



**UFRPE**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**CURSO DE LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE SOB O ACÚMULO DE  
OSMORREGULADORES EM *Pavonia varians* Moric, ESPÉCIE ENDÊMICA DA  
CAATINGA.**

**YASMIM LOPES DE BARROS**

**RECIFE**

**2022**

YASMIM LOPES DE BARROS

**INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE SOB O ACÚMULO DE  
OSMORREGULADORES EM *Pavonia varians* Moric, ESPÉCIE ENDÊMICA DA  
CAATINGA.**

Monografia apresentada ao curso de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas da UFRPE como requisito parcial para a obtenção do grau de Licenciado em Ciências Biológicas.

**Orientadora:** Larisse Bianca Soares Pereira Nunes

**Supervisora:** Cláudia Ulisses de Carvalho Silva

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)

---

B277i

Barros, Yasmim Lopes de  
INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE SOB O ACÚMULO DE OSMORREGULADORES EM *Pavonia varians*  
Moric, ESPÉCIE ENDÊMICA DA CAATINGA. / Yasmim Lopes de Barros. - 2022.  
45 f. : il.

Orientadora: Larisse Soares Pereira Nunes.  
Coorientadora: Claudia Ulisses de Carvalho Silva.  
Inclui referências.

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

1. Semiárido. 2. Ajuste osmótico. 3. Sacarose. 4. Prolina. 5. Alterações climáticas. I. Nunes, Larisse Soares Pereira,  
orient. II. Silva, Claudia Ulisses de Carvalho, coorient. III. Título

CDD 574

---

**YASMIM LOPES DE BARROS**

INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE SOB O ACÚMULO DE OSMORREGULADORES  
EM *Pavonia varians*, ESPÉCIE ENDÊMICA DA CAATINGA.

Comissão Avaliadora:

---

Msc Larisse Bianca Soares Pereira Nunes – UFRPE  
Orientadora

---

Msc Francismary Barros da Silva – UFRPE  
Titular

---

Msc Henarmmany Cristina Alves de Oliveira – UFRPE  
Titular

---

Profª Drª Flávia Carolina Lins da Silva – UFRPE  
Suplente

RECIFE  
2022

Dedico este trabalho a minha família e à minha orientadora Larisse, que me deu todo suporte para que a sua realização fosse possível.

Yasmim Lopes

*“O que sabemos é uma gota, o que ignoramos é um oceano.”*

(Isaac Newton)

## AGRADECIMENTOS

À Deus pela dádiva da vida e infinito amor, obrigada por ser o meu deleite nas horas difíceis me dando força e coragem para correr atrás dos meus sonhos. A Ele toda Honra e toda Glória.

A minha família por ser o meu porto seguro. A minha mãe, Maria Edna que é a minha maior incentivadora em lutar pelos meus sonhos, me fortalecendo a continuar a cada dia. Ao meu pai, Carlos, que me ensinou e ainda ensina princípios inenarráveis de fé, esperança e amor. Amo vocês além da vida.

Ao meu esposo, Alex por todo o apoio durante a minha graduação e por ser o provedor do nosso lar possibilitando que eu me dedicasse aos estudos. Essa conquista também é sua.

A Larisse, obrigada por tanto! Pelo incentivo, parceria e amizade. Seus ensinamentos foram fundamentais para que eu pudesse aprender tanta coisa. Sempre que lembro de ti, lembro da sua alegria e determinação em tudo o que faz, você mora no meu coração!

A Prof<sup>o</sup> Cláudia Ulisses, que tem todo meu carinho e admiração. Obrigada pelo acolhimento no Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas e por todo o incentivo durante a minha graduação. Suas aulas foram fundamentais para que eu me apaixonasse pela Fisiologia vegetal e seus conselhos levarei por toda a vida.

Ao Prof<sup>o</sup> Marcus Sperandio, obrigada por todos os ensinamentos e pela disponibilidade em me auxiliar na conclusão deste trabalho.

Aos meus amigos do laboratório, Mirella, Jesse, Francismary, Matheus, Layla, Josias, Léo e Nanny, por todos os momentos bons que passamos juntos, pelo acolhimento, união, parceria, ajuda e incentivo. Vocês são muito especiais para mim e fizeram com que nossa rotina de trabalho fosse leve e divertida.

A Well por todos os ensinamentos, gentileza e alegria.

As minhas amigas, Luzia e Valentina, por todos os momentos que passamos juntas dentro e fora da sala de aula. Vocês foram fundamentais para que essa jornada acadêmica fosse mais leve. Nossas conversas, conselhos, risos e perrengues foram inesquecíveis. Amo muito vocês!!

A minha amiga Vitória e a minha prima Isabella, vocês me ensinam tanto a ser forte e nunca desistir dos meus sonhos, obrigada por todo o apoio e incentivo! Iremos alcançar tudo que almejamos.

Ao pessoal do Lab ECOFUN e Nexus Catimbau, em especial a Reginho, Gabi, Rodrigo, Ana, Ingrid, Mirella e Gabriel. Foi um prazer conhecer vocês. Obrigada pelos bons momentos em campo e por toda a ajuda fornecida para a realização deste trabalho.

À UFRPE, por ser a minha 2ª casa e possibilitar que tudo isso fosse possível. Grata pela oportunidade de me formar em uma área que sempre fui fascinada: a Biologia.

**Muito obrigada!!!**

## RESUMO

A Caatinga é uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca do Brasil, considerada uma das regiões semiáridas mais diversas do mundo, possuindo alto número de espécies endêmicas e um alto índice populacional vivente e dependente dos recursos florestais. Apesar de sua importância, essa região vem sofrendo grandes impactos ambientais provocados por ações antrópicas devido ao uso exacerbados dos seus recursos. O que a torna uma floresta vulnerável aos efeitos das mudanças climáticas, resultando em períodos de seca ainda mais prolongados e aumento da temperatura que podem ter como consequência redução da biodiversidade e abundância de espécies. Neste cenário, as plantas fazem uso de diversos mecanismos para evitar a dessecação e um deles diz respeito ao acúmulo de osmorreguladores. Através desse conhecimento este trabalho tem como objetivo avaliar a atuação de osmorreguladores em *Pavonia varians*, espécie endêmica da Caatinga, durante o período seco e chuvoso. Para isso, folhas de *P. varians* foram coletadas em campo para determinar as concentrações de pigmentos fotossintéticos, carboidratos, sacarose, proteínas e prolina com relação aos períodos chuvoso e seco. Os dados obtidos foram analisados via ANOVA e as médias comparadas pelo teste de Tukey 5%. Nossos resultados mostram que a quantificação dos conteúdos de pigmentos, carboidratos, proteína e prolina nas folhas não apresentaram variação entre o período seco e chuvoso. Além disso, evidenciamos um acúmulo de sacarose nas folhas durante o período seco, sugerindo sua importância como ajustador osmótico para que a espécie consiga permanecer com folhas durante o período de estiagem. Por fim, a preferência de *P. varians* pelo maior acúmulo de sacarose nas folhas em função do período seco pode ser considerado um comportamento inato da espécie.

