo com todos os fatores de impedimento como a falta de água constate e atual agravamento por ações humanas, assim como a alta temperatura e baixa umidade consequentes, é um dos ambientes mais diversos do mundo (Cardoso & Queiroz, 2007; Moro *et al.*, 2016) com espécies vegetais adaptadas como *Pilosocereus pachycladus* (Facheiro), *Bromelia laciniosa* (Macambira) ou *Ziziphus joazeiro* (Jozeiro), com seus próprios mecanismos a fim de sobreviver à falta de água e baixa umidade (Maximov, 1929). Além de entender esses mecanismos e a importância deles para a permanência da espécie nesses locais, os estudos aplicados a fim de identificar esses mecanismos são importantes para compreender a persistência/sobrevivência das espécies nesses locais, além disso, são essenciais como ferramentas para acompanhar a evolução rápida desses mecanismos de forma que possamos usá-los a favor dessas espécies em locais de necessidade de reflorestamento.

É importante um estudo detalhado de cada espécie em diferentes condições, avaliando não apenas o comportamento morfológico, mas também suas respostas anatômicas e bioquímicas, obtendo assim respostas sobre os mecanismos que são externados nas representantes mais resistentes (Stace, 1991; Hsiao, 1990).

As respostas anatômicas e bioquímicas da planta quando submetidas a déficit muitas vezes são mais evidentes do que o que pode se ver com avaliações morfológicas, obtendo assim mais detalhes sobre os mecanismos usados pelo órgãos vegetais em situações de reação a diversas ocasiões, como por exemplo, um período de deficiência de água. Alterações como acúmulo de substâncias por proteólise, causa uma série de reações celulares em decorrência de períodos de seca, o que implica na alteração da ação fotossintética e consumo de recursos foliares disponíveis para manutenção como açúcares e água (Moreno, 2009; Xue *et al.*, 2008).

Já o estudo de parâmetros como o controle estomático, trocas gasosas e eficiência dos mecanismos internos da folha que são dependentes da quantidade de água no mesófilo, tem sido associado com a variação na umidade do ar, sugerindo que plantas sujeitas a altas umidades enquanto plântulas, apresentam baixa eficiência de regulação estomática na fase adulta (Fordham *et al.*, 2001; Torre *et al.*, 2003), observação essa que fica mais completa com o estudo da anatomia, já que consegue acessar mais informações relacionadas, como densidade, poro

estomático e tal q influência nas respostas de trocas gasosas, tornando assim um elemento essencial para inferência de tais parâmetros.

Desta forma, o presente trabalho visa avaliar as respostas na anatomia e metabolismo foliar de plantas jovens de *C. pyramidale* sob ciclos de rega e submetidas ao déficit hídrico, Diante do exposto, este trabalho pode contribuir com informações sobre as respostas ecofisiológicas e anatômicas de plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis submetidas ao déficit hídrico, trazendo dados que podem auxiliar no manejo e estabelecimento da espécie, sendo uma espécie promissora na recuperação de áreas degradadas.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

A fundamentação a seguir traz uma abordagem destacando os efeitos do déficit hídrico e sobre as plantas, bem como um levantamento bibliográfico abordando os estudos realizados na espécie *Cenostigma pyramidale*, utilizada como modelo nesse estudo.

2.1 Efeitos do déficit hídrico sobre as plantas

A sobrevivência de várias espécies está diretamente relacionada com a sua capacidade de adaptar-se anatômica e fisiologicamente às situações que foram expostas (Ivancich *et al.*, 2012). De acordo com Kramer (1980), a capacidade de uma planta se recuperar rapidamente após sofrer um estresse, está relacionada às respostas comuns de plantas de ambientes áridos, como acúmulo de aminoácidos livres totais (ALT) e carboidratos solúveis totais (CST).

As adaptações a fatores externos podem variar entre as espécies e são fundamentais para definir a sobrevivência em períodos críticos onde o indivíduo pode sofrer por doenças e lesões (Lima *et al.*, 2017). Segundo Gasson, Warner e Lewis (2009) ocorre aumento de metabólitos secundários em prol da defesa química da espécie, além de outras alterações. Essas mudanças impactam financeiramente o setor agrícola em termos de produção e principalmente em âmbito ecológico que vai sofrer perdas em número tanto de fauna quanto de flora (Jaleel *et al.*, 2007).

As alterações fisiológicas do organismo em resposta a fatores como dificuldade de acesso a água não resultam necessariamente em estresse principalmente em plantas xerófitas (Shao *et al.*, 2008), que podem sobreviver meses, ou até anos em condições de extrema deficiência de água (Maximov, 1929).

Uma forma de identificar ocorrência de estresse em resposta a déficit hídrico especificamente, em plantas adaptadas, é através de pequenas mudanças na composição química, principalmente no controle osmótico, afetado por essas mudanças, que vai alterar o destino de vários recursos como carboidratos, proteínas e aminoácidos (Shao *et al.*, 2008).

O déficit hídrico causa, acúmulo de aminoácidos livres, proteínas, moléculas de baixo peso molecular, entre outros nos vacúolos, para o ajuste osmótico celular (Moreno, 2009; Virilouvet *et al.*, 2018). Esse ajuste altera também a capacidade fotossintética, já que os recursos disponíveis que eram antes direcionados a fotossíntese, agora estão sendo redirecionados para serem armazenados (Xue *et al.*, 2008).

O fortalecimento da espécie por meio de déficit hídrico prévio ou “endurecimento” é algo que está sendo investigado cuidadosamente em espécies de plantas cultivadas com *Pennisetum glaucum* e está tendo resultados positivos objetivando a aplicação prática. Segundo, Morgan (1984) a submissão prévia a estresse em espécies distintas, aumenta a tolerância a estresses posteriores, melhorando os mecanismos da planta e ativando ações adaptativas.

A falta de água atua diretamente no comportamento estomático, limita o CO₂ dentro da célula, originando um excesso de espécies reativas de oxigênio (ROS), essa alteração pode causar danos ao aparelho fotossintético e taxa de clorofilas. Esses danos podem ser revertidos por antioxidantes como enzimas antioxidantes comuns em plantas que passam por secas prolongadas (Bhargava; Sawant, 2013).

Agentes como aminoácidos livres e proteínas agem na resposta da tolerância de déficit abiótico também no papel de antioxidantes, estimulado por salinidade por exemplo, na tentativa de controlar o potencial hídrico da planta (Matias, 2019). Proteínas como a osmotina são fundamentais para a defesa vegetal em resposta a vários tipos de déficit, como na expressão de genes de origem da prolina, além disso é osmorreguladora, antifúngica e atribui à planta, tolerância a salinidade (Hakim *et al.*, 2017). Agentes relacionados a defesa da seca como prolina, fenóis e açúcares solúveis tem papel osmoprotetor, de forma que agem no gerenciamento de água na planta (Zhou *et al.*, 2017).

O crescimento vegetal é expressivamente afetado pelo déficit hídrico, tendo em vista que folhas que ainda estão se desenvolvendo, precisam manter o turgor celular em alta, para que haja circulação livre de nutrientes, além do próprio alongamento e expansão celular, que depende da planta estar bem hidratada (Kamel; Loser, 1995; Shao *et al.*, 2008). A adaptação a falta de água, vai desde a redução do potencial osmótico, modificando o turgor celular que é o mecanismo fisiológico predominante de adaptação a seca (Chartzoulakis *et al.*, 2002), até o aperfeiçoamento do controle estomático (Nunes *et al.*, 1989; Morgan, 1984), que afeta o

dióxido de carbono disponível na célula, e conseqüentemente, afeta a síntese de fatores importantes como as clorofilas (Ashraf; Harris, 2013).

Para manter o turgor nas células, para o crescimento devido, a água presente na planta é direcionada para as células que compõe os tecidos mais secos, essa turgência é dependente do controle osmótico celular, que é mantido por vários fatores, um deles é o acúmulo de carboidratos solúveis através do amido, espessura apresentada pela membrana plasmática e sua capacidade de elasticidade (Pfeffer, 1912).

Folhas que se desenvolvem em períodos de estiagem são caracterizadas por possuírem estômatos menores e em menores quantidades devido a compactação do mesofilo e redirecionamento dos recursos celulares como adaptação a seca (Larcher, 1995; Bongì *et al.*, 1987; Chartzoulakis *et al.*, 2000). A alta umidade do ar pode causar, diversos efeitos anatômicos em folhas. Foi encontrado maior quantidade de espaços aéreos intercelulares, menor densidade do tecido vascular, poucas células de parênquima esponjoso, com células epidérmicas adaxiais e abaxiais de menor espessura e poucos grãos de amido, em plantas que vivem em altas umidades como *Sorbus americana* Marsh e *Abies balsamea* (L.) Mill. (Richardson; Berlyn, 2002).

Já em espécies de ambientes áridos, é característico presença de folhas com superfície e volume reduzido por adaptação como em *Anadenanthera colubrina* Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan var. cebil (Griseb.) von Reis Alt., que segundo Chartzoulakis *et al* (2002), é um mecanismo para suportar melhor a pressão hidrostática negativa, onde até mesmo a elasticidade da parede celular pode estar relacionada a tolerância a seca (Fan *et al.*, 1994).

Folhas que passaram por estresse hídrico, apresentaram outras características marcantes como parênquima lacunoso em maior abundância, em comparação com folhas que contém maiores recursos disponíveis, logo, as espécies com moderação de recursos disponíveis possuem maior variedade de estratégias anatômicas (Paula *et al.*, 2018). De acordo com Bacelar (2003), a dominância do parênquima lacunoso está relacionada com a facilitação da difusão do CO₂ por proporcionar uma organização favorável do mesofilo para sobreviver a períodos de seca tal estratégias como parênquima paliçádico mais robusto, que torna a cutícula mais resistente, evitando perda de água (Fahn; Cutler, 1992).

Mesmo que a perda de espaços intracelulares prejudique a difusão de CO₂ (Mediavilla *et al.*, 2001) entre outras alterações que outros parâmetros possam causar, essas características são eficientes contra a seca por limitar a perda de água, de forma a ocasionar baixa condutância celular (Bongì *et al.*, 1987). Ressaltando a importância da implementação de parâmetros

anatômicos, Stace (1991) relatou que características anatômicas por não ser tão facilmente alteradas por mudanças ambientais quanto as morfológicas, são de fato mais confiáveis.

A resposta imediata ao déficit hídrico aciona diretamente as células-guarda, promovendo o fechamento dos estômatos. O funcionamento correto desses estômatos em folhas adultas é determinado pela propriedade mecânica das paredes celulares e a forma como estão organizadas, de forma que podem gerar uma pressão sobre eles (Buckley *et al.*, 2003), já seu número é influenciado diretamente pela quantidade de luz recebida e pela espécie de acordo com Dufour (1887); enquanto isso, o índice estomatal é específico para cada espécie (Demarly, 1972).

Um das formas de regulação da abertura e fechamento de estômatos é o ácido abscísico, a falta de sensibilidade a ele, em folhas jovens foi considerada como uma das principais causadoras de perda de água. No entanto de acordo com descobertas recentes, o ácido abscísico não tem influência direta com o funcionamento do estômato como era pensado, mas é fato que, com a diminuição do nível do ácido acíclico em folhas jovens, os estômatos abrem gradualmente (Kane, 2020). Assim, o ácido abscísico pode desempenhar o papel de aclimatador juntamente com outros agentes da célula, onde vai induzir não somente o fechamento do estômato, mas também aumentar a quantidade de produtos armazenados e ativar o trabalho dobrado da raiz (Moles *et al.*, 2018).

O índice estômático é especialmente afetado pelo ambiente onde a folha se desenvolve (Schoch *et al.*, 1980). De acordo com Brainerd e Fuchigami (1982), plantas que crescem em locais com alta umidade relativa do ar possuem dificuldade para controlar a perda de água das folhas quando são expostas a ambientes mais secos.

Quando em alta umidade, os estômatos tendem a ser maiores com maior densidade, diminuindo o controle que a folha tem sobre ele variando entre espécies (Torre *et al.*, 2003), estômatos bem maiores foram encontrados em plantas cultivadas *in vitro* o que deixa claro que o contato com muita água desde cedo causa modificações estruturais afetando as espécies em diferentes graus (Torre *et al.*, 2003), essas alterações facilitam a perda de água e troca gasosa, modificando muitas vezes a densidade, profundidade e comprimento de poros estomáticos (Fanourakis *et al.*, 2013). Mudanças anatômicas como a aparição das criptas estomáticas e aumento de câmaras subestomáticas facilitam a condução de CO₂ mesmo em condições de déficit em plantas xerófitas (Evans *et al.*, 1994).

A cutícula característica de plantas xerófitas é geralmente acompanhada de cera epicuticular (Richardson; Berlyn, 2002). Foi sugerido por Schuster *et al* (2016) que a espessura

da cutícula pode ser o fator menos importante quando se trata de retenção de água, mas sim, sua composição e arranjo são os mais importantes nesse aspecto.

A cutícula foi tratada como principal meio para retenção ou perda de água, primariamente a mesma, composta de cera hidrofóbica, é responsável pela vedação da célula, sugerindo uma proteção das organelas do citosol contra ações externas como patógenos e dissecação (Krauss *et al.*, 1997). A muito, a cutícula já não é mais o alvo para resoluções de como a planta perde água (Pantin *et al.*, 2013) e é sabido que o estômato evoluiu pressionado pela baixa permeabilidade de CO₂ que era proporcionado no aparecimento da cutícula (Lendzian; Kerstiens, 1991) adaptando-se assim a condição e não sendo mais afetado por essa camada extra. A cutícula de *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae) segundo Ribeiro (2021) é composta de cera cuticular na parte externa (epicuticular) da cutícula e cutina.

A esclerificação das células também é uma estratégia comum entre as xerófitas, auxiliando no armazenamento de água, na sustentação da planta e proteção contra fatores mecânicos (Dickison, 2000; Richardson; Berlyn 2002). Segundo Colmer *et al* (2005) a presença de lignina dificulta a perda de oxigênio no caule e a presença de fibras perto de células do floema ajudam a manter a rigidez e controlar a perda de água (Elhalim *et al.*, 2015).

Na raiz de *Zygophyllum album* L.F. (Zygophyllaceae) e *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch, (Nitrariaceae) células lignificadas protegem os vasos do xilema secundário contra a embolia e ajuda na resistência à cavitação (Elhalim *et al.*, 2015). Estruturas como drusas, também comuns em xerófitas, estão relacionadas com o controle osmótico (Hunsche *et al.*, 2010).

Alterações comuns como muitos grânulos de amido no tecido parenquimático do floema da raiz e presença de estrias de Caspary estão relacionadas diretamente com o controle osmótico em plantas com tolerância a salinidade, comum em xerófitas (Castro *et al.*, 2009). Tricomas atuam principalmente na absorção do excesso de luz que atinge a planta e na herbivoria, mantendo a temperatura e umidade do órgão protegido (Fahn; Cutler, 1992).