**Palavras-chave:** Semiárido, ajuste osmótico, sacarose, prolina, alterações climáticas.

## ABSTRACT

The Caatinga is a Seasonally Dry Tropical Forest in Brazil, considered one of the most diverse semi-arid regions in the world, with a high number of endemic species and a high living population that is dependent on forest resources. Despite its importance, this region has been suffering major environmental impacts caused by human actions due to the exacerbated use of its resources. This makes it a vulnerable forest to the effects of climate change, resulting in even longer periods of drought and an increase in temperature that can result in reduced biodiversity and species abundance. In this scenario, plants make use of several mechanisms to avoid desiccation and one of them concerns the accumulation of osmoregulators. Through this knowledge, this work aims to evaluate the performance of osmoregulators in *Pavonia varians*, an endemic species of the Caatinga, during the dry and rainy season. For this, leaves of *P. varians* were collected in the field to determine the concentrations of photosynthetic pigments, carbohydrates, sucrose, proteins and proline in relation to the rainy and dry seasons. The data obtained were analyzed via ANOVA and the means compared by the Tukey test 5%. Our results show that the quantification of pigment, carbohydrate, protein and proline contents in the leaves did not vary between the dry and rainy seasons. In addition, we evidenced an accumulation of sucrose in the leaves during the dry period, suggesting its importance as an osmotic adjuster so that the species can remain with leaves during the dry period. Finally, the preference of *P. varians* for the greater accumulation of sucrose in the leaves as a function of the dry period can be considered an innate behavior of the species.

**Keywords:** Semi-arid, osmotic adjustment, sucrose, proline, climate change.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Folhas e flor, respectivamente, de *P. varians* em seu ambiente natural, situado no Parque Nacional do Catimbau. Buíque, Pernambuco, Brasil. Foto: Pereira, LBS. 2019 17
- Figura 2.** Área em regeneração natural no PARNA Catimbau- PE, imagens de drone evidenciando as divisões das parcelas durante o período seco em 2019. Foto: Projeto Nexus Catimbau, 2019. 25
- Figura 3.** Variações ao longo do ano no Parque Nacional do Catimbau com base nos dados da Estação Meteorológica de Ibimirim (Maio de 2021 a maio de 2022) representando a média ao longo dos meses da Temperatura mínima, Temperatura máxima, Umidade Relativa do ar e do somatório da precipitação mensal. 28
- Figura 4.** Teor de pigmentos fotossintetizantes nas folhas de *Pavonia varians* durante o período seco (barras vermelhas) e chuvoso (barras azuis). Sendo (A) Clorofila a, (B) Clorofila b, (C) Razão Clorofila a/b e (D) carotenoides. 29
- Figura 5.** Teor de açúcares nas folhas de *Pavonia varians* durante o período seco (barras vermelhas) e chuvoso (barras azuis). Sendo (A) Carboidratos Solúveis Totais e (B) sacarose. CST = Carboidratos Solúveis Totais. 30
- Figura 6.** Teor de Proteínas Solúveis Totais (A) e Prolina (B) nas folhas de *Pavonia varians* durante o período seco (barras vermelhas) e chuvoso (barras azuis). PST = Proteínas Solúveis Totais. 30

## **LISTA DE SIGLAS**

**APX** - Ascorbato Peroxidase

**ATP** - Adenosina Trifosfato

**BSA** - Bovine Serum Albumin

**MAC** - Mecanismo Ácido das Crassuláceas

**CAT** - Catalase

**CST** - Carboidratos Solúveis Totais

**EROs** - Espécies Reativas de Oxigênio

**FTSS** - Florestas Tropicais Sazonalmente Secas

**HSPs** - Heat Shock Proteins

**IBGE** - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística

**IPCC** - Intergovernmental Panel on Climate Change

**LEA** - Late Embryogenesis Abundant

**PRO** - Prolina

**PST** - Proteínas Solúveis Totais

**RLKs** - Receptor-Like Kinases

**SFS** - Sacarose Fosfato Sintase

**SOD** - Superóxido Dismutase

**SUTs** - Sucrose Uptake Transporters (Transportadores de Sacarose)

## SUMÁRIO

|  |    |
|--|----|
| 1. INTRODUÇÃO  | 13 |
| 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA   | 15 |
| 2.1 Características da Caatinga e adaptações ao ambiente semiárido:    | 15 |
| 2.2 Família Malvaceae e Pavonia varians - espécie endêmica da Caatinga | 17 |
| 2.3 Potencial hídrico e manutenção do turgor celular                   | 18 |
| 2.4 Mecanismo osmorregulatório nas células vegetais                    | 19 |
| 2.4.1 Pigmentos fotossintetizantes: Clorofila a, b e carotenoides      | 19 |
| 2.4.2 Açúcares solúveis  | 20 |
| 2.4.3 Proteínas Solúveis Totais  | 21 |
| 2.4.4 Prolina: Um aminoácido multifuncional                            | 23 |
| 3. MATERIAIS E MÉTODOS   | 24 |
| 3.1 Localização da área de estudo                                      | 24 |
| 3.2 Delineamento experimental  | 25 |
| 3.3 Dados Meteorológicos   | 25 |
| 3.4 Análises bioquímicas   | 26 |
| 3.4.1 Quantificação dos teores de Clorofila a, b e carotenoides        | 26 |
| 3.4.3 Determinação de Sacarose   | 26 |
| 3.4.4 Conteúdo de Proteínas Solúveis Totais                            | 27 |
| 3.4.5 Conteúdo de Prolina  | 27 |
| 3.5 Análises estatísticas  | 27 |
| 4. RESULTADOS  | 28 |
| 5. DISCUSSÃO   | 31 |
| 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS  | 34 |
| 7. REFERÊNCIAS   | 34 |

## 1. INTRODUÇÃO

A Caatinga é uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) localizada na região Nordeste do Brasil, conhecida por sua fitofisionomia sazonal. É composta por um mosaico de solos e fitofisionomias adaptadas ao clima semiárido, que gera um alto endemismo fazendo com que a região seja uma das Florestas Secas mais diversas do mundo (FERNANDES e QUEIROZ, 2018). Apresenta temperatura média anual elevada (entre 25° e 30°C) e baixa precipitação anual variando de 200 a 1400 mm (TABARELLI, et al. 2018), o que aumenta a evapotranspiração em plantas.

Uma das maiores preocupações em relação aos efeitos das mudanças climáticas é se as plantas irão conseguir suportar condições mais áridas, uma vez que a elevação da temperatura e a diminuição da precipitação reduzem a disponibilidade hídrica no solo e levam à morte de milhares de árvores em todo o mundo (ANDEREGG et al. 2013).

Previsões realizadas pelo Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas de 2021 (IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change) estimam que temperatura média do ar aumentará de 1,8 a 4,0°C em 2100 e que a seca se intensificará em muitas grandes regiões do mundo. Mesmo em regiões áridas com flora e fauna adaptadas a situações de escassez hídrica, o aumento deste fenômeno pode modificar a estrutura e biodiversidade da Caatinga, ocasionando impactos a fauna e flora local que podem resultar em eventos de desertificação e conseqüentemente extinção (SEDDON et al. 2016, SOUZA et al. 2015).

A Caatinga apresenta uma alta biodiversidade e riqueza de espécies adaptadas a condições semiáridas. Segundo um levantamento realizado por Fernandes; Cardoso; Queiroz, 2020, dentre as famílias mais populosas da Caatinga destacam-se: *Fabaceae* (490 espécies/112 gêneros), seguida por *Euphorbiaceae* (199/27), *Poaceae* (142/56), *Asteraceae* (141/78) e *Malvaceae* (140/30). A família *Malvaceae* encontra-se distribuída em regiões tropicais, neotropicais, subtropicais e temperadas, principalmente na América do Sul. Apresenta cerca de 88 gêneros, e dentre eles, *Pavonia* é o gênero mais abundante, com aproximadamente 250 espécies (FRYXELL, 1997).

Dentre as espécies do gênero ocorrentes no estado de Pernambuco, escolhemos *Pavonia varians* Moric. como modelo, por ser uma planta subarborescente endêmica da Caatinga, de ampla ocorrência na área de estudo e também nos estados do Piauí, Ceará, Pernambuco e Bahia (BFG, 2020). É popularmente conhecida como Malva ou Cabeça-de-boi e apresenta importância medicinal devido a presenças de alcaloides e saponinas, que lhe

confere atividade antimicrobiana, antioxidante, hipoglicemiante e anti-inflamatória (LEAL, et al. 2013).