Para retenção de água, a planta ainda pode usar de outros artifícios como produção de mucilagens, essas, em várias espécies aumentam retenção de água através do aumento da pressão osmótica (Jiang, 2004; Su *et al.*, 2005). Por isso, a mucilagem e metabólitos secundários específicos são característicos de plantas xerófitas (Margaris, 1981).

Células escuras foram encontradas no parênquima cortical do caule de *Nitraria retusa* por Elhalim *et al* (2015) que foram identificadas como taninos e mucilagem oriundas de déficit hídrico (Metcalf; Chalk, 1950; Sheahan, 2011). Segundo Hura *et al* (2012), os fenóis podem ser usados pela planta como proteção ao aparelho fotossintético através da formação de pontes na parede celular com carboidratos que impediriam a perda de água. Os taninos são importantes

na defesa química e mecânica, contra luz UV, herbivoria, parasitismo, como mecanismo antioxidantes e perda de água (Boeger; Wisniewski, 2003).

2.2 ESPÉCIE VEGETAL

Cenostigma pyramidale (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis (Gaem, 2020), é uma espécie lenhosa, pioneira, pertencente à família Fabaceae, sendo a família mais representativa na Caatinga (Queiroz, 2009). É popularmente conhecida como catingueira, catingueira-verdadeira, catingueira-de-porco, canela-de-velho, pau-de-rato (Matias; Silva; Dantas, 2017). Pode chegar até 12m na fase adulta em condições climáticas favoráveis, suas folhas são compostas, com flores amarelas organizadas em racemos que dão origem a conjuntos de vagens pequenas com 4 a 5 sementes achatadas em cada e raiz pivotante (Maia, 2012). Perde suas folhas em períodos muito prolongados de seca, sobrevivendo com poucas perdas e voltando normalmente após o término do período de estiagem, por esses e vários outros motivos *C. pyramidale* é classificada como espécie pioneira ecologicamente (Maia, 2012), sendo assim alvo principal de programas de reflorestamento em ambientes áridos.

No estudo feito por Falcão *et al* (2014), a espécie apresentou uma maior eficiência do uso da energia no ano de 2012, que foi o ano mais seco estudado, com resposta quase imediata a mudanças que podem ser consideradas pequenas como variações pluviométricas. O estudo indicou, também, um baixo custo de construção foliar, que aumenta as chances de sobrevivência da espécie consideravelmente, bem como ocasionar redução de potencial hídrico como estratégia principal para se manter no período seco. Além disso, a espécie foi encontrada em diferentes florestas no município de Santa Terezinha no estado da Paraíba, em processo de regeneração, tornando-a ainda mais interessante do ponto de vista ecológico (Falcão *et al.*, 2014).

Na descrição anatômica de *C. pyramidale* feita por Ribeiro *et al* (2021) foi visto que a espécie possui mesofilo dorsiventral com uma ou duas camadas de parênquima paliçádico e três ou quatro de lacunoso, presença de cristais prismáticos e drusas próximas ao feixe colateral associados a fibras pericíclicas. Sua epiderme é unisseriada com tricomas tectores unicelulares nas duas faces assim como estômatos e tricomas glandulares na epiderme abaxial.

Essa descrição é típica de espécies xerófitas, focadas na redução da perda de água e proteção contra a incidência luminosa (Fahn; Cutler, 1992). Os cristais prismáticos são comuns no caule do gênero *Cenostigma*, no entanto, raramente aparecem no parênquima axial ou células do raio (Gasson; Warner; Lewis, 2009). Ainda sobre o estudo feito por Ribeiro *et al* (2021) a

esclerofilia apresentou uma relação inversamente proporcional com a herbívoros, além de relatos sobre substâncias lipídicas na epiderme, presença de fenóis (principalmente taninos) e amido no mesofilo. Encontrou ainda, suberina em folhas que haviam sofrido herbívoros, substância que atribui proteção contra déficit biótico.

Além disso, possui atividade antinociceptiva, gastroprotetora, neuroprotetora, anti-inflamatória e antinociceptiva. Ainda foi encontrado na sua casca, esteroides, flavonoides, taninos, fenóis, tripernos e saponinas (Sousa *et al.*, 2020; Santos *et al.*, 2011). Também foi encontrado biflavonoides nas folhas (Bahia; David; David, 2010).

Saraiva (2012) confirmou a presença de vários agentes antimicrobianos no extrato de partes de *C. pyramidales*, comprovando a sua ação contra microrganismos. O extrato etanólico de *C. pyramidale* teve eficiência contra dores em estudos feitos com ratos por Diniz (2015). Devido ao alto teor fenólico, a atividade de redução de oxigênio reativo tendo ação antioxidante primária, o que torna a planta interessante economicamente nesse aspecto, além disso, também pode precipitar proteínas para tornar a folha impalatável para predadores (Silva *et al.*, 2011).

REFERÊNCIAS

- ABD ELHALIM, M.E. *et al.*, **The anatomical features of the desert halophytes *Zygophyllum album* L.F. and *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch.** Ann. Agric. Sci. (2016), <http://dx.doi.org/10.1016/j.aoas.2015.12.001>
- AGUILAR, M. L. (2000). **The role of abscisic acid in controlling leaf water loss, survival and growth of micropropagated *Tagetes erecta* plants when transferred directly to the field.** Journal of Experimental Botany, 51(352), 1861–1866. doi:10.1093/jexbot/51.352.1861
- ASHRAF, M., HARRIS, P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. PHOTOSYNTHETICA 51 (2): 163-190, 2013.
- BACELAR, E. A., CORREIA, C. M., MOUTINHO-PEREIRA, J. M., GONCALVES, B. C., LOPES, J. I., & TORRES-PEREIRA, J.M. G. (2004). **Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions.** Tree Physiology, 24(2), 233–239. doi:10.1093/treephys/24.2.233
- BAHIA, M. V., DAVID, J. P., & DAVID, J. M. (2010). **Occurrence of biflavones in leaves of *Caesalpinia pyramidalis* specimens.** Química Nova, 33(6), 1297–1300. doi:10.1590/s0100-40422010000600015
- BHARGAVA, S., & SAWANT, K. (2012). **Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression.** Plant Breeding, 132(1), 21–32. doi:10.1111/pbr.12004
- BOEGER, M. R. T., & WISNIEWSKI, C. (2003). **Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil.** Revista Brasileira de Botânica, 26(1), 61–72. doi:10.1590/s0100-84042003000100007
- BONGI, GUIDO & MENCUCCINI, MASSIMO & G., FONTANAZZA. (1987). **Photosynthesis of olive leaves - Effects of light flux density, leaf age, temperature peltates and H₂O vapour pressure deficit on gas-exchange.** Journal of the American Society for Horticultural Science. American Society for Horticultural Science. 112. 143-148.
- BRAINERD, K. E., & FUCHIGAMI, L. H. (1982). **Stomatal Functioning of In Vitro and Greenhouse Apple Leaves in Darkness, Mannitol, ABA, and CO₂.** Journal of Experimental Botany, 33(3), 388–392. doi:10.1093/jxb/33.3.388
- BUCKLEY, T. N., MOTT, K. A., & FARQUHAR, G. D. (2003). **A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance.** Plant, Cell and Environment, 26(10), 1767–1785. doi:10.1046/j.1365-3040.2003.01094.x
- CARDOSO, D.; QUEIROZ, L.P. **“Diversidade de Leguminosae nas Caatingas de Tucano, Bahia: implicações para a fitogeografia do semi-árido do Nordeste do Brasil”.** Rodriguésia, v.58, 2007 , p.379–391. 1
- CASTRO, E. M. de; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos.** Lavras: Editora UFLA, 2009. 234p.
- CHARTZOULAKIS, K., BOSABALIDIS, A., PATAKAS, A., & VEMMOS, S. (2000). **Effects of water stress on water relations, gas exchange and leaf structure of olive tree.** Acta Horticulturae, (537), 241–247. doi:10.17660/actahortic.2000.537

- CHARTZOULAKIS, K., PATAKAS, A., KOFIDIS, G., BOSABALIDIS, A., & NASTOU, A. (2002). **Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars**. *Scientia Horticulturae*, 95(1-2), 39–50. doi:10.1016/s0304-4238(02)00016-x
- COLMER, T. D., MUNNS, R., & FLOWERS, T. J. (2005). **Improving salt tolerance of wheat and barley: future prospects**. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 45(11), 1425. doi:10.1071/ea04162
- PAULA, L. F. A., KOLB, R. M., POREMBSKI, S., SILVEIRA, F. A. O., & ROSSATTO, D. R. (2018). **Rocks and leaves: can anatomical leaf traits reflect environmental heterogeneity in inselberg vegetation?** *Flora*. doi:10.1016/j.flora.2018.11.020
- DEMARLY, Y., 1972. *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 187-200. 1976. *Ibid.*, 26,117-38.
- DICKISON, W., 2000. **Integrative Plant Anatomy**. Harcourt Academic Press, San Diego.
- DINIZ, P. B. F., RIBEIRO, A. R. S., ESTEVAM, C. S., BANI, C. C., & THOMAZZI, S. M. (2015). **Possible mechanisms of action of *Caesalpinia pyramidalis* against ethanol-induced gastric damage**. *Journal of Ethnopharmacology*, 168, 79–86. doi:10.1016/j.jep.2015.03.054
- DUFOUR, L., 1887. *Ann. Sci. nat (Bot)*, 7, 311-413.
- EVANS, J., CAEMMERER, S., SETCHELL, B., & HUDSON, G. (1994). **The Relationship Between CO₂ Transfer Conductance and Leaf Anatomy in Transgenic Tobacco With a Reduced Content of Rubisco**. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21(4), 475. doi:10.1071/pp9940475
- FAHN, A.; CUTLER, D. **Xerophytes**. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1992. 176 p. (Gasson; Warner; Lewis, 2009
- FALCÃO, H. M., MEDEIROS, C. D., SILVA, B. L. R., SAMPAIO, E. V. S. B., ALMEIDA-CORTEZ, J. S., & SANTOS, M. G. (2015). **Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis***. *Forest Ecology and Management*, 340, 62–69. doi:10.1016/j.foreco.2014.12.029
- FAN, S., BLAKE, T. J., & BLUMWALD, E. (1994). **The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species**. *Physiologia Plantarum*, 90(2), 408–413. doi:10.1111/j.1399-3054.1994.tb00406.x
- FANOURAKIS, D., HEUVELINK, E., & CARVALHO, S. M. P. (2013). **A comprehensive analysis of the physiological and anatomical components involved in higher water loss rates after leaf development at high humidity**. *Journal of Plant Physiology*, 170(10), 890–898. doi:10.1016/j.jplph.2013.01.013
- FORDHAM, M. C., HARRISON-MURRAY, R. S., KNIGHT, L., & EVERED, C. E. (2001). **Effects of leaf wetting and high humidity on stomatal function in leafy cuttings and intact plants of *Corylus maxima***. *Physiologia Plantarum*, 113(2), 233–240. doi:10.1034/j.1399-3054.2001.1130211.x
- GAEM, P.H. **Cenostigma em Flora do Brasil 2020**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2021. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB606076>. Acesso em: 10 out. 2021.
- GASSON, P., WARNER, K., & LEWIS, G. (2009). **Wood Anatomy of *Caesalpinia S.S.*, *Coulteria*, *Erythrostemon*, *Guilandina*, *Libidibia*, *Mezoneuron*, *Poincianella*, *Pomaria***

and Tara (Leguminosae, Caesalpinioideae, Caesalpinieae), IAWA Journal, 30(3), 247-276. doi: <https://doi.org/10.1163/22941932-90000218>

HAKIM, ULLAH, A., HUSSAIN, A., SHABAN, M., KHAN, A. H., ALARIQI, M., ... MUNIS, M. F. H. (2018). **Osmotin: A plant defense tool against biotic and abiotic stresses**. Plant Physiology and Biochemistry, 123, 149–159. doi:10.1016/j.plaphy.2017.12.012

HONGBO S, ZONGSUO L, MINGAN S. **Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits**. Colloids Surf B Biointerfaces. 2006 Feb 1;47(2):132-9. doi: 10.1016/j.colsurfb.2005.11.028. Epub 2006 Jan 18. PMID: 16413760.

HUNSCHE, MAURICIO & BÜRLING, KATHRIN & SAIED, AMINA & SCHMITZ-EIBERGER, MICHAELA & SOHAIL, MUHAMMAD & GEBAUER, JENS & NOGA, GEORG & BUERKERT, ANDREAS. (2010). **Effects of NaCl on surface properties, chlorophyll fluorescence and light remission, and cellular compounds of *Grewia tenax* (Forssk.) Fiori and *Tamarindus indica* L. leaves**. Plant Growth Regulation. 61. 253-263. 10.1007/s10725-010-9473-x.

HURA, T., HURA, K., DZIURKA, K., OSTROWSKA, A., BĄCZEK-KWINTA, R., & GRZESIAK, M. (2012). **An increase in the content of cell wall-bound phenolics correlates with the productivity of triticale under soil drought**. Journal of Plant Physiology, 169(17), 1728–1736. doi:10.1016/j.jplph.2012.07.012

IVANCICH, H. S., LENCINAS, M. V., PASTUR, G. J. M., ESTEBAN, R. M. S., HERNANDEZ, L., & LINDSTROM, I. (2012). **Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture levels**. Tree Physiology, 32(5), 554–564. doi:10.1093/treephys/tps024

JALEEL CA, MANIVANNAN P, SANKAR B, KISHOREKUMAR A, GOPI R, SOMASUNDARAM R, PANNEERSELVAM R. **Pseudomonas fluorescens enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stress**. Colloids Surf B Biointerfaces. 2007 Oct 15;60(1):7-11. doi: 10.1016/j.colsurfb.2007.05.012. Epub 2007 May 25. PMID: 17681765.

JALEEL, CHERUTH & SANKAR, BHARATHI & SRIDHARAN, RAMALINGAM & PANNEERSELVAM, RAJARAM. (2008). **Soil salinity alters growth, chlorophyll content, and secondary metabolite accumulation in *Catharanthus roseus***. Turkish Journal of Biology. 32. 79-83.

JIANG, G.M., 2004. **Plant Eco-physiology**. Higher Education Publishing House, Beijing, 316

KAMELI, A., & LÖSEL, D. M. (1995). **Contribution of Carbohydrates and other Solutes to Osmotic Adjustment in Wheat Leaves Under Water Stress**. Journal of Plant Physiology, 145(3), 363–366. doi:10.1016/s0176-1617(11)81903-6

KANE, C. N., JORDAN, G. J., JANSEN, S., & MCADAM, S. A. M. (2020). **A Permeable Cuticle, Not Open Stomata, Is the Primary Source of Water Loss From Expanding Leaves**. Frontiers in Plant Science, 11. doi:10.3389/fpls.2020.00774

KRAUSS, P., MARKSTADTER, C., & RIEDERER, M. (1997). **Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species**. Plant, Cell and Environment, 20(8), 1079–1085. doi:10.1111/j.1365-3040.1997.tb00684.x

LARCHER, W. 1995. **Physiological plant ecology**. Springer-Verlag, Berlin, 506 p.