Além disso, *P. varians* é extremamente importante para a manutenção de serviços ecossistêmicos, servindo de alimento e habitat para diversos animais. Por ser uma espécie nativa, pode atuar na promoção da restauração ecológica, competindo com espécies exóticas e eliminando-as (ABELLA et al. 2012), o que favorece o bom funcionamento do ecossistema e melhora a qualidade do solo (AMMONDT, et al. 2012).

O fator mais limitante para a sobrevivência das espécies na região da Caatinga é a água. Como as plantas são organismos sésseis, ou seja, não podem se locomover para procurar água, elas possuem diversos mecanismos adaptativos que garantem sua sobrevivência em condições de seca. Estudos apontam que o déficit hídrico eventualmente resulta em uma ampla gama de modificações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas na planta para atenuar os efeitos do estresse (SELEIMAN et al. 2021; COSTA et al. 2015).

Um dos mecanismos em resposta à seca, refere-se ao comprometimento do crescimento primário e secundário (ADAMS et al. 2015) como consequência do fechamento estomático, que inibe a assimilação de CO<sub>2</sub> atmosférico e reduz a entrada de carbono dentro da planta (TARDIEU et al., 2011.) Este cenário faz com que o carbono alocado seja utilizado para a respiração, sinalização e produção de açúcares que irão atuar na osmorregulação (GRANDA et al. 2017).

Carboidratos solúveis totais, aminoácidos como a prolina e glicina betaina, carotenoides e proteínas desempenham importantes funções osmorreguladoras que visam prevenir a morte celular programada, conferindo maior maior sobrevivência a plantas de ambientes semiáridos (OZTURK, et al. 2021).

Desse modo, há um interesse crescente entre os fisiologistas de entender as respostas fisiológicas da planta frente a condições ambientais limitantes para elaborar possíveis previsões e minimizar os impactos da seca sob a biodiversidade. Na área de estudo, *P. varians* é encontrada de forma abundante e apresenta um ciclo anual, estando presente nos períodos secos e chuvosos o que a torna uma espécie ideal para estudar a atuação dos osmorreguladores.

Com base nisso, este trabalho tem como objetivo avaliar o comportamento dos osmorreguladores em *P. varians* durante o período seco e chuvoso, sob hipótese de que

durante a estação seca a planta aumentaria consideravelmente a concentração de osmorreguladores em seus tecidos foliares.

## **2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA**

### *2.1 Características da Caatinga e adaptações ao ambiente semiárido:*

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) estão situadas na região neotropical abrangendo países como o Brasil, Argentina, Bolívia, Colômbia, Venezuela e Equador. Se estende do noroeste da América do sul até o norte do México através da costa do pacífico da América Central (FERNANDES et al. 2018).

No Brasil, a floresta seca é chamada de Caatinga (do Tupi: *ka'a* = mata + *tinga* = branco) devido à ausência de folhas que esse tipo de vegetação apresenta durante o período mais seco, tornando aparentemente branca acinzentada (MACHADO, 2013). Está localizada na região nordeste e norte de Minas Gerais, correspondendo a uma área de cerca de 862.818 km<sup>2</sup>, que equivale a 10,1% do território nacional (IBGE, 2019).

Tem como característica principal o clima semiárido, dotado de longos períodos de seca com altas taxas de evapotranspiração. O relevo é formado por um conjunto de solos arenosos e argilosos que formam um mosaico de fitofisionomias, fazendo com que a Caatinga possua uma paisagem diversificada com alto índice de biodiversidade e de espécies endêmicas (LEAL et al. 2005).

A alta diversidade e endemismo nesta região é ocasionada pela adaptação das plantas para resistir aos longos períodos de escassez hídrica e as altas temperaturas (RIVAS et al. 2020). Alterações morfológicas como a modificação das folhas em espinhos, a capacidade de armazenamento de água e nutrientes pelo xilopódio, mudanças anatômicas na epiderme foliar, vacúolos de reserva e características fisiológicas como acúmulo de solutos, fechamento estomático, eficiência no uso da água, abscisão foliar e ciclo C4 e MAC (Mecanismo Ácido das Crassuláceas) são mecanismos encontrados em várias espécies nativas para suportar o déficit hídrico (FROSI, et al. 2012; BARROS et al. 2013; SANTOS, et al. 2021).

A Caatinga é uma das florestas secas mais densamente habitadas de todo o mundo, e apesar das características adaptativas das espécies para tolerar ambientes semiáridos, essa região vem sofrendo grandes impactos devido a ações antrópicas provocadas pelo uso exacerbado dos seus recursos (CELINA et al. 2022). Os fatores determinantes para sua degradação incluem o desmatamento desenfreado para criação de áreas de pastoreio, a caça

legal, a extração de madeira, bem como, a introdução de espécies exóticas e a aplicação excessiva de fertilizantes no solo (ALVES et al. 2009).

Os fatores supracitados destroem a cobertura vegetal e interferem na abundância de recursos e regulação de serviços ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes, ciclo da água e sequestro de carbono, podendo comprometer a biodiversidade local (MARENGO, et al. BEZERRA et al. 2022). Além disso, estes impactos diminuem a fertilidade do solo, uma vez que acúmulo de alumínio e metais pesados deixam o solo mais ácido e podem favorecer eventos de desertificação (FERNANDÉZ et al. 2022).

Segundo o relatório do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC 2021) as causas das mudanças climáticas estão sendo intensificadas a cada dia. É previsto que a temperatura da superfície da Terra aumente cerca de 1° a 5,7°C em todas as regiões do planeta. Na Caatinga estudos apontam uma diminuição na frequência de chuvas e períodos de seca mais prolongados, representando um risco para todos os seres vivos, inclusive para as comunidades que dependem da agricultura de subsistência. Este levantamento é extremamente preocupante pois a escassez de água já é comum nesta área e a intensificação do aquecimento global pode afetar diretamente o ecossistema local propiciando eventos de desertificação (SOUZA et al. 2015).

## 2.2 Família Malvaceae e *Pavonia varians* - espécie endêmica da Caatinga

A família Malvaceae apresenta distribuição mundial e é predominante encontrada nas regiões tropicais do planeta, incluindo cerca de 4.200 espécies divididas entre 240 gêneros (STEVENS, 2017). No Brasil, segundo dados da Flora e Funga nacional, 81 gêneros contemplando 859 espécies foram registrados e distribuídos em todos os domínios fitogeográficos (BOVINI, et al. 2015).

As plantas pertencentes a esta família são amplamente utilizadas na alimentação, ornamentação e na medicina popular devido suas propriedades farmacêuticas. Possuem um alto valor econômico como o cacau (*Theobroma cacao* L.) e algodão (*Gossypium sp.* L.), e ecológico como o Baobá (*Adansonia digitata* L.).

Diversos tipos de metabólitos secundários são encontrados na família Malvaceae e incluem alcaloides, betaína, diterpenos, esteroides, flavonoides e saponinas (SILVA., et al. 2005; GIOMBELLI., et al. 2012; RIBEIRO et al. 2017). Dentre os gêneros, destacam-se no Brasil: *Pavonia* (147), *Sida* (117) e *Hibiscus* (37) devido a abundância de espécies.

*Pavonia varians* Moric. - Malvaceae, é popularmente conhecida como Malva ou cabeça-de-boi, é uma espécie subarborescente perene que se desenvolve na região Nordeste do Brasil, nos estados do Piauí, Ceará, Pernambuco e Bahia (ESTEVEZ, G. 2015). Devido ao fato de ser encontrada excepcionalmente na Floresta Tropical Sazonalmente Seca, a *P. varians* é classificada como uma espécie nativa endêmica da Caatinga.