- LENDZIAN, K. J., & KERSTIENS, G. (1991). **Sorption and Transport of Gases and Vapors in Plant Cuticles**. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, 65–128. doi:10.1007/978-1-4612-3196-7_2
- LIMA, NRWL, SODRÉ, GA, LIMA, HRR, PAIVA, SR, LOBÃO, AQ, COUTINHO, AJ (2017) **Plasticidade fenotípica**, *Rev. Ciência Elem.*, V5(02):017. doi.org/10.24927/rce2017.017
- M. M. Chaves, J. Flexas, C. Pinheiro, **Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell**, *Annals of Botany*, Volume 103, Issue 4, February 2009, Pages 551–560, <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 2. ed. Fortaleza: Printcolor Gráfica e Editora. p. 41, 2012.
- MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 2. ed. Fortaleza: Printcolor Gráfica e Editora. p. 41, 2012.
- MARGARIS, N.S. 1981. **Adaptative strategies in plants dominating Mediterranean-type ecosystems**. In **Mediterranean-type shrublands**. *Ecosystem of the World 11*. Eds. F. Di Castri, D.W. Goodall and R.L. Specht. Elsevier, Amsterdam, pp 309–315.
- MATIAS, J. R.; SILVA, F. F. S.; DANTAS, B. F. **Catingueira-verdadeira Poincianella pyramidalis [Tul.] L.P.Queiroz**. Comitê Técnico de Sementes Florestais, Londrina, n. 6, p. 1-7, 2017. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/1089204/catingueira-verdadeira-poincianella-pyramidalis-tul-lpqueiroz>. Acesso em: 26 jun. 2021.
- MATIAS, J. R. **Vulnerabilidade de sementes de Cenostigma pyramidale (TUL.) aos déficits abióticos**. 2019. 68f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró-RN, 2019
- MEDIAVILLA, SONIA & ESCUDERO, ALFONSO & HEILMEIER, H. (2001). **Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: Interspecific and intraspecific comparisons**. *Tree physiology*. 21. 251-9. 10.1093/treephys/21.4.251.
- METCALFE, C., CHALK, L., 1950. **Anatomy of the Dicotyledons**. Oxford University Press, Oxford, p. 289.
- MISHRA, A.K. AND SINGH, V.P. (2010) **A Review of Drought Concepts**. *Journal of Hydrology*, 391, 202-216. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.07.012>
- MOLES, T. M., MARIOTTI, L., DE PEDRO, L. F., GUGLIELMINETTI, L., PICCIARELLI, P., & SCARTAZZA, A. (2018). **Drought induced changes of leaf-to-root relationships in two tomato genotypes**. *Plant Physiology and Biochemistry*, 128, 24–31. doi:10.1016/j.plaphy.2018.05.008
- MORENO, L. P. **Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico: Una revisión**. *Agronomía Colombiana*, Colombia, v. 27, n. 2, p. 179-191, 2009. Disponível em: <https://www.redalyc.org/comocitar.ou?id=180316234006>. Acesso em: 22 out. 2021.
- MORGAN, J.M., 1984. **Osmoregulation and water stress in higher plants**. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 299–319.

MORO, M. F., NIC LUGHADHA, E., DE ARAÚJO, F. S., & MARTINS, F. R. (2016). **A Phylogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil**. *The Botanical Review*, 82(2), 91–148. doi:10.1007/s12229-016-9164-z

MOURA, MAGNA. **Precipitação e evaporação, bioma Caatinga**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Disponível em: <https://www.agencia.cnptia.embrapa.br/gestor/bioma_caatinga/arvore/CONT000g798rt3p02wx5ok0wtedt3nd3c63l.html#>. Acesso em: 20, agosto e 2021.

MOURA, Magna. **Precipitação e Evaporação**. Agência Embrapa de Informação Tecnológica. Disponível em: <https://www.agencia.cnptia.embrapa.br/gestor/bioma_caatinga/arvore/CONT000g798rt3p02wx5ok0wtedt3nd3c63l.html#>. Acesso em: 31, março e 2021.

MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A. B., & KENT, J. (2000). **Biodiversity hotspots for conservation priorities**. *Nature*, 403(6772), 853–858. doi:10.1038/35002501

NUNES, M. A., CATARINO, F., & PINTO, E. (1989). **Strategies for acclimation to seasonal drought in *Ceratonia siliqua* leaves**. *Physiologia Plantarum*, 77(1), 150–156. doi:10.1111/j.1399-3054.1989.tb05991.x

PANTIN, F., RENAUD, J., BARBIER, F., VAVASSEUR, A., LE THIEC, D., ROSE, C., ... SIMONNEAU, T. (2013). **Developmental Priming of Stomatal Sensitivity to Abscisic Acid by Leaf Microclimate**. *Current Biology*, 23(18), 1805–1811. doi:10.1016/j.cub.2013.07.050

PRADO, D. E. (2000). **Seasonally dry forests of tropical south america: from forgotten ecosystems to a new phylogeographic unit**. *Edinburgh Journal of Botany*, 57(3), 437–461. doi:10.1017/s096042860000041x

QUEIROZ, L. P. **Leguminosas da caatinga**. 1. ed. Feira de Santana: Editora da Universidade Estadual de Feira de Santana, 2009. 913 p. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/303253274>. Acesso em: 23 out. 2021.

RIBEIRO, IZABELLA & Arruda, Emilia & Oliveira, Antonio & Almeida-Cortez, Jarcilene. (2021). **Physical and chemical defenses of *Cenostigma pyramidale* (fabaceae): a pioneer species in successional caatinga areas**. *Revista Caatinga*. 34. 398-409. 10.1590/1983-21252021v34n216rc.

RICHARDSON, A. D., & BERLYN, G. P. (2002). **Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting**. *Tree Physiology*, 22(7), 499–506. doi:10.1093/treephys/22.7.499

SANTOS, C. A., PASSOS, A. M. P. R., ANDRADE, F. C., CAMARGO, E. A., ESTEVAM, C. S., SANTOS, M. R. V., & THOMAZZI, S. M. (2011). **Antinociceptive and anti-inflammatory effects of *Caesalpinia pyramidalis* in rodents**. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 21(6), 1077–1083. doi:10.1590/s0102-695x2011005000179

SARAIVA, ANTONIO MARCOS *et al.* **Antimicrobial activity and bioautographic study of antistaphylococcal components from *Caesalpinia pyramidalis* Tull.** *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences* [online]. 2012, v. 48, n. 1 [Accessed 2 August 2022], pp. 147-154. Available from: <<https://doi.org/10.1590/S1984-82502012000100016>>. Epub 11 May 2012. ISSN 2175-9790. <https://doi.org/10.1590/S1984-82502012000100016>.

SCHOCH, P.G., C. ZINSOU, AND M. SIBI. 1980. **Dependence of the stomatal index on environmental factors during stomatal differentiation in leaves of *Vigna sinensis* L.** *J. Expt. Bot.* 31 : 1211-1216.

SCHUSTER, A.-C., BURGHARDT, M., ALFARHAN, A., BUENO, A., HEDRICH, R., LEIDE, J., ... RIEDERER, M. (2016). **Effectiveness of cuticular transpiration barriers in a desert plant at controlling water loss at high temperatures.** *AoB Plants*, 8, plw027. doi:10.1093/aobpla/plw027

SHAO, H.-B., CHU, L.-Y., JALEEL, C. A., & ZHAO, C.-X. (2008). **Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants.** *Comptes Rendus Biologies*, 331(3), 215–225. doi:10.1016/j.crv.2008.01.002

SHEAHAN, M.C., 2011. **Nitrariaceae.** In: **Kubitzki, K. (Ed.), . In: The Families and Genera of Vascular Plants**, vol. X. Springer, Heidelberg Dordrecht London New York, USA, pp. 272–275.

SILVA CH, SOBRINHO TJ, E CASTRO VT, LIMA DDA C, DE AMORIM EL. **Antioxidant capacity and phenolic content of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. and *Sapium glandulosum* (L.) Morong from Northeastern Brazil.** *Molecules*. 2011 Jun 7;16(6):4728-39. doi: 10.3390/molecules16064728. PMID: 21654579; PMCID: PMC6264687.

SOUSA, LEIDE & SANTOS, BRENDA & MEDEIROS, MARIA & LIMA, IZABELA & SANTOS-FILHO, FRANCISCO & SANTANA, ANA & MORENO, LINA & NUNES, LÍVIO. (2020). **Poincianella pyramidalis (Tul) L.P. Queiroz: A review on traditional uses, phytochemistry and biological-pharmacological activities.** *Journal of Ethnopharmacology*. 264. 113181. 10.1016/j.jep.2020.113181.

STACE , C. A. 1991 . **Plant taxonomy and biosystematics.** Cambridge University Press, Cambridge, UK.

SU, P.X., AN, L.Z., MA, R.J., LIU, X.M., 2005. **Kranz anatomy and C4 photosynthetic characteristics of two desert plants, *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum*.** *Acta Phytocol. Sin.* 29 (1), 1–7.

TORRE, SISSEL & FJELD, TOVE & GISLERØD, HANS & MOE, ROAR. (2003). **Leaf Anatomy and Stomatal Morphology of Greenhouse Roses Grown at Moderate or High Air Humidity.** *J Am Soc Hortic Sci.* 128. 10.21273/JASHS.128.4.0598.

VIRLOUVET, L., AVENSON, T. J., DU, Q., ZHANG, C., LIU, N., FROMM, M., ... RUSSO, S. E. (2018). **Dehydration Stress Memory: Gene Networks Linked to Physiological Responses During Repeated Stresses of *Zea mays*.** *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.01058

WALTER, J., NAGY, L., HEIN, R., RASCHER, U., BEIERKUHNLIN, C., WILLNER, E., & JENTSCH, A. (2011). **Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses.** *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 34–40. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.10.020

WALTER, JULIA & NAGY, LAURA & HEIN, ROMAN & BEIERKUHNLIN, CARL & WILLNER, EVELIN & JENTSCH, ANKE. (2011). **Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses.** *Environmental And Experimental BOTANY*. 71. 34-40. 10.1016/j.envexpbot.2010.10.020.

XUE, G.-P., MCINTYRE, C. L., JENKINS, C. L. D., GLASSOP, D., VAN HERWAARDEN, A. F., & SHORTER, R. (2007). **Molecular Dissection of Variation in Carbohydrate Metabolism Related to Water-Soluble Carbohydrate Accumulation in Stems of Wheat.** *Plant Physiology*, 146(2), 441–454. doi:10.1104/pp.107.113076

ZHOU, R., YU, X., OTTOSEN, CO. *et al.* **Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress.** *BMC Plant Biol* 17, 24 (2017). <https://doi.org/10.1186/s12870-017-0974-x>

Artigo a ser enviado ao periódico Brazilian Journal of Botany

INFLUÊNCIA DO CICLO DE REGA NA ANATOMIA E METABOLISMO FOLIAR DE *Cenostigma pyramidale* (FABACEAE)

Jakelline Santos Alves^b, Wanessa Silva De Carvalho^a, Daianne *Maria de Oliveira^a, Marciel Teixeira de Oliveira^{a*}, Emília Cristina Pereira de Arruda^c, Flávia Carolina Lins da Silva^b

^aLaboratório de Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brasil.

^bLaboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brasil.

^cLaboratório de Anatomia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

*Autor correspondente, Email: marciel.oliveira@ufpe.br

RESUMO

A espécie *Cenostigma pyramidale* é especialmente importante no aspecto ecológico e pouco explorada no âmbito econômico e ambiental, tendo em vista seu grande potencial, além ser utilizada com fins madeireiros e medicinais é uma espécie pioneira com alto potencial para recuperação de áreas degradadas. Esse trabalho tem como objetivo avaliar as respostas fisiológicas e anatômicas da folha de uma dessas espécies, *Cenostigma pyramidale* sob ciclos de rega e submetidas ao déficit hídrico. As plantas foram submetidas a quatro grupos de experimento, durante o tempo de crescimento, contabilizando dez indivíduos por tratamento: Controle - rega diária; RD - rega diária; R7 - rega 1x em 7 dias; R14 - rega 1x em 14 dias. Após cinco meses de crescimento em casa de vegetação, os indivíduos foram submetidos a um período de déficit hídrico, onde houve suspensão completa de água, e posteriormente passaram pela recuperação, das quais foram coletados cinco indivíduos de cada tratamento ao final de cada período para, análises bioquímicas e anatomia foliar. Para determinar os períodos foram feitas análise de conteúdo relativo de água nas folhas (CRA) e umidade do solo. Foi observado que as plantas de tratamentos mais severos se demonstraram mais resistentes, de forma geral, ao máximo estresse, anatomicamente e bioquimicamente, investindo em adaptações como taninos, cristais e câmaras estomáticas, ainda apresentando expressivas taxas fotossintéticas, indicando que o pré contato com pequenos intervalos de falta de água afeta a respostas do armazenamento da folha durante uma falta de água prolongada. O uso mais eficiente dos recursos foi visto no tratamento que foi submetido a rega a cada quatorze dias (R14), esse apresentou alta taxa de aminoácidos livres totais, proteínas, maior taxa de pigmentos fotossintéticos, presença de um parênquima paliçádico abundante, enquanto mostrou tendência a diminuição do volume do mesofilo, entre outras adaptações. Dessa forma, com este trabalho foi possível concluir que o contato prévio com falta de água afeta positivamente a espécie

Cenostigma pyramidale gera respostas mais eficientes e proporciona mudanças anatômicas e bioquímicas importantes em suas folhas.

Palavras-chave: déficit hídrico; plasticidade fenotípica; endurecimento; floresta tropical sazonalmente seca; taninos.

INTRODUÇÃO

O Nordeste e Norte de Minas Gerais do Brasil é uma região que possui grande parte do seu território inserida em áreas de clima semiárido, caracterizando-se pelas altas temperaturas, baixa umidade do ar, elevadas taxas de evapotranspiração, além de baixos índices pluviométricos, com alta variabilidade das chuvas, onde os eventos são constituídos geralmente por “pulsos” de precipitação favorecendo a escassez hídrica (Mishra & Singh 2010). O déficit hídrico pode desencadear alterações em processos fisiológicos (Dghim *et al.* 2018), características anatômicas, morfológicas (Galmés *et al.* 2011) e a nível molecular (Bhargava and Sawant 2013) na vegetação, que geram uma forte pressão de seleção sobre os indivíduos de uma comunidade.