Estudos apontam que esta planta subarborescente apresenta propriedades medicinais importantes como aumento da atividade antioxidante (LEAL, et al. 2013) e efeito hipoglicemiante (FERNANDO, et al. 2020). Na medicina popular, as folhas de *P. varians* são utilizadas para combater infecções do aparelho digestivo, bem como inflamações de boca e de garganta (LEAL et al. 2013) porém estudos sobre sua eficácia contra doenças ainda são escassos.

Na área de estudo, a espécie é encontrada de forma abundante e pode atuar na promoção da restauração ecológica, pois as espécies nativas podem competir com espécies exóticas invasoras, eliminando-as (ABELLA et al. 2012), o que favorece o bom funcionamento do ecossistema e a qualidade do solo (AMMONDT, et al. 2012).

Sobre a ecologia da espécie sabemos que segundo Domingos-Melo et al. (2020), a chuva atrapalha processos de autopolinização, devido a dificuldade de abertura de suas pétalas e o retardamento em processos da antese. Sendo necessário uma maior abordagem sobre os efeitos dos fatores abióticos sobre os processos reprodutivos.



**Figura 1.** Folhas e flor, respectivamente, de *P. varians* em seu ambiente natural, situado no Parque Nacional do Catimbau. Buíque, Pernambuco, Brasil. Foto: Pereira, LBS. 2019

### *2.3 Potencial hídrico e manutenção do turgor celular*

A captação de água pelas plantas é um mecanismo vital à sua existência. A água é absorvida pela epiderme da raiz e em seguida é translocada pelo xilema para os demais órgãos vegetais (DIAS, 2008). Para que a água possa percorrer todas as células vegetais é necessário haver uma interferência no aporte de energia livre da água sob influência da pressão, concentração e gravidade. Em condições de estresse hídrico ou salino, a planta investe no ajuste osmótico através do acúmulo de solutos orgânicos, dentre eles, sacarose, prolina, glicina- betaína e íons inorgânicos sódio ( $\text{Na}^+$ ), potássio ( $\text{K}^+$ ), cálcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) e cloro ( $\text{Cl}^-$ ) para gerar um desbalanço no potencial hídrico, facilitando assim a absorção e retenção de água (CHEN et al. 2010).

O potencial hídrico ( $\psi$ ) representa o potencial químico da água, quando há maior concentração de solutos na célula o potencial hídrico, representado em MPa, decai, ficando mais negativo, então a água se move espontaneamente de regiões de maior potencial químico para regiões de menor potencial químico (BLUM, 2017).

A manutenção do turgor celular é fundamental para a sobrevivência das espécies em condições de seca, e envolve o crescimento do sistema radicular na captação de água do solo em períodos em que há disponibilidade hídrica e a parte aérea que utiliza estratégias para evitar a perda de água para a atmosfera (SANDERS et al. 2012).

Dentre as principais estratégias desenvolvidas pelas plantas nativas da Caatinga para suportar o estresse hídrico, o fechamento estomático, o ajuste osmótico e o crescimento de raízes durante o período de seca são fatores essenciais para que a planta consiga se manter viva, pois aumenta a captação de água e mantém o potencial de turgor dentro da célula vegetal (ZANDALINAS et al. 2017).

Sob condições de seca, as plantas podem usar mecanismos para escapar desta condição. Na Caatinga muitas espécies são caducifólias, ou seja, provocam a senescência nas suas folhas para evitar a evapotranspiração durante as estações secas, mas nas estações chuvosas crescem indeterminadamente, produzindo grande quantidade de sementes (MEDEIROS et al. 2020).

## *2.4 Mecanismo osmorregulatório nas células vegetais*

### *2.4.1 Pigmentos fotossintetizantes: Clorofila a, b e carotenoides*

A fotossíntese é um processo vital para o crescimento e desenvolvimento das plantas, que por serem organismos autotróficos conseguem utilizar a luz do sol para reduzir o CO<sub>2</sub> a carboidrato por meio da oxidação da molécula de água e nutrientes (BACON 2001). As clorofilas *a*, *b* e carotenoides são pigmentos cruciais para a realização da atividade fotossintética, pois são responsáveis pela absorção da luz que é utilizada para impulsionar a transferência de elétrons, gerando energia em forma de adenosina trifosfato (ATP) (ZHU, et al. 2008).

As clorofilas *a* e *b* são pigmentos presentes em todas as plantas e são responsáveis por concedê-las à coloração verde. Encontram-se unidas a moléculas de proteínas, constituindo o complexo proteína/clorofila, estabelecido na membrana do tilacóide. Absorvem luz nas porções vermelhas e azuis do espectro e são degradadas durante a fase de senescência (ZHU, et al. 2008).

Os carotenoides são pigmentos de aspecto alaranjado que podem ser divididos em duas classes gerais: carotenos e xantofilas, em geral, estão associados às proteínas que formam o aparelho fotossintetizante. São responsáveis por absorver a energia na região dos 400 a 500nm e transferir para a molécula de clorofila. Foi relatado um aumento nos pigmentos de xantofila, como zeaxantina e anteraxantina, em plantas sob estresse hídrico (BATRA et al. 2014) no qual exercem efeito fotoprotetor no organismo, evitando danos causados pelo excesso de luz (DEMMING-ADAMS, et al. 1996).

O déficit hídrico pode alterar vários mecanismos bioquímicos e um deles é a fotossíntese (TEZARA, et al. 1999). Segundo Basu et al. 2016 a escassez hídrica induz a redução na área foliar e leva a uma supressão progressiva da fotossíntese modulando a distribuição e o metabolismo do carbono.

Esta alteração metabólica favorece o mecanismo de fotorrespiração, uma vez que a absorção líquida de CO<sub>2</sub> diminui devido ao fechamento estomático e torna baixos os níveis de carbono na planta, levando a maior atuação da atividade da Ribulose 1,5 bifosfato oxigenase (CORNIC, et al. 1996). Como resultado, observa-se uma diminuição no rendimento fotoquímico dos centros PS II e acúmulo de componentes reduzidos, que podem potencialmente reduzir o oxigênio levando a formação de EROs, moléculas estas que são

extremamente danosas para a célula vegetal (HASANUZZAMAN, et al. 2013; BASU et al., 2016).

Para reduzir os danos causados pela seca ao aparato fotossintético, as plantas desenvolveram estratégias eficientes, que incluem a dissipação do excesso de luz, ciclo da xantofila e o aumento da atividade de enzimas antioxidantes (BASU et al. 2016). Brito et al. (2022) ao avaliarem o comportamento distinto entre quatro plantas decíduas da Caatinga em relação à fotossíntese, verificaram que enquanto as espécies mais sensíveis perdem suas folhas para fugir da seca, as espécies mais resistentes continuam com as folhas verdes ao longo do ano, apresentando teor de pigmentos fotossintetizantes e condutância estomática estáveis.

Os produtos da fotossíntese, glicose e oxigênio, são vitais para a sobrevivência dos organismos vivos pois estão diretamente ligados com o processo de respiração celular. Além disso, os açúcares estão presentes em uma gama de respostas fisiológicas, incluindo sinalização, crescimento e reprodução (ZHU, et al. 2008).

#### *2.4.2 Açúcares solúveis*

A síntese de carboidratos nos tecidos vegetais é realizada por meio de um processo fotossintético que ocorre principalmente em folhas maduras, neste processo o carbono é assimilado pelos estômatos e através de uma série de reações de carboxilação é reduzido a sacarose através da Sacarose Fosfato Sintase (SPS) para atender as demandas metabólicas necessárias ao crescimento, respiração e reprodução. (FARRAR, et al. 2000).