A irregularidade de chuva vistas na caatinga, que gera esse pulsos expõe as plantas locais a déficits recorrentes, assim ciclos repetidos de estresse hídrico são comuns durante a vida das espécies lenhosas, porém a maioria desses estudos ocorre em cultivos como *Persea americana* Mill. Estudos mostraram que quando uma planta sofre exposição prévia ao estresse, ela tem a capacidade de responder mais rápida e vigorosamente a um evento de estresse recorrente (Walter *et al.* 2011). Esse fenômeno, conhecido como endurecimento, sugere que as plantas têm maior tolerância ao estresse devido a alterações bioquímicas e/ou alterações epigenéticas que ocorrem após a primeira exposição a distúrbios ambientais (Bruce *et al.* 2007).

A espécie *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis pertence à família Fabaceae, tem classificação ecológica como espécie pioneira (Maia 2012), possui ampla distribuição geográfica e ocorrências confirmadas no Norte (Amazonas) e Nordeste (Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Sergipe) presente nos tipo de vegetação de Caatinga (*stricto sensu*), Floresta Ombrófila (Floresta Pluvial) e Savana amazônica com base na lista Flora do Brasil (2021). Apresenta alturas que alcançam até 10 m em áreas úmidas até menos de 2 m em áreas semiáridas, quando seu porte se reduz a arbusto. Essa espécie apresenta múltiplas utilidades, como potencial madeireiro, restauração florestal, aplicações industriais, com suas folhas constituindo fonte de forragem para o gado, podendo ser utilizadas assim como

as flores e cascas no uso medicinal (tratamento de diversas infecções, atividade antioxidante, farmacológica e antifúngica) (Bahia *et al.* 2005; Maia, 2012, Santos *et al.* 2011). Estudos já abordaram diversidade genética (Santos *et al.* 2012), anatomia e densidade da madeira (Silva *et al.* 2009; Ribeiro *et al.* 2021), plasticidade fenotípica em gradiente de sucessão ecológica em área de semiárido (Falcão *et al.* 2015) e estudo com associação com fungos micorrízicos arbusculares (Frosi *et al.* 2016).

Desta forma, o presente trabalho visa avaliar as respostas na anatomia e metabolismo foliar de plantas jovens de *C. pyramidale* sob ciclos de rega e submetidas ao déficit hídrico. Diante do exposto, este trabalho pode contribuir com informações sobre o vigor da planta nativa de *C. pyramidale* submetidas ao estresse hídrico, trazendo dados que podem auxiliar no manejo e estabelecimento da espécie, tendo em vista seu potencial para regeneração ecológica local, sendo uma espécie promissora no reflorestamento de áreas degradadas.

MATERIAIS E MÉTODOS

MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CRESCIMENTO

O experimento foi instalado na casa de vegetação do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (8°02'59.17" S, 34°56'54.96"W). As sementes foram adquiridas através de parceria com o Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental (NEMA), localizado no Campus de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF). As sementes de *C. pyramidale* foram plantadas em sacos de mudas de 10kg com solo do tipo Franco Argiloso-Arenoso, que foi analisado devidamente apresentando a seguinte composição química: P: 3mg/dm³ ; pH: 5,2; Ca: 0,10 cmolc/dm³ ; Mg: 0,4 cmolc/dm³ ; Na: 0,02 cmolc/dm³ ; K: 0,02 cmolc/dm³ ; Al: 0,25 cmolc/dm³ ; H: 3,46 cmolc/dm³ ; S: 0,5 cmolc/dm³ ; CTC: 4,3 cmolc/dm³. As plântulas foram irrigadas a 80% da capacidade de campo (200ml de água), após três semanas de desenvolvimento, aplicou-se a cada 15 dias a solução nutritiva de Hoagland, objetivando o complemento nutricional das plântulas. No segundo e terceiro mês foi adicionado em todos os indivíduos um complexo de micronutrientes Codamin radicular® e cálcio e Codasal, para evitar deficiências. A proporção utilizada foi de 10 ml por 2,5L de água, a cada quinze dias até o quarto mês de vida.

Os indivíduos foram distribuídos em 4 grupos experimentais submetidos a ciclo de rega durante os meses de crescimento e logo após cinco meses de crescimento passaram por um período de suspensão completa de água para simular um período de déficit hídrico.

Os tratamentos utilizados foram: Controle - rega diária; RD - rega diária; R7 - rega 1x em 7 dias; R14 - rega 1x em 14 dias.

Contabilizando 10 plantas por tratamento que cresceram por cinco meses em casa de vegetação. Depois, foi iniciado o período de déficit hídrico, onde houve a suspensão da irrigação, até atingirem o máximo estresse após treze dias de suspensão, que foi determinado pelo conteúdo relativo de água, e em seguida passaram pelo período de reidratação, que durou oito dias. Foram coletados 5 indivíduos de cada tratamento para a obtenção do material a ser utilizado nas análises ao final do máximo estresse e reidratação. Foram realizadas medidas: conteúdo relativo, umidade do solo, e coleta das folhas para análises bioquímicas e anatomia foliar.

MEDIDAS DO CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA E DA UMIDADE DO SOLO

A umidade do solo foi mensurada as 9 horas da manhã com auxílio de um medidor do status hídrico do solo (modelo Falker, portátil). O conteúdo relativo de água (CRA) foi mensurado em intervalos de uma dia, a partir de discos foliares de folhas não senescentes, seguindo a metodologia de Barrs & Weatherley (1962). A coleta ocorreu às 5 horas da manhã, os discos foram imediatamente pesados na balança de precisão para a obtenção do peso fresco, os quais foram embebidos por 24 horas na água deionizada para nova pesagem de peso túrgido. Em seguida, foram secos na estufa de ventilação forçada por 48 horas, para pesagem de peso seco. O CRA foi obtido a partir da fórmula $CRA (\%) = (PF-PS) / (PT-PS) \times 100$ (por Barrs e Weatherley 1962).

ANÁLISES BIOQUÍMICAS DO TECIDO VEGETAL

Folhas totalmente expandidas foram coletadas de cada indivíduo no máximo estresse e reidratação, e foram prontamente congeladas em N2 líquido e estocadas até o uso em freezer - 20°C. Foram utilizadas amostras de tecido foliar fresco para a análise de quantificação dos carboidratos solúveis totais (CST) que foi realizada com 30mg, seguindo metodologia proposta por Dubois *et al.* (1956). Para análise dos aminoácidos livres totais (ALT) e prolinas foram utilizando massa de 30mg, para as proteínas solúveis totais (PST) foi utilizada massa de 75mg, as determinações de acordo com Moore & Stein (1954), Bradford (1976) e Bates *et al.* (1973), respectivamente. A quantificação dos pigmentos Clorofila a, Clorofila b e Carotenoides foi determinada utilizando massa de 20mg, em Acetona 80% (Lichtenthaler & Buschmann, 2005).

As análises foram determinadas com espectrofotômetro de duplo feixe ajustado ao comprimento de onda específico para cada composto orgânico.

ANATOMIA FOLIAR - MICROSCOPIA ÓTICA DE LUZ

Amostras foliares completamente expandidas e expostas ao sol (terceira folha), mas não senescente, foram coletadas de três indivíduos adultos e fixadas em FAA50 (Johansen 1940) por 48 horas, seguindo-se a conservação em álcool etílico 70% (Jensen 1962). Amostras da região mediana da folha, foram desidratadas em série etanol-butanol 50-100%-Butanol-puro, sendo posteriormente incluídas em parafina, emblocadas e seccionadas transversalmente a $\pm 12\mu\text{m}$ em micrótomo rotativo Zeiss (modelo HYRAX M55). As secções obtidas foram coradas com azul de astra 1% e safranina 1% (Kraus *et al.* 1998), e em seguida montadas lâminas semi-permanentes em bálsamo do Canadá (Purvis, Collier & Walls 1964). Para a análise da epiderme em vista frontal foi realizada técnica de cortes à mão livre Viégas (1943). Após isso o material foi lavado em água destilada e corado com safranina 1% aquosa. Foram realizadas medidas de: densidade estomática e índice estomático, através dos cortes a mão livre, calculado de acordo com a fórmula de Cutter (1986): $(IE)=[NE/CE+NE] \times 100$, onde NE é o número de estômatos e CE o número de células epidérmicas propriamente ditas com dados obtidos através de estimativa; espessura da epiderme, espessura da cutícula, espessura do parênquima paliádico, espessura do parênquima lacunoso e espessura do mesofilo feitas com os as amostras cortadas em micrótomo rotativo, e fotos tiradas através do software imageJ.

ANÁLISE DE DADOS

Os dados de densidade estomática e espessura do parênquima paliádico do máximo estresse, índice estomático e espessura da cutícula adaxial + parede periclinal da reidratação, e umidade do solo de ambos os períodos foram transformados em Log na base 10, para homogeneização das variâncias. Para a análise estatística, todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e ao teste de médias Student Newman Keul's a 5%. As análises foram realizadas no Software Statistica 8.0 (StatSoft. Inc., Tulsa, Oklahoma, USA).

RESULTADOS

Conteúdo hídrico relativo e umidade do solo

O CRA no máximo estresse, que para a espécie ocorreu no 13º dia de suspensão da irrigação, reduziu em, todos os tratamentos em relação ao grupo controle 41% no RD, 46% no R7 e 32% no R14 (Fig. 1A). Após a reidratação, que foi no 8º dia após a recuperação das plantas, todos os tratamentos recuperaram o CRA, não apresentando diferenças estatísticas em relação ao controle (Fig.1B).

No máximo estresse, observou-se a redução na umidade do solo de 73% em RD, 71% em R7 e 70% em R14, todos em relação ao controle (Fig 1 C). Após a reidratação, os tratamentos ainda apresentavam reduções de 13% em RD, 14% em R7 e 8% em R14 na umidade do solo, em relação ao controle (Fig. 1D).

Análises bioquímicas do tecido vegetal

A concentração dos aminoácidos livres totais no máximo estresse, aumentou em 38% em RD, 80% em R7 e 77% em R14, todos em relação ao controle (Fig. 2A). Após a reidratação, não foram observadas diferenças entre os tratamentos (Fig 2B). As proteínas solúveis totais (PST) não apresentaram diferença estatística entre os tratamentos no ME e na reidratação (Fig.2C e 2D). A concentração de Prolina, no máximo estresse, apresentou aumento de 3,74 vezes em RD e 6,28 vezes em R7, em relação ao controle (Fig. 2E). Na reidratação, não foram observadas diferenças entre os tratamentos (Fig. 2F).

Quanto aos carboidratos solúveis totais (CST), o tratamento R14 apresentou no máximo estresse aumento de 56% em relação ao controle (Fig.2G). Na reidratação, não foram observadas diferença estatística entre os tratamentos (Fig. 2H).

Os pigmentos cloroplastídicos, no máximo estresse, apresentaram aumento em R14 de 111% em CHL a, 134% em CHL b, e 97% em CAR em relação ao controle (Fig. 3A,C,E) Na reidratação não foram observadas diferenças entre os tratamentos (Fig. 3B, D, F).

ANATOMIA FOLIAR

A folha de *Cenostigma pyramidale*, apresenta mesofilo organizado heterogeneamente do tipo dorsiventral, parênquima paliçádico na face superior e uma camada de parênquima lacunoso inferior, com epidermes abaxial e adaxial formada por apenas uma camada de células e recobertas por uma cutícula delgada (Fig.9). Estômatos distribuídos apenas na face abaxial da

epiderme, caracterizando a folha como hipoestomática. Os estômatos apresentam projeções de sua parede periclinal das células guarda (Fig.8.4), formando uma cripta supraestomática, e em um dos indivíduos que passaram pelo tratamento de rega diária (RD) foi observada uma câmara subestomática (Fig. 10).

Presença de tricomas tectores multicelulares distribuídos em ambas as faces da epiderme (Fig. 8.1), ductos de taninos sempre presentes, mais densos em folhas que apresentaram injúrias causadas por cochonilha (Fig. 8.3). Nervura central sifonostélica, cilindro vascular apresenta duas camadas de células da bainha com crescimento secundário, com cinco a seis feixes de xilema alternados com o floema e presença de cristais encontrados principalmente na face adaxial das nervuras foliares (Fig. 8.5).

CARACTEREZAÇÃO ANATOMICA FOLIAR

No máximo estresse, a densidade estomática apresentou redução de 14% em R7 e 30% em R14, em relação ao controle (Fig.4A). Na reidratação, um aumento de 48% em R7 e 21% em R14, foram observados em relação ao controle (Fig 4B). O índice estomático no máximo estresse não diferiu entre os tratamentos (Fig. 4C). Já na reidratação, os tratamentos R7 e R14 apresentaram valores superiores em 22% e 11% respectivamente em relação ao controle (Fig 4D).

A cutícula, na face adaxial, no máximo estresse foi superior em 38% em R7 e 25% em R14, em relação ao controle (Fig. 5A). Na reidratação não foram observadas diferenças estatísticas entre os tratamentos (Fig. 5B). A cutícula, na face abaxial, apresentou aumento de 12% em R7 e 66% em R14, enquanto ocorreu redução de 14% em RD, todos em relação ao controle (Fig. 5C). Na reidratação, os tratamentos R7 e R14 apresentaram aumentos de 15% e 25% em relação ao controle (Fig. 5D).

Na face adaxial, a epiderme no máximo estresse apresentou redução de 11% em RD e 17% em R7, em relação ao controle (Fig. 6A). Na reidratação, somente o tratamento R7 apresentou valores 20% superiores ao controle (Fig. 6B). Na face abaxial, na epiderme foram observadas reduções de 10% em RD e R7, 7% em R4, em relação ao controle no máximo estresse (Fig 6C). Na reidratação, a epiderme do tratamento R7 foi 17% mais densa que o tratamento controle (Fig. 6D).

No máximo estresse, o parênquima lacunoso foi superior em 12% em RD e 13 em R7, em relação ao controle (Fig. 7A). Na reidratação, a espessura do parênquima lacunoso foi menor em 17% em RD, 14% em R7 e 18 em R14, todos em relação ao controle (Fig 7B).

O parênquima paliçádico (PP) apresentou reduções de 35% em RD e 20% em R7, enquanto apresentou aumento de 6% em R14, todos em relação ao controle no máximo estresse (Fig. 7C). Na reidratação, os tratamentos apresentaram aumento de 11% em RD, 17% em R7 e 27 em R14, em relação ao controle (Fig. 7D). A espessura do mesofilo no máximo estresse apresentou redução de 11% em RD comparado ao controle (Fig.7E), enquanto na reidratação não foram observadas diferenças entre tratamentos (Fig. 7F).

DISCUSSÃO

MEDIDAS DO CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA E DA UMIDADE DO SOLO

Através do conteúdo relativo foi possível observar que o desempenho das plantas que foram submetidas a rega a cada quatorze dias (R14), apresentou maior retenção de água, e maior taxa de umidade, em relação as submetidas a tratamentos mais leves durante o período de estiagem, demonstrando que essa espécie respondeu melhor se demonstrando mais preparada em uma situação de déficit hídrico. No entanto, indo em contraponto aos dados observados, no trabalho de Falcão *et al* (2014) foi observado que o potencial hídrico e a umidade do solo durante período de seca, tende a ser maior em áreas que não passaram por déficit anterior significativo, do que em áreas que já tiveram contato com algum período de estiagem.