Os Carboidratos Solúveis Totais - CST são assim denominados por serem solúveis em meio aquoso, nele estão incluídas moléculas de sacarose, glicose, frutose e álcoois de açúcar como sorbitol, inositol e manitol (OZTURK, 2021). São componentes essenciais para cumprir múltiplas funções nas plantas, incluindo metabolismo, transporte, osmorregulação, detecção e reparo de embolias. O acúmulo de açúcares indica uma resposta da planta para lidar com o estresse causado por fatores abióticos como seca, salinidade e temperaturas extremas, onde atuam não só como osmoprotetores, mas também como moléculas energéticas vitais para o funcionamento metabólico (SEYDEL et al. 2022) São fontes de carbono e energia quando a fotossíntese é inibida e regulam o crescimento e desenvolvimento vegetal (HERWAARDEN et al. 2003).

Segundo Sevanto et al., (2013) as reservas de carboidratos fornecem energia para sustentar o isolamento hidráulico e são vitais para a sobrevivência das espécies em condições de seca, sendo seu acesso fortemente influenciado pelo potencial hídrico. Em 2017, Piper et al. ao avaliar os efeitos da sazonalidade sobre coníferas maduras que crescem na Patagônia chilena observou que o acúmulo de carboidratos e crescimento reduzido ocorre durante o período seco como estratégia fisiológica para suprir os estoques de Carbono e evitar a senescência.

Além disso, os CSTs exercem papel importante na respiração mitocondrial, reprodução, armazenamento e no controle do estresse oxidativo, através da eliminação de EROs (COUÉE et al. 2006). As plantas podem adotar como estratégia a redução da área foliar para conferir resistência ao estresse, o que faz o ajustamento osmótico ser recrutado somente quando um nível crítico de estresse for induzido (PAGTER et al., 2005).

As condições de seca geralmente aumentam a atividade do SPS, o que pode aumentar o acúmulo de sacarose (GEIGENBERGER et al. 1997; XU et al. 2015). Uma série de genes estão envolvidos no acúmulo e transporte de açúcar nas células vegetais, sendo modulados devido a interferência de fatores abióticos. Um deles diz respeito aos transportadores de sacarose de plantas (SUTs), cuja superexpressão promove o acúmulo de sacarose e açúcares solúveis em maçã, conferindo-lhe resistência à seca (MA, et al. 2019).

Nestes casos, o amido presente nos vacúolos é transformado em açúcar solúvel e é remobilizado para fornecer energia e carbono para a manutenção do metabolismo (LEE et al. 2008). A sacarose atua como um importante sinalizador em plantas, regulando uma vasta gama de processos fisiológicos como crescimento, respiração, assimilação de nutrientes, osmorregulação, armazenamento e indução floral (OTZURK et al., 2021; YOON, et al., 2021).

#### *2.4.3 Proteínas Solúveis Totais*

As proteínas são macromoléculas orgânicas formadas pela união de vários aminoácidos, podendo ser composta de uma ou mais cadeias polipeptídicas. São formadas a partir da síntese proteica realizada pelos ribossomos, sendo sua expressão fortemente influenciada pelo hormônio Ácido abscísico durante o desenvolvimento vegetal e em resposta a estresses abióticos (DALAL et al., 2009).

Desempenham diversas funções na estrutura e metabolismo celular e são classificadas em proteínas solúveis e proteínas estruturais. As proteínas solúveis participam diretamente do metabolismo vegetal, na forma de enzimas que atuam acelerando as reações químicas, já as proteínas estruturais como as glicoproteínas geralmente encontram-se ligadas a outros compostos e são constituintes da membrana plasmática (NETO e BARRETO, 2011).

Quando submetidas a condições estressantes como déficit hídrico ou salinidade, as plantas modulam a expressão de proteínas promovendo uma cascata de sinalização para ativar mecanismos de defesa. Destacando entre elas: as proteínas quinases associadas à membrana plasmática (Receptor Like Kinases-RLKs) que induzem a codificação de genes regulando as vias de transdução de sinal de estresses em plantas (YE et al., 2017); proteínas LEA que promovem a tolerância à dessecação em sementes, mas vem demonstrando um papel protetor em plantas submetidas a estresses abióticos (BRISEÑO et al., 2016); proteínas de choque térmico (Heat Shock Proteins-HSPs) que atuam como chaperonas vitais para manter a homeostase celular a partir do redobramento e estabilização de proteínas e membranas, fornecendo proteção às espécies (WANG et al. 2004); e osmotinas, proteínas altamente reguladas que protegem as células de alta osmolaridade e perturbações estruturais ou metabólicas (LE et al. 2018).

O teor de proteínas aumenta ou diminui dependendo da natureza das espécies e do tipo de tecido avaliado (RICCARDI et al. 1998). No estudo de Mohsenzadeh, et al. (2006) os níveis de proteínas totais em *Aeluropus lagopoides* (L.) Thwaites. aumentaram após 11 dias de suspensão hídrica, mas diminuíram consideravelmente ao 17º dia, não sendo normalizado mesmo após a reidratação, sugerindo a diminuição da síntese global de proteínas e/ou ao aumento da degradação de proteínas sob longos períodos de seca.

O teor de proteínas em cultivares de tomateiros reduziu em folhas e raízes durante estresse hídrico severo (GHORBANLI et al. 2013). Novamente, o teor de proteínas sofre modulação em relação a intensidade e duração da seca, por exemplo, Mohammadkhani et al. (2008) observou que em duas variedades de milho houve um aumento no teor de resultante da expressão gênica durante déficit hídrico leve e conforme o estresse ficou mais severo relatou-se diminuição no teor de proteínas atribuído a redução da fotossíntese.

#### *2.4.4 Prolina: Um aminoácido multifuncional*

A Prolina é um aminoácido importante para as plantas superiores devido a sua capacidade de desempenhar diversas funções. Atua em condições de estresse abiótico, como estresse hídrico e salino promovendo um ajuste osmótico na célula, (YAMADA et al. 2005; Hernandez et al., 2000) estabiliza as membranas e proteínas e reduz os fotodanos nas membranas dos tilacóides através da eliminação de EROs (Slabbert & Krüger, 2014). Funciona, também, como uma chaperona molecular aumentando as atividades de diferentes enzimas do sistema antioxidante (Catalase (CAT), Superóxido Dismutase (SOD) e Ascorbato Peroxidase (APX), favorecendo a retirada de metais pesados (SCHAT et al., 2006) e atuando como termoprotetor sob estresses térmicos (TRIPATHI e KESWANI, 2020).

Em condições fisiológicas normais, grandes quantidades de prolina são transportadas para os órgãos reprodutivos (MATIOLLI et al. 2009; FISCHER et al. 1998) e o acúmulo é um importante sinal de floração. Um trabalho de avaliação do teor de prolina na flor de tomate indica que o acúmulo desse aminoácido é cerca de 60 vezes maior do que em qualquer outro tecido vegetativo e representa cerca de 70% do teor total de aminoácidos livres do grão de pólen (SCHWACKE et al. 1999). Isto se deve ao fato de que a prolina (PRO) atua como fator determinante para a formação de sementes, protegendo as células em desenvolvimento durante a embriogênese contra danos osmóticos, uma vez que as sementes estão sujeitas a longos períodos de desidratação (MATIOLLI et al. 2009). Além disso, a oxidação de uma molécula de prolina produz 30 equivalentes de Adenosina Trifosfato (ATP), o que fornece à célula energia suficiente para sustentar um crescimento rápido. (ATKINSON, 1977)

Nas plantas, a biossíntese de Prolina ocorre no citosol e nos plastídios a partir de duas vias metabólicas (SZABADOS, et al. 2010; SZÉKELY, 2008). A primeira via é a partir do glutamato, que tem atuação durante o estresse osmótico. O glutamato é convertido em PRO por duas reduções sucessivas catalisadas pela pirrolina-5-carboxilato sintase (P5CS) e pirrolina-5-carboxilato redutase (P5CR), respectivamente. P5CS é uma enzima bifuncional que catalisa primeiro a ativação do glutamato por fosforilação e depois a redução do intermediário lábil  $\gamma$ -glutamil fosfato em glutamato semialdeído (GSA), que está em equilíbrio com a forma P5C (HU et al. 1992).

Outra forma de biossíntese é através de um precursor alternativo, pela via da Ornitina e a degradação de PRO é o processo inverso da biossíntese, sendo catalisada pela PRO

desidrogenase (PDH) e P5C desidrogenase (P5CDH) nas mitocôndrias (VERBRUGGEN et al. 2008).

Diante do exposto, diferentes tipos de osmólitos podem atuar na sinalização e no ajuste osmótico para atenuar os efeitos de diversos fatores como déficit hídrico, salinidade e baixas temperaturas através da indução de mecanismos de tolerância nas plantas. Por meio da participação destas moléculas no metabolismo celular, respostas fisiológicas e bioquímicas são induzidas para garantir a sobrevivência das espécies em condições limitantes.

### **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

#### *3.1 Localização da área de estudo*

A área em estudo está situada no Parque Nacional Do Catimbau, o qual abrange os municípios de Ibimirim, Tupanatinga, Sertânia e Buíque presentes no Estado de Pernambuco, Brasil. Segundo a classificação de Koeppen, o clima da região é BSh (semiárido quente e seco) com transição para o tropical chuvoso do tipo As'. A temperatura média anual é estimada em torno de 25°C e a precipitação média anual varia de 480 a 1100 mm (RITO et al. 2017). O Parque possui uma área total de 62.294,14 hectares, composta por um mosaico de solos e fitofisionomias, onde encontra-se vegetações variadas e adaptadas ao clima seco e árido (IBGE, 2019). Os períodos são bem definidos entre seco, que ocorre na maior parte do tempo e compreende os meses de junho a janeiro, e chuvoso, que ocorre de fevereiro a maio (HASTENRATH E HELLER, 1977).

O experimento foi montado em uma área em regeneração natural a mais de 15 anos, sendo anteriormente utilizada para pastoreio e cultivo melancia (Figura 2.) localizado em Buíque - PE (08o34'10.259435" S e37o14'20.853678" W). Organizada em 182 parcelas, com área de 36 m<sup>2</sup> (6 m x 6 m) separadas por corredores de 1 m de largura, totalizando aproximadamente 6,6 ha.



**Figura 2.** Área em regeneração natural no PARNA Catimbau- PE, imagens de drone evidenciando as divisões das parcelas durante o período seco em 2019. Foto: Projeto Nexus Catimbau, 2019.

O solo é composto por litossolos sedimentares profundos com areias quartzosas e presença de afloramentos areníticos, apresenta pH ácido, variando entre 4,3 a 5,2 e é pobre em matéria orgânica (MENDES, 2012). Este conjunto faz com que o solo não retenha líquido e a água evapore facilmente. Também conta com a presença do alumínio, que em altas concentrações pode causar toxicidade às plantas e diminuir a fertilidade do solo (RAHMAN et al. 2020).

### *3.2 Delineamento experimental*

Foram sorteadas aleatoriamente 10 parcelas nas quais 8 apresentavam a espécie *P. varians*, durante as estações seca e chuvosa (novembro de 2021 e maio de 2022, respectivamente). Folhas do 3° e 4° nó completamente expandidas foram coletadas em nitrogênio líquido e submetidas a análises bioquímicas no Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas (LAB- PLANTA), situado no Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE).

### *3.3 Dados Meteorológicos*

Os dados foram obtidos a partir do Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA) disponível em: <[http://www.ipa.br/indice\\_pluv.php#calendario\\_indices](http://www.ipa.br/indice_pluv.php#calendario_indices)>, com base na

estação meteorológica de Buíque - PE. A taxa de precipitação foi calculada com base na soma de todas as leituras do mês, representando o acumulado de chuvas no mês.

### *3.4 Análises bioquímicas*

Folhas do 3º e 4º nó foram coletadas pela manhã, maceradas em nitrogênio líquido e armazenadas em freezer a -20 °C, para seguirem os protocolos indicados para cada análise. As amostras foram usadas para determinar os teores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides, carboidratos solúveis totais, sacarose e prolina segundo Bezerra Neto e Barreto (2011) e proteínas solúveis totais seguindo o método de Bradford (1976).

#### *3.4.1 Quantificação dos teores de Clorofila a, b e carotenoides*

Para quantificar os teores de Clorofila *a*, *b* e carotenoides, 0,05 g de amostra fresca foram maceradas em 6,25 mL de acetona a 80% e em seguida foram filtradas utilizando uma tela de náilon fina. A leitura foi realizada no espectrofotômetro nos comprimentos de onda 470, 645 e 663 nm. A partir dessas leituras, foi determinada a concentração ( $\text{mg cm}^{-3}$ ) de clorofilas *a*, *b* e totais nas soluções de leitura, por meio de fórmulas propostas por Bezerra Neto e Barreto, (2011). Sendo: Clorofila *a* =  $12,25 * A_{663\text{nm}} - 2,69 * A_{646\text{nm}}$ ; Clorofila *b* =  $21,50 * A_{646\text{nm}} - 5,10 * A_{663\text{nm}}$ ; Clorofilas totais =  $C(a + b) = 7,15 * A_{663\text{nm}} + 18,71 * A_{646\text{nm}}$ ; Carotenoides (xantofilas + carotenos) =  $1000 * A_{410} - 1,82 C_a - 85,02 C_b$  /198. Esses valores foram transformados para teores de clorofilas *a*, *b* e totais nas folhas, expressos em unidades de massa fresca ( $\mu\text{g g}^{-1}$ ).

#### *3.4.2 Determinação de Carboidratos Solúveis Totais*

O extrato foi preparado utilizando 0,1g de folhas frescas maceradas em 12,5mL de etanol a 80% e filtrada em tecido de náilon. Em um tubo de ensaio rosqueável utilizou-se 200  $\mu\text{L}$  do sobrenadante misturado em 2 mL de reagente Antrona. Em seguida, os tubos foram aquecidos em banho maria a 100 °C por 10 minutos para desenvolvimento da cor. Após o término do aquecimento, os tubos foram resfriados em banho de gelo por 5 minutos para interromper a reação e a leitura foi realizada via espectrofotômetro a 620 nm e os dados calculados através de uma curva padrão (Bezerra Neto e Barreto, 2011).

### *3.4.3 Determinação de Sacarose*

Para determinar o teor de sacarose, foi utilizado o mesmo extrato da determinação de Carboidratos Solúveis Totais descrito por Bezerra Neto e Barreto (2011) acima. Para o desenvolvimento da cor, 200  $\mu$ L do sobrenadante foi misturado com 200  $\mu$ L de KOH 30% em tubo de ensaio rosqueável e aquecido no banho maria a 100°C por 10 min. Após resfriamento em gelo, adicionou-se 2mL de reagente Antrona à solução, o tubo foi agitado suavemente até a mistura ficar homogênea e novamente foi transferido ao banho maria a 100°C por dez min. Após a reação realizamos a leitura em absorbância 620 nm no espectrofotômetro e no cálculo foi realizado através de um curva padrão para sacarose.