Tendo isso como base, os dados se apresentaram de forma favorável para o tratamento mais rigoroso (R14) durante a estiagem, onde foi apresentado também uma baixa densidade estomática, podendo levar a baixa taxa de transpiração, e melhor controle estomático. Enquanto na reidratação houve alto desempenho das plantas de tratamentos mais leves, exemplo o R7, o que pode estar relacionada com uma maior elasticidade da célula devido a vários fatores como a cutícula muito delgada (Richardson; Berlyn, 2002).

ANÁLISES BIOQUÍMICAS DO TECIDO VEGETAL

Os aminoácidos livres totais (ALT) tiveram, no ME, melhor desempenho nos tratamentos mais severos, onde ficou com maior concentração no R14, o que provavelmente deveu-se a

proteólise, decorrente de rápida resposta a períodos secas que a *C. pyramidale* já apresenta, adaptação que responde em defesa ao aumento da liberação de espécies reativas de oxigênio (Oliveira *et al.*, 2013).

Agentes como aminoácidos livres e proteínas agem na resposta da tolerância de déficit abiótico, estimulado por salinidade por exemplo, na tentativa de controlar o potencial hídrico da planta (Matias, 2019; Hakim *et al.*, 2017), fator esse, importante também na resposta ao estresse hídrico, que determina as plantas mais bem adaptadas pela pressão de seleção, indicando que nesse experimento, o tratamento mais severos (R7 e R14) tiveram, nesse parâmetro, as respostas mais rápidas e eficientes a estiagem sofrida.

Enquanto, podemos observar uma alta taxa de prolina no tratamento de R7, que é, também, um agente regulatório e antioxidante importante, relacionado à tolerância a seca, resultante do aumento de ALT devido a proteólise (Hsiao, 1973), no entanto, pode indicar que o tratamento R7, não estava previamente apto a passar pelo estresse e teve que investir ainda, na produção de um componente mais potente contra seca, enquanto o R14, respondeu de forma eficiente, de forma que não precisou modificar sua taxa de prolina, pois já tinha outras estratégias mais eficientes, como a utilização de ALT.

De acordo com Larcher (2000), um período de déficit hídrico que causa estresse é característico pelo aumento da demanda de energia necessária para manutenção e sobrevivência da planta, ficando acima da produtividade, o que leva a modificação das funções fisiológicas da planta no início, e logo após a ação dos componentes adaptativos que são ativados pelo descontrole celular (Farrar, 1993), o que pôde ser observado em R7.

Aumento de carboidrato, assim como PST, prolina e fenóis, pode ajudar na dissolução de embolias, além da osmorregulação, manutenção da turgência celular, garante a sobrevivência de espécies, de forma que agem em conjunto no gerenciamento da água na planta, mesmo durante déficit hídrico (Zhou *et al.*, 2017), esse aumento benéfico à planta foi apresentado pelos tratamentos durante o ME.

Maiores concentrações de pigmentos durante o ME registrada pelo tratamento de R14, indicando alto investimento em fotossíntese, demonstrando que o tratamento foi o mais eficiente em passar pelo período. Enquanto a menor concentração foi demonstrada pelo tratamento de rega diária (RD). A redução de pigmentos pode ser uma estratégia do indivíduo para diminuir os danos oxidativos que se agravam em períodos de deficiência de água (Frosi *et al.* 2017) o que foi observado na RD. Em contraponto, a presença de CAR, pode ajudar na proteção do aparelho fotossintético e diminuição de espécies reativas de oxigênio (ROS) juntamente com os taninos e enzimas antioxidantes, além de estar sendo citada na construção de adaptação a

longo prazo a déficit provocado por raios UV, em cenários de seca apresenta papel antioxidante (Bhargava; Sawant, 2013), o que indicaria um mal desempenho de RD, enquanto o R14 manteve suas taxas de pigmentos altas.

ANÁLISE COMPARATIVA DA ANATOMIA FOLIAR

Os estômatos apresentam projeções de sua parede periclinal das células guarda, formando uma cripta supraestomática, característica comum em plantas de ambientes áridos objetivando a redução da taxa de transpiração (Rasmunssen, 1987), e em um dos indivíduos que passaram pelo tratamento de rega diária foi localizada uma câmara subestomática bem desenvolvida, esse aumento pode ser algo interessante para reter CO₂, vapor de água, ao reduzir a abertura estomática, característica também apresentadas por indivíduos que buscam contornar problemas referentes a déficit hídrico.

A densidade estomática foi demonstrada bem determinada entre os tratamentos, onde ficou mais baixa no tratamento de R14 e maior nos tratamentos mais leves durante o ME, vindo a mudar de cenário durante a reidratação, onde o tratamento R7 apresentou maior taxa estomática, com o R14 em segundo lugar. Enquanto isso o índice estomático apresentou estabilidade entre os tratamentos no ME, o que segundo Demarly, (1972) corresponde ao normal, tendo em vista que o índice não muda muito dentro de uma espécie. O tratamento R7 teve o menor índice, enquanto o R14 teve o menor. Enquanto na RE o R7 e R14 ficaram igualmente maiores no parâmetro.

De acordo com Dufour (1887) a densidade estomática é influenciada diretamente pela quantidade de luz recebida, mas é fato que o controle da folha sobre esse, depende além de tudo da quantidade por área, quanto menos estômatos por área, melhor o controle e melhor o controle sobre a transpiração. Enquanto Falcão *et al* (2014) relatou maior condutância estomatal em plantas que já haviam passado por déficit anterior, e conseqüentemente maior taxa de transpiração, enquanto as mais novas tiveram maior eficiência do uso da água.

Fechamento estomático, ocorre não só pela tentativa da planta de diminuir a transpiração, mas também de diminuir a taxa fotossintética, com o intuito de diminuir a assimilação de CO₂ para que haja menor criação de ROS. Um fator considerado regulatório fotossintético e respiratório, é a concentração de carboidratos solúveis, esses são usados para crescimento e manutenção celular (Long *et al.*, 1994).

Mas de acordo com Brainerd e Fuchigami (1982), as plantas que cresceram sob condições mais favoráveis teriam maior dificuldade para controlar seus estômatos, o que seria apresentado como fator negativo em condições de seca, e submeteria aos indivíduos uma forte pressão de seleção, o que foi observado de forma sucinta nos tratamentos estudados, onde, mesmo em condições de falta de água prolongada, os tratamentos mais severos conseguiram, ainda assim, utilizar a quantidade limitada de estômatos disponíveis na superfície foliar para obter a maior taxa fotossintética entre os tratamentos, efetivando a eficiência da memória contra déficit hídrico, principalmente no tratamento de R14.

A falta de água atua diretamente no comportamento estomatal, como já foi discutido, vai limitar o CO₂ dentro da célula, originando um excesso de espécies reativas de oxigênio (ROS), essa alteração pode causar danos sérios ao aparelho fotossintético e taxa de clorofilas, o que pode ser evitado por personagens importantes como presença de CAR, e esses danos também podem ser revertidos por antioxidantes como taninos e ALT como já foi discutido (Bhargava; Sawant, 2013) sugerindo que essa alteração é uma adaptação a falta de água por *C. pyramidale*.

A cutícula apresentou aumento considerável nos tratamentos R14 e R7 no ME, embora esse aumento não seja relevante em relação a perda de água da planta, é um aspecto importante levando em conta a proteção que essa oferece contra herbívoros e raios ultra violeta (Schuster *et al.*, 2016). A cutícula na face abaxial da folha, no tratamento de RD, se apresentou menos espessa em relação ao controle durante o ME, enquanto no tratamento de R14, teve disparado, o maior índice de espessura da cutícula no face abaxial no ME, demonstrando investimento na proteção de seus estômatos, já que na espécie estudada, os estômatos foram encontrados apenas na face abaxial. Já na reidratação, ocorreu um decréscimo de todos os tratamentos em relação a seca.

A menor espessura da epiderme na seção adaxial durante o ME foi registrada no tratamento de R7, enquanto o R14 ficou com a maior espessura de epiderme apresentado no experimento, não diferenciando do controle. No geral as epidermes na face abaxial ficaram delgada em relação ao controle, estável nos tratamentos. Já na reidratação ocorreu variação entre elas, ambas faces epidérmicas ficaram maiores no tratamento R7 e estáveis nos demais, fator esse que pode ter sido em decorrência da modificação da turgência e redirecionamento de recursos no mesofilo (Bongi *et al.*, 1987).

Presença de tricomas tectores multicelulares distribuídos em ambas as faces da epiderme, que tem como principal função a proteção contra raios ultra violeta (Baldini *et al.*, 1997), foram encontrados em abundância, sem contado direto aparente com ductos localizados no mesofilo. Os ductos de taninos encontrados são aparentemente usados para defesa contra herbivoria

(Jiang, 2004; Su *et al.*, 2005), observando que em indivíduos que apresentaram injúrias nas folhas sofreram ataques durante o experimento, apresentaram ductos mais robustos com mucilagem abundante. Também, como meio de defesa, característico de xerófitas, foram encontrados cristais, principalmente na face adaxial das nervuras foliáreis supostamente também atuavam na proteção contra raios ultravioletas (Gasson; Warner; Lewis, 2009).

Não foram encontrados sinais de esclerofilia na área mesófila, visto que é um recurso caro (Ribeiro *et al.*, 2021), a espécie não optou por essa estratégia, em vez disso, fez várias trocas foliares durante o período do experimento, o que pode ter diminuído a necessidade de investir na durabilidade da folha (Girardin *et al.*, 2014).

O mesofilo em ME apresentou estabilidade entre os tratamentos, apresentando pouca diferença, onde a menor espessura foi apresentada pelo tratamento de RD. O parênquima lacunoso ocupa maior parte do mesofilo nos tratamentos, exceto em R14 que ficou com a espessura do parênquima lacunoso pouco menor que a do paliçádico, tendo em vista que o parênquima lacunoso é um tecido de armazenamento com grandes espaços vazios, enquanto o paliçádico se responsabiliza pela função fotossintética.

É característico do plantas de ambientes áridos, que convivem com estresse hídrico e adaptadas a esse, ter menor espessura de parênquima lacunoso e um investimento no tecido fotossintético (Richardson; Berlyn, 2002), conjunto encontrado no tratamento de R14, que apresentou a maior taxa fotossintética e melhor desempenho diante do estresse entre os tratamentos durante o ME. Demonstrado também na reidratação, onde o parênquima paliçádico apresentou um aumento no tamanho em relação ao ME, e variação entre os tratamentos, ficando maior em R14, enquanto o lacunoso se mostrou diminuir em relação ao ME, ficando estável entre os tratamentos durante o período.

Ribeiro *et al* (2021) também observou o aumento das espessuras dos tecidos enquanto as plantas se recuperavam de déficit sofrido por seca, assim como presença de compostos fenólicos em ductos e amido no mesofilo. É característico de folhas de ambientes mais áridos terem superfície e volume reduzido por adaptação (Richardson; Berlyn, 2002) o que foi demonstrado no ME, que segundo Chartzoulakis *et al* (2002) é um mecanismo primário para suportar melhor a pressão de hidrostática negativa (Fan *et al.*, 1994) que foi maior nos tratamentos que haviam passado por déficits moderados como o tratamento de rega diária.

Foi relatado perda de espaços intracelulares de acordo com aumento do déficit, devido a redução do volume do mesofilo, mesmo que essa perda prejudique a difusão de CO₂ (Mediavilla *et al.*, 2001) entre outras alterações que outros parâmetros possam causar, essas características

são eficientes contra a seca por limitar a perda de água, de forma a ocasionar baixa condutância celular (Bongi *et al.*, 1987).

A presença de um parênquima esponjoso abundante em tratamentos mais estressados de acordo com Barcelar (2003) está relacionada com a facilitação da difusão do CO₂ por proporcionar uma organização favorável do mesofilo para sobreviver a períodos de seca, também é um parâmetro importante já que as reservas são direcionadas para este, considerando que o pré-contato com pequenas intervalos de falta de água afeta a reação do armazenamento da folha durante uma falta de água prolongada demonstrados nesse experimento.

Outros aspectos foram apresentados ainda pelas plantas de acordo com a intensidade do déficit no decorrer da recuperação, como o espessamento de mucilagens em ductos usadas muitas vezes não só para proteção contra herbivoria, mas também na retenção de água através da pressão osmótica (Jiang, 2004; Su *et al.*, 2005). No estudo feito por Ribeiro *et al* (2021), foi demonstrada substâncias lipídicas na epiderme de *Cenostigma pyramidale*, presença de fenóis (principalmente taninos) e amido no mesofilo.

Ribeiro encontrou ainda, suberina em folhas que haviam sofrido herbivoria, substância que atribui proteção contra déficit biótico. Alto teor fenólico, atividade de redução de oxigênio reativo tendo ação antioxidante primária, torna a planta interessante economicamente nesse aspecto, podendo precipitar proteínas para tornar a folha implantável para predadores (Silva *et al.*, 2011).

Segundo Hura *et al* (2012), os fenóis podem ser usados também pela planta como proteção ao aparelho fotossintético através da formação de pontes na parede celular com carboidratos que impediriam a perda de água. Os taninos encontrados nos ductos abundantes dos indivíduos de tratamentos mais severos durante o ME, são importantes na defesa química e mecânica, contra luz UV, herbivoria, parasitismo e perda de água (Boeger; Wisniewski, 2003) sugerindo preparo e eficiência dos mesmos na atuação contra o déficit hídrico.

AGRADECIMENTOS

Pela concessão da bolsa, os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

REFERÊNCIAS

- Bacelar, E. A., Correia, C. M., Moutinho-Pereira, J. M., Goncalves, B. C., Lopes, J. I., & Torres-Pereira, J. M. G. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24(2), 233–239. doi:10.1093/treephys/24.2.233
- Barrs, H. D.; Weatherley, P. E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, v. 15, n. 3: 413-428.
- Bates, L.S.; Waldren, R.P.; Teare, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, v. 39: 205–207.
- Baldini, E., O. Facini, F. Nerozzi, F. Rossi and A. Rotondi. 1997. Leaf characteristics and optical properties of different woody species. *Trees* 12:73–81.
- Bhargava, S., & Sawant, K. (2012). Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*, 132(1), 21–32. doi:10.1111/pbr.12004
- Boeger, M. R. T., & Wisniewski, C. (2003). Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(1), 61–72. doi:10.1590/s0100-84042003000100007
- Bongi, Guido & Mencuccini, Massimo & G., Fontanazza. (1987). Photosynthesis of olive leaves - Effects of light flux density, leaf age, temperature peltates and H₂O vapour pressure deficit on gas-exchange.. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. American Society for Horticultural Science. 112. 143-148.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, v. 72: 248–254.
- Brainerd, K. E., & Fuchigami, L. H. (1982). Stomatal Functioning of In Vitro and Greenhouse Apple Leaves in Darkness, Mannitol, ABA, and CO₂. *Journal of Experimental Botany*, 33(3), 388–392. doi:10.1093/jxb/33.3.388
- Cardoso, D.; Queiroz, L.P. “Diversidade de Leguminosae nas Caatingas de Tucano, Bahia: implicações para a fitogeografia do semi-árido do Nordeste do Brasil”. *Rodriguésia*, v.58, 2007 , p.379–391. 1
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., Kofidis, G., Bosabalidis, A., & Nastou, A. (2002). Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, 95(1-2), 39–50. doi:10.1016/s0304-4238(02)00016-x
- Demarly, Y., 1972. *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 187-200. 1976. *Ibid.*, 26, 117-38.
- Dubois, M.; Gilles, K. A.; Hamilton, J. K.; Rebers, P. A.; Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, v. 28: 350–356.
- Dufour, L., 1887. *Ann. Sci. nat (Bot)*, 7, 311-413.
- Falcão, H. M., Medeiros, C. D., Silva, B. L. R., Sampaio, E. V. S. B., Almeida-Cortez, J. S., & Santos, M. G. (2014). Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *Forest Ecology and Management*, 340, 62–69. doi:10.1016/j.foreco.2014.12.029

- Fan, S., Blake, T. J., & Blumwald, E. (1994). The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiologia Plantarum*, 90(2), 408–413. doi:10.1111/j.1399-3054.1994.tb00406.x
- Frosi, G.; Barros, V. A.; Oliveira, M. T.; Santos, M.; Ramos, D. G.; Maia, L. C.; Santos, M. G. (2016). Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. *Journal of plant physiology*, v. 207: 84–93.
- Girardin, C.A.J., Doughty, C.E., Malhi, Y., 2014. Herbivory makes major contribution to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecol. Lett.* 17, 324–332. doi:10.1111/ele.12233
- Hakim, Ullah, A., Hussain, A., Shaban, M., Khan, A. H., Alariqi, M., ... Munis, M. F. H. (2018). Osmotin: A plant defense tool against biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 123, 149–159. doi:10.1016/j.plaphy.2017.12.012
- Hura, T., Hura, K., Dziurka, K., Ostrowska, A., Bączek-Kwinta, R., & Grzesiak, M. (2012). An increase in the content of cell wall-bound phenolics correlates with the productivity of triticale under soil drought. *Journal of Plant Physiology*, 169(17), 1728–1736. doi:10.1016/j.jplph.2012.07.012
- Jensen, W.A. (1962) *Botanical histochemistry: principles and practice*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Jiang, G.M., 2004. *Plant Eco-physiology*. Higher Education Publishing House, Beijing, 316.
- Johansen, D.A. (1940) *Plant microtechnique*. 3rd ed. Paul B. Hoeber, Inc, New York. Kerbauy, G. B. *Fisiologia Vegetal*. 2019. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 420 p. ISBN: 9788527735339.
- Krauss, P., Markstadter, C., & Riederer, M. (1997). Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species. *Plant, Cell and Environment*, 20(8), 1079–1085. doi:10.1111/j.1365-3040.1997.tb00684.x
- Lichtenthaler, H. K.; Buschmann, C. (2005). Chlorophylls and Carotenoids: Measurement And Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, v. 2–2: 171–178.
- Matias, J. R. Vulnerabilidade de sementes de *Cenostigma pyramidale* (TUL.) aos déficits abióticos. 2019. 68f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró-RN, 2019
- Mediavilla, Sonia & Escudero, Alfonso & Heilmeyer, H. (2001). Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: Interspecific and intraspecific comparisons. *Tree physiology*. 21. 251-9. 10.1093/treephys/21.4.251.
- Oliveira, L. M. *et al.* 2013. Pigmentos fotossintetizantes, aminoácidos e proteínas em plantas jovens de graviola submetida ao déficit hídrico. *Revista Agroecossistemas*, 5 (1), 39-44. DOI: <http://dx.doi.org/10.18542/ragros.v5i1.1409>.
- Purvis, M., Collier, D. & Walls, D. (1964) *Laboratory techniques in botany*. Butterworths, London.

- Rasmunssen, H. 1987. Orchid stomata - structure, differentiation, function, and phylogeny. In: Arditti, J. (Ed.). *Orchid Biology: Reviews and Perspectives, IV*. Cornell University Press, New York, p.105-138.
- Ribeiro, Izabella & Arruda, Emilia & Oliveira, Antonio & Almeida-Cortez, Jarcilene. (2021). Physical And Chemical Defenses Of *Cenostigma Pyramidale* (Fabaceae): A Pioneer Species In Successional Caatinga Areas. *Revista Caatinga*. 34. 398-409. 10.1590/1983-21252021v34n216rc.
- Richardson, A. D., & Berlyn, G. P. (2002). Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. *Tree Physiology*, 22(7), 499–506. doi:10.1093/treephys/22.7.499
- Schuster, A.-C., Burghardt, M., Alfarhan, A., Bueno, A., Hedrich, R., Leide, J., ... Riederer, M. (2016). Effectiveness of cuticular transpiration barriers in a desert plant at controlling water loss at high temperatures. *AoB Plants*, 8, plw027. doi:10.1093/aobpla/plw027
- Silva CH, Sobrinho TJ, e Castro VT, Lima Dda C, de Amorim EL. Antioxidant capacity and phenolic content of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. and *Sapium glandulosum* (L.) Morong from Northeastern Brazil. *Molecules*. 2011 Jun 7;16(6):4728-39. doi: 10.3390/molecules16064728. PMID: 21654579; PMCID: PMC6264687.
- Sousa, Leide & Santos, Brenda & Medeiros, Maria & Lima, Izabela & Santos-Filho, Francisco & Santana, Ana & Moreno, Lina & Nunes, Lívio. (2020). *Poincianella pyramidalis* (Tul) L.P. Queiroz: A review on traditional uses, phytochemistry and biological-pharmacological activities. *Journal of Ethnopharmacology*. 264. 113181. 10.1016/j.jep.2020.113181.
- Su, P.X., AN, L.Z., MA, R.J., LIU, X.M., 2005. Kranz anatomy and C4 photosynthetic characteristics of two desert plants, *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum*. *Acta Phytoecol. Sin.* 29 (1), 1–7.
- Torre, Sissel & Fjeld, Tove & Gislerød, Hans & Moe, Roar. (2003). Leaf Anatomy and Stomatal Morphology of Greenhouse Roses Grown at Moderate or High Air Humidity. *J Am Soc Hortic Sci.* 128. 10.21273/JASHS.128.4.0598.
- Viégas, A. P. Técnica de cortes à mão livre. *Bragantia* [online]. 1943, v. 3, n. 8 [Acessado 2 Agosto 2022] , pp. 193-198. Disponível em: <<https://doi.org/10.1590/S0006-87051943000800001>>. Epub 28 Jun 2010. ISSN 1678-4499. <https://doi.org/10.1590/S0006-87051943000800001>.
- Xue, G.-P., McIntyre, C. L., Jenkins, C. L. D., Glassop, D., van Herwaarden, A. F., & Shorter, R. (2007). Molecular Dissection of Variation in Carbohydrate Metabolism Related to Water-Soluble Carbohydrate Accumulation in Stems of Wheat. *PLANT PHYSIOLOGY*, 146(2), 441–454. doi:10.1104/pp.107.113076
- Zhou, R., Yu, X., Ottosen, CO. *et al.* Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress. *BMC Plant Biol* 17, 24 (2017). <https://doi.org/10.1186/s12870-017-0974-x>

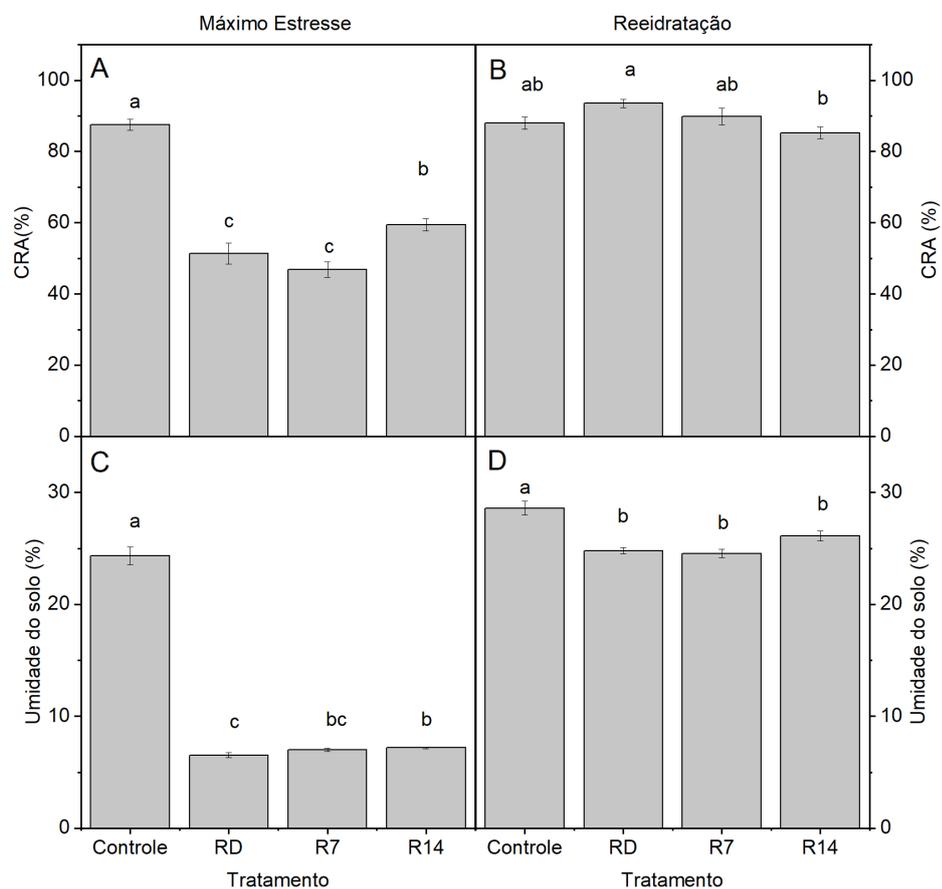


Figura 1. Conteúdo relativo de água das folhas (CRA) (A e B) e umidade do solo (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 5 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

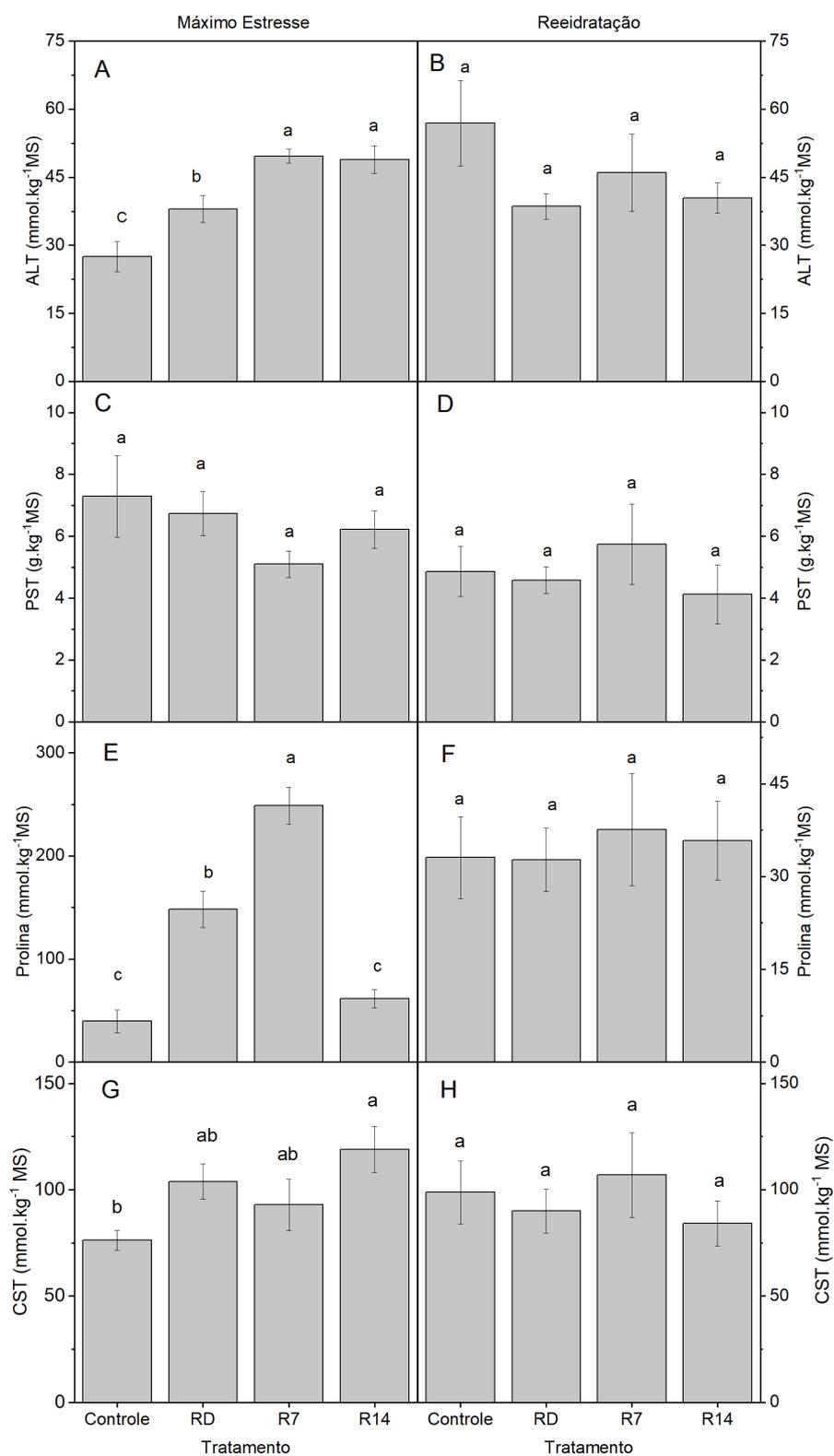


Figura 2. Aminoácidos livres totais (ALT) (A e B), proteínas solúveis totais (PST) (C e D), prolina e carboidratos solúveis totais (CST) (G e H) em plantas jovens *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 5 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