### *3.4.4 Conteúdo de Proteínas Solúveis Totais*

Para determinar os teores de proteínas solúveis totais, seguimos Bradford, 1976. Para preparação do extrato, utilizou-se 0,2g de material vegetal fresco macerado em 2ml de tampão fosfato de potássio 100mM (pH 7,5) suplementado com 1mM de EDTA e 3mM de DTT. Posteriormente foram centrifugadas a 10.000rpm, 4°C por 30 min. Para a quantificação de proteínas utilizamos 2mL do reagente de Bradford e 100 $\mu$ L do extrato, e após o aguardo de cinco minutos para desenvolvimento da cor, os valores foram quantificados via espectrofotômetro a absorbância 595 nm e os dados calculados através de uma curva padrão com BSA (Bovine Serum Albumin).

### *3.4.5 Conteúdo de Prolina*

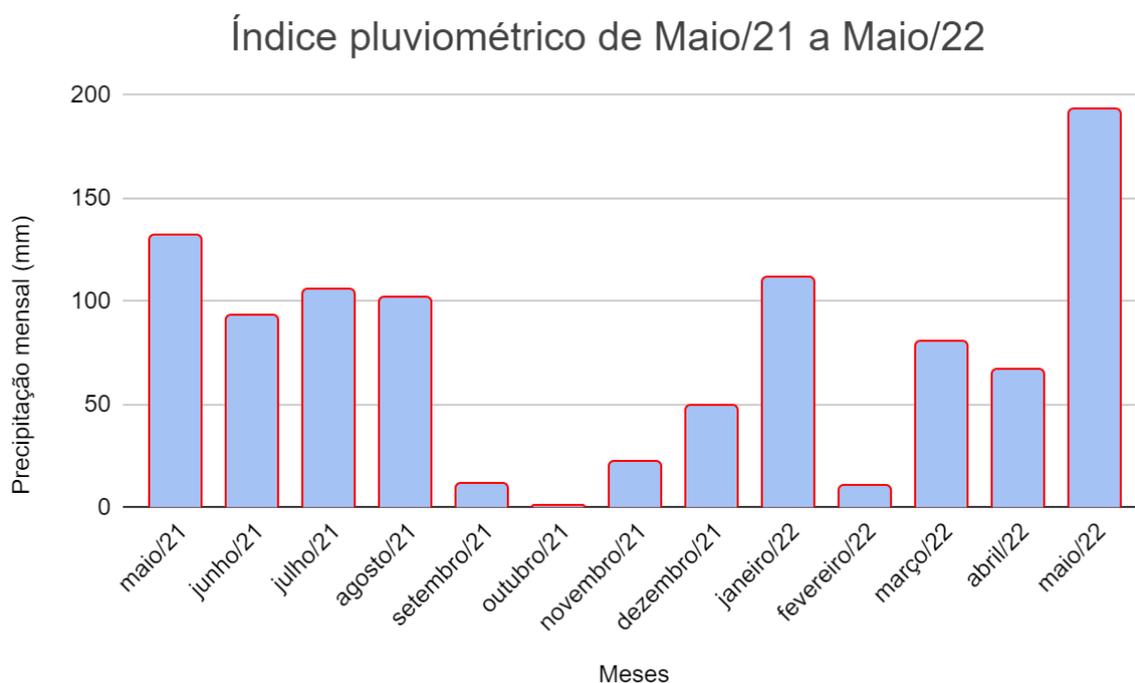
Para estimativa de prolina, seguimos o método proposto por Neto e Barreto (2011). Onde preparamos um extrato utilizando 0,1g de tecido foliar macerados em 2 mL de ácido sulfosalicílico (3%), centrifugadas (2.000 rpm) por dez minutos e 1mL do sobrenadante foi transferido para um tubo de ensaio separado para cada tratamento. Em cada tubo de ensaio, foi adicionado 1 mL ácido acético glacial e 1 mL ninidrina ácida, e essa mistura foi aquecida em banho-maria a 100°C por 1 h. Posteriormente os tubos de ensaio foram imediatamente mergulhados em gelo para resfriamento, adicionamos 1 mL de tolueno e cada tubo de ensaio foi agitado por 30 segundos para o desenvolvimento da cor. O cromóforo contendo tolueno foi pipetado e a leitura foi realizada em 520 nm de absorbância usando um espectrofotômetro. Utilizando tolueno como branco.

### 3.5 Análises estatísticas

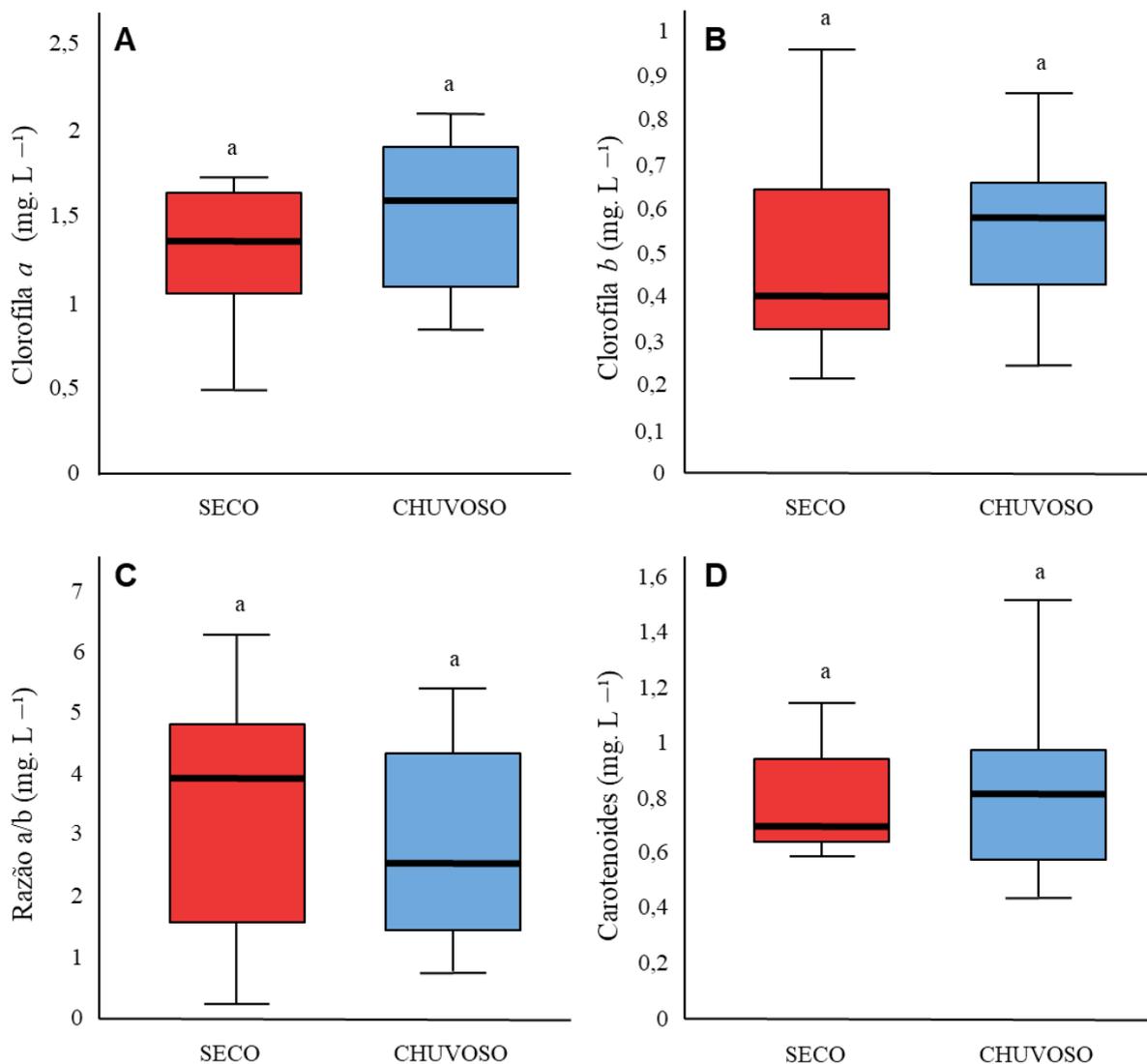
Para entender o comportamento bioquímico de *Pavonia varians*, entre o período seco e chuvoso, os dados referentes aos experimentos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) comparando Seco x Chuvoso e as médias foram comparadas através do teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando o Software R.