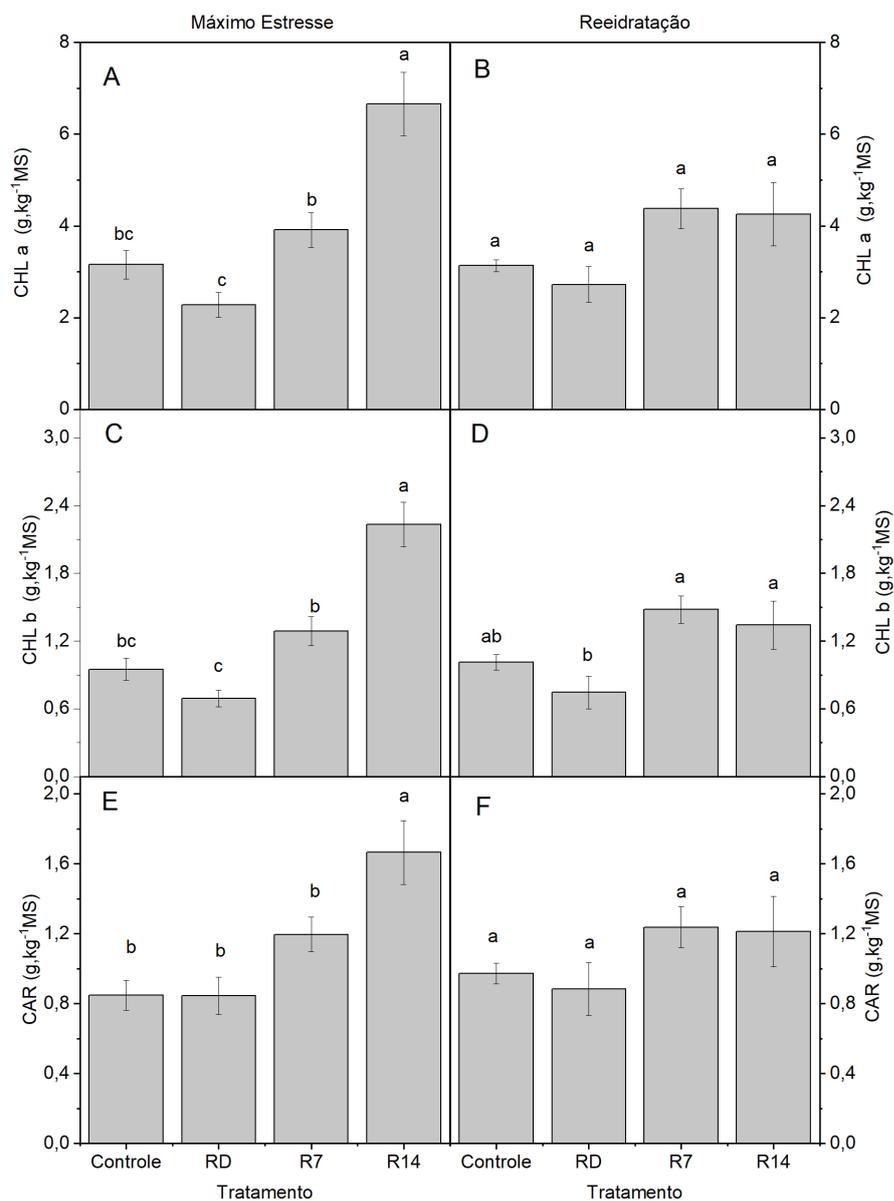


Figura 3. Quantificação de pigmentos fotossintéticos; clorofila a (ChL a) (A e B), clorofila b (ChL b) (C e D) e carotenoides (CAR) (E e F) em plantas jovens *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 5 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

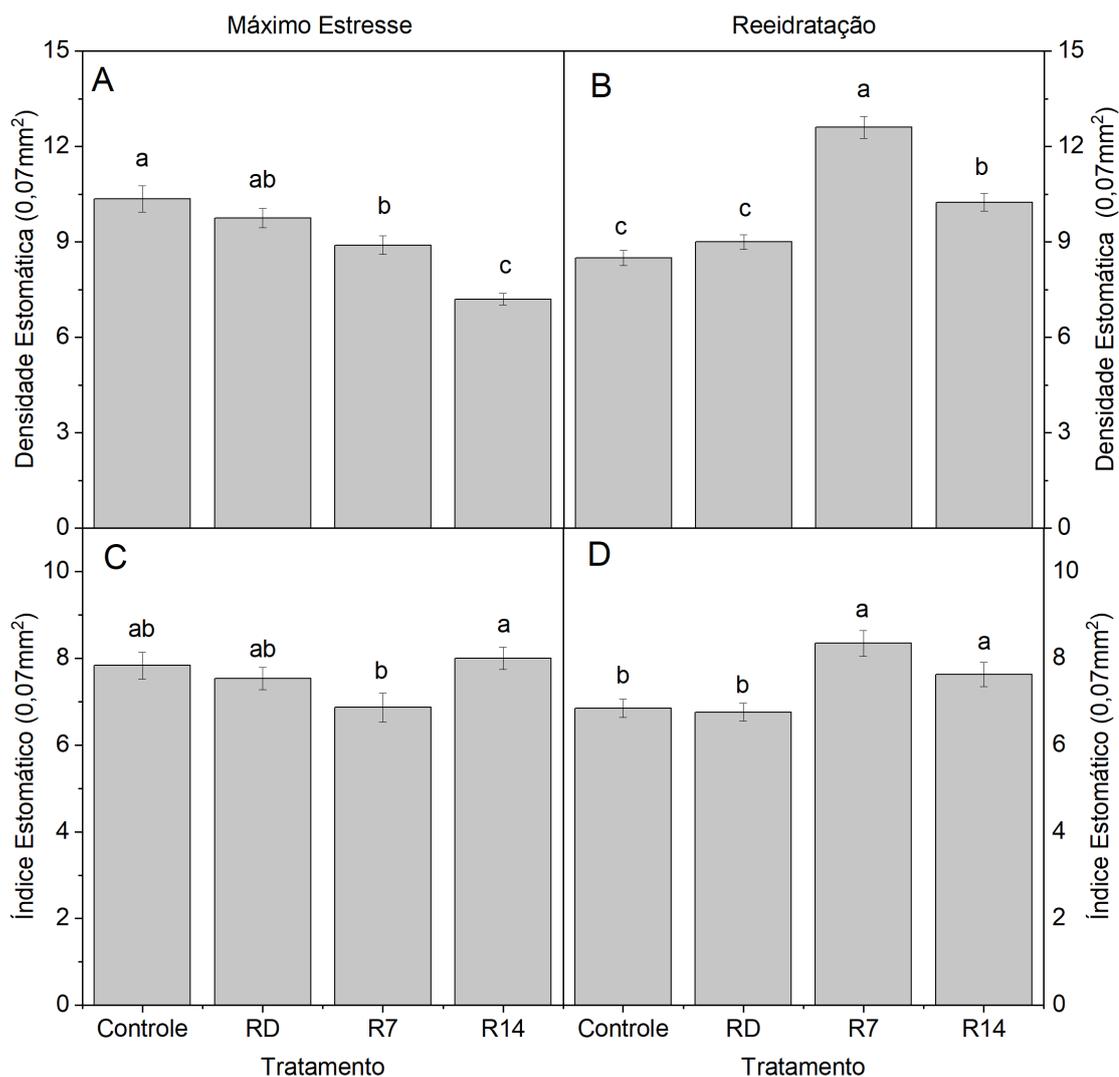


Figura 4. Densidade (A e B) e índice (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

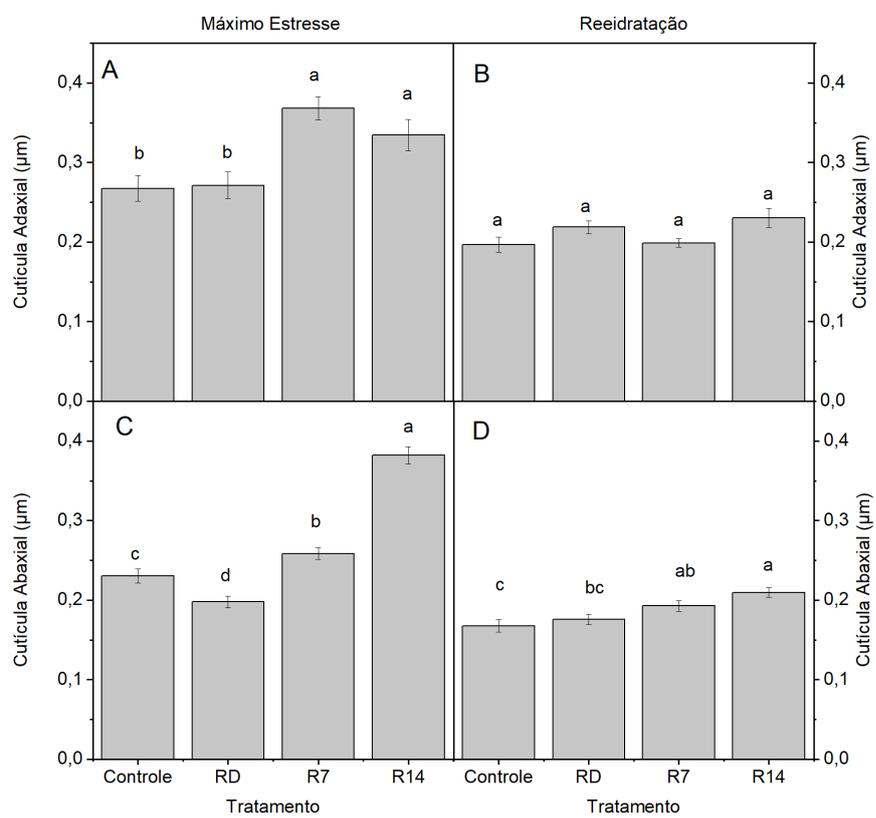


Figura 5. Espessuras das cutículas foliares + parede periclinal, adaxiais (A e B) e abaxiais (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

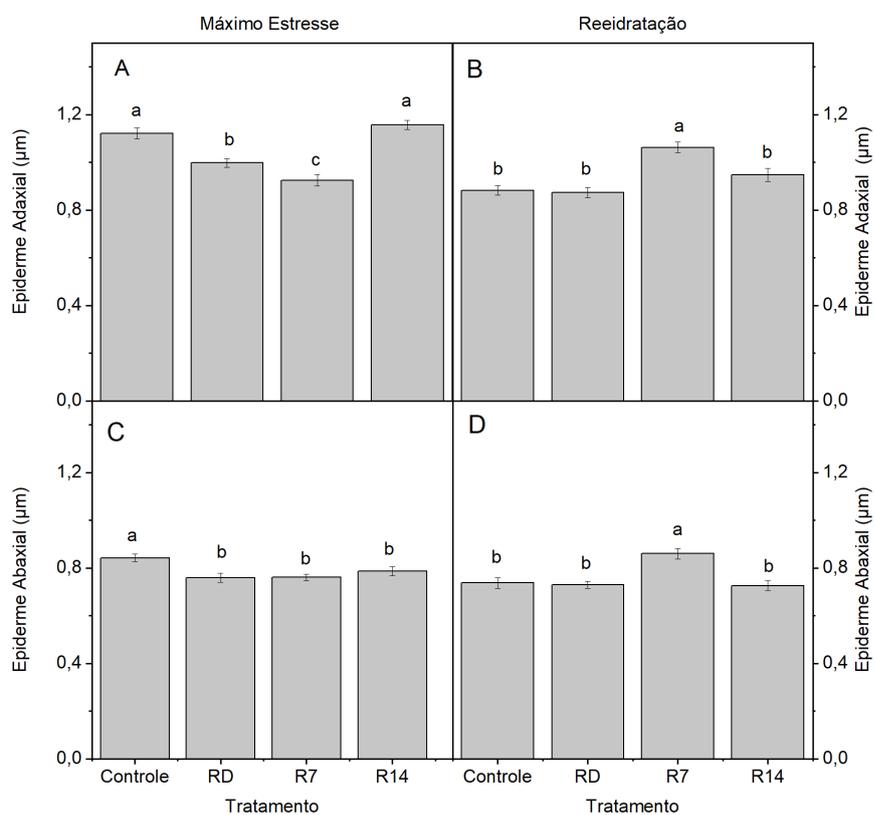


Figura 6. Espessuras das epidermes foliares, adaxiais (A e B) e abaxiais (C e D) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

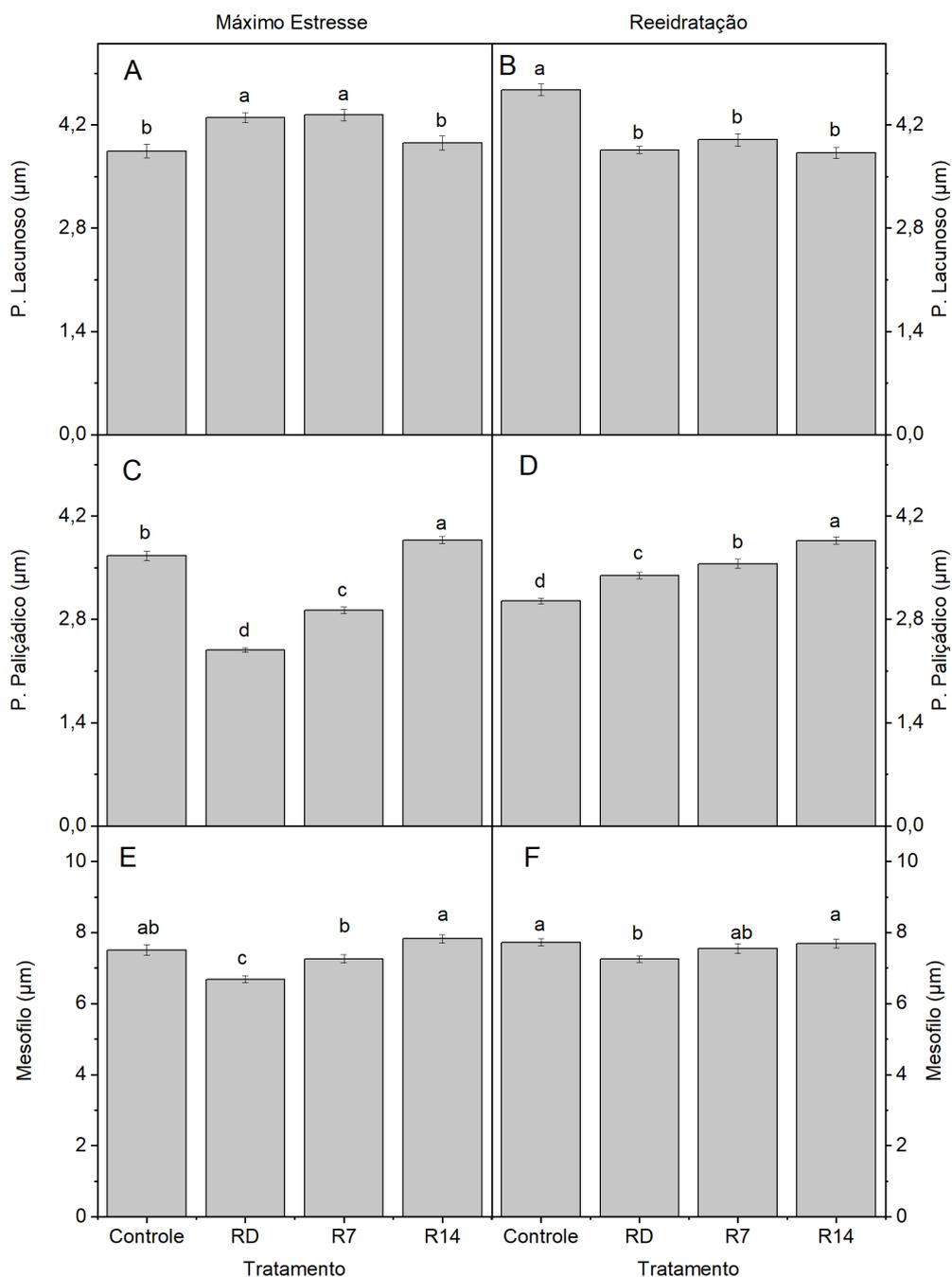


Figura 7. Espessuras dos parênquimas paliçádico (A e B) e lacunoso (C e S), e espessura mesófila (E e F) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* submetidas a tratamentos de rega diária (RD), rega a cada sete dias (R7) e rega a cada quatorze dias (R14) durante máximo estresse e reidratação. Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 3 \pm$ erro padrão), e letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

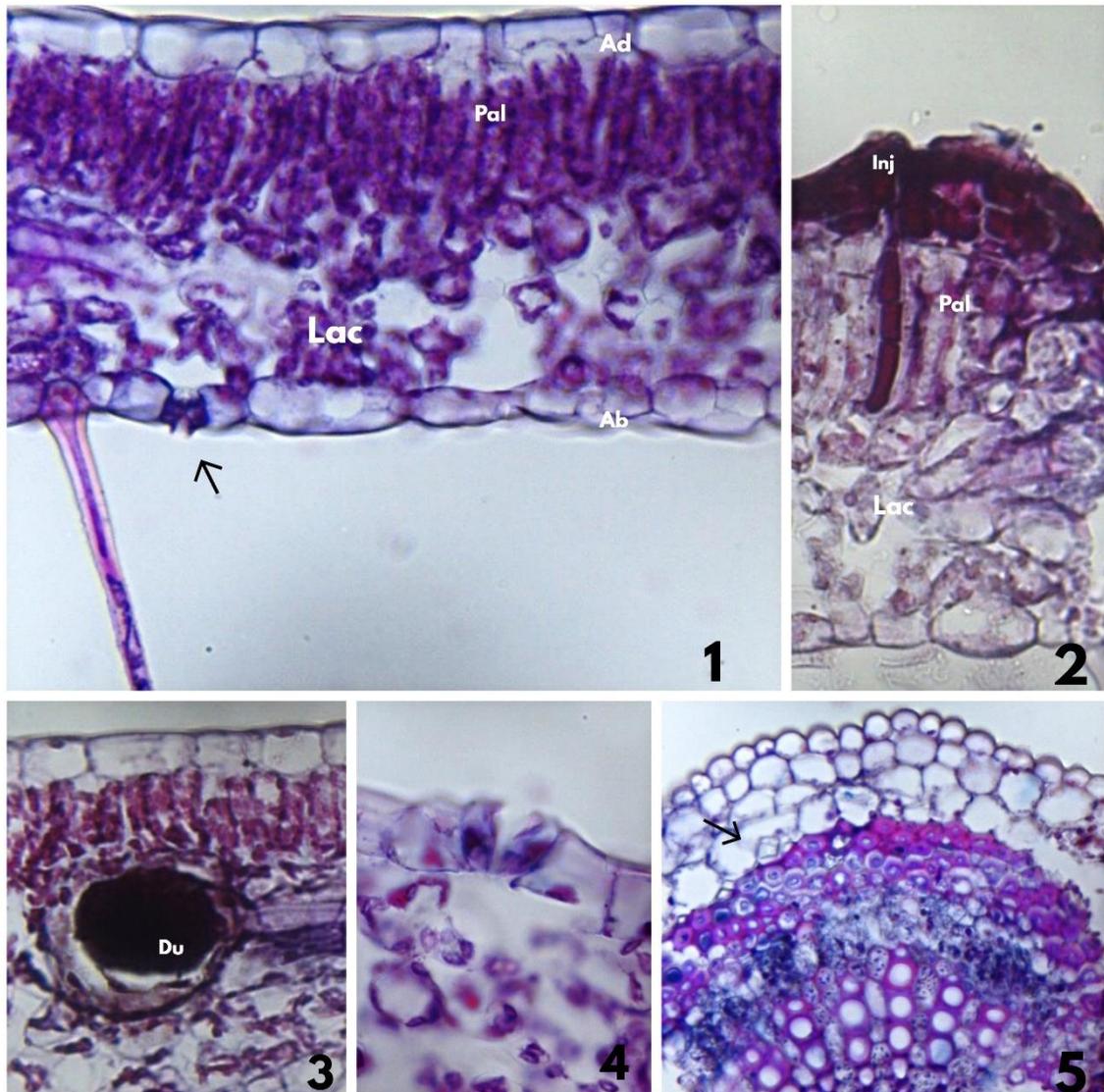


Figura 8. Mesofilo heterogêneo dorsiventral de *Cenostigma pyramidale*. Estômato com cripta supraestomática (seta), com tricoma tector multicelular representado lateralmente. Ad.: Epiderme adaxial; Ab.: Epiderme abaxial; Pal.: Parênquima paliçádico; Lac.: Parênquima esponjoso. 2. Injúria formada por herbivoria na parte superior do mesofilo. 3. Ducto de tanino no mesofilo da folha. Duc.: Ducto. 4. Estômato na epiderme abaxial com cripta supraestomática. 5. Nervura central com cristais (seta).

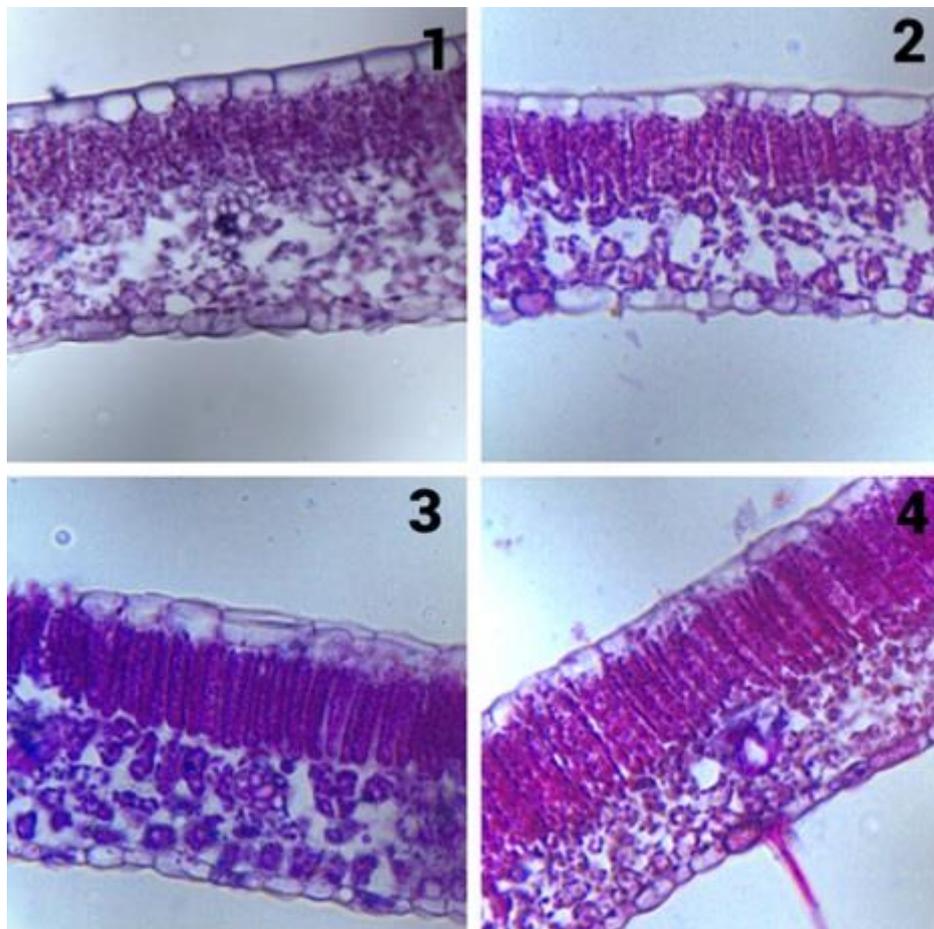


Figura 9. Microscopia óptica de luz demonstrando diferenças anatômicas entre tratamentos. 1.: Controle; 2.: Rega diária; 3.: Rega a cada sete dias; 4.: Rega a cada quatorze dias.

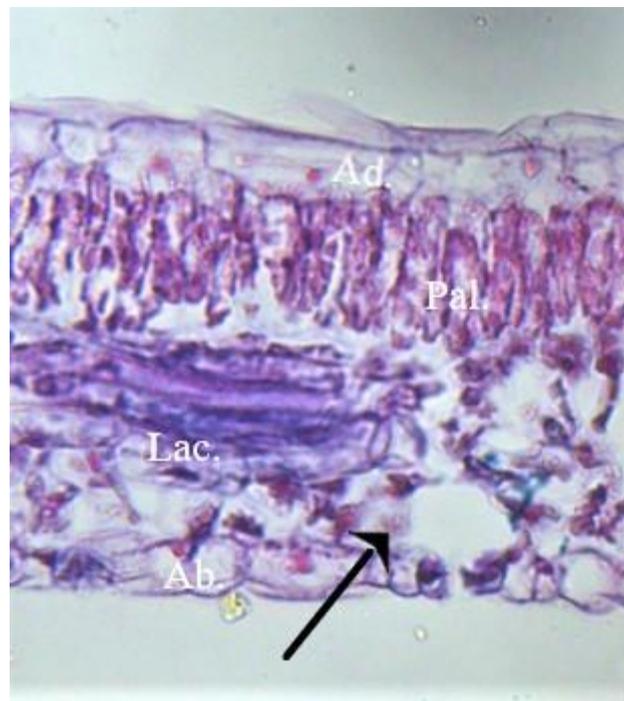


Figura 10. Indivíduo 22 da rega diária demonstrando câmara subestomatica. Seta: Câmara subestomatica. Ad.: Epiderme adaxial; Ab.: Epiderme abaxial; Pal.: Parênquima paliçádico; Lac.: Parênquima esponjoso.

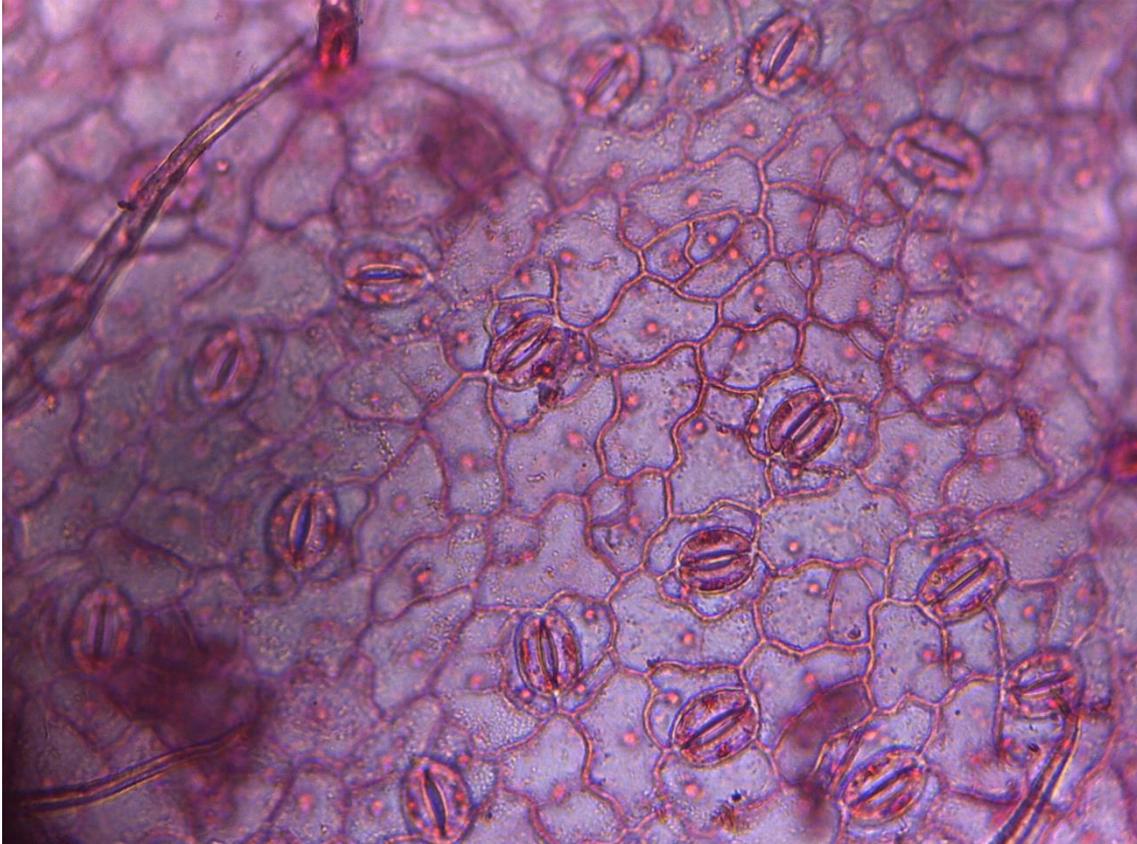


Figura 11. Corte paradérmico demonstrando formação de células epidérmicas de *Cenostigma pyramidale* e estômatos (seta).

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A espécie estudada apresentou aumento de PST, ALT e CST nos tratamentos, relacionados com a defesa contra déficit hídrico, que tem papel também osmoprotetor, de forma que agem no gerenciamento da água na planta. Foi visto também alta eficiência fotossintética durante a seca do tratamento de R14, conseguindo aumentar o ritmo de produção durante esse período e mantendo a eficiência contra o período de déficit hídrico em todos parâmetros analisados.

Embora, não na mesma intensidade de eficiência, tanto o tratamento de R7 quando o de R14 se mostraram efetivos quanto ao déficit hídrico sofrido, mostrando a ocorrência de memória referente a estresse de *Cenostigma pyramidale*. O contato prévio com déficit hídrico durante o crescimento e desenvolvimento da planta afeta positivamente os indivíduos, proporcionando mudanças bioquímicas e anatômicas visíveis em suas folhas que apresentaram produção de taninos e fenóis em resposta ao estresse, redirecionamento de recursos pelo mesófilo em R14, investimento em cutícula, tricomas e artifícios como câmaras e criptas estomáticas após recuperação do déficit, principalmente em tratamentos secundários como RD.