## 4. RESULTADOS

Durante a estação seca (setembro-fevereiro), o mês de outubro de 2021 apresentou a menor taxa de precipitação, aproximadamente 1 mm (Figura 3). Seguido de setembro (11,1 mm) e novembro (22mm). Em relação à estação chuvosa (maio-agosto), a maior taxa de precipitação foi em maio de 2022, com cerca de 193,6 mm superando Maio de 2021 (131,8 mm).

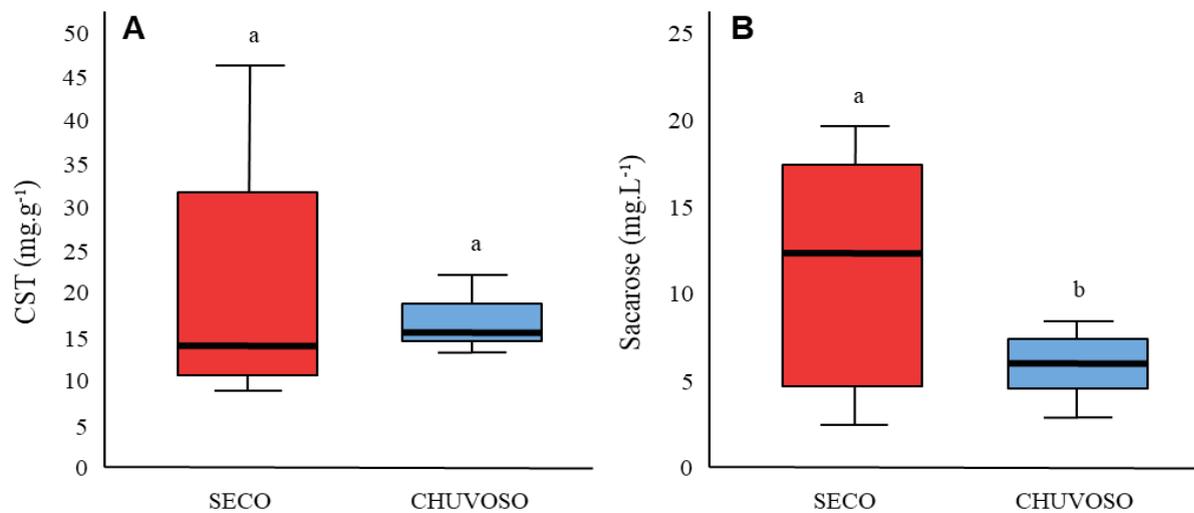


**Figura 3.** Precipitação acumulada mensal (Maio de 2021 a Maio de 2022). Dados do IPA, estação meteorológica de Buíque-PE.



**Figura 4.** Teor de pigmentos fotossintetizantes nas folhas de *Pavonia varians* durante o período seco (barras vermelhas) e chuvoso (barras azuis). Sendo (A) Clorofila *a*, (B) Clorofila *b*, (C) Razão Clorofila *a/b* e (D) carotenoides.

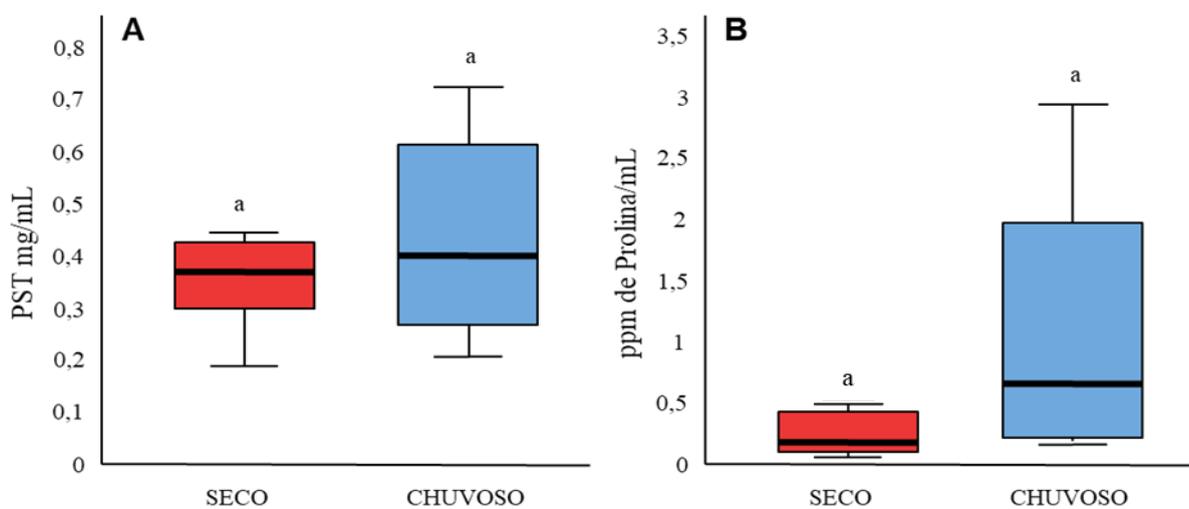
Os pigmentos fotossintetizantes não apresentaram diferença estatística entre os períodos. O Teor de Clorofila *a* apresentou em média 1,3 mg/L<sup>-1</sup> no período seco e 1,4 mg/L<sup>-1</sup> no período chuvoso (Figura 4-A), resultados semelhantes foram obtidos para o teor de Clorofila *b* com acúmulo de 0,8 mg/L<sup>-1</sup> no período seco e 0,8 mg/L<sup>-1</sup> no período chuvoso (Figura 4-B) influenciando assim na razão de clorofila *a/b* (Figura 4-C) que não diferiram estatisticamente em virtude dos teores de clorofila relatados. Para os carotenoides (Figura 4, D) 0,7<sup>-1</sup> mg/L foram obtidos no período de seca e 0,7 mg/L<sup>-1</sup> no período de chuva.



**Figura 5.** Teor de açúcares nas folhas de *Pavonia varians* durante o período seco (barras vermelhas) e chuvoso (barras azuis). Sendo (A) Carboidratos Solúveis Totais e (B) sacarose. CST = Carboidratos Solúveis Totais.

O conteúdo de Carboidratos Solúveis Totais, no período seco foi de 19,8 mg/g<sup>-1</sup> enquanto no período chuvoso foi de 16,7 mg/g, não apresentando diferença significativa entre os tempos ( $p > 0,05$ ) como mostra na Figura 5-A.

Quanto ao teor de sacarose, um aumento significativo foi expresso ( $p = 0,03212$ ) durante o período seco. 9,8 mg/g de sacarose foram obtidos nas folhas de *P. varians* durante o período seco (Figura 5-B) em relação ao período chuvoso que obteve 7,9 mg/g.



**Figura 6.** Teor de Proteínas Solúveis Totais (A) e Prolina (B) nas folhas de *Pavonia varians* durante o período seco (barras vermelhas) e chuvoso (barras azuis). PST = Proteínas Solúveis Totais..

O teor de Proteínas Solúveis Totais não difere entre os tempos (Figura 6-A). Apresentando 43,7 mg/mL durante o período de seca e 49,7 mg/mL no período de chuva.

Já o teor de Prolina foi maior durante o período chuvoso (0,2 ppm/mL) em relação ao seco (0,1 ppm/mL) conforme mostrado na Figura 6-B, embora não tenha dado diferença significativa ( $p=0.0778$ ).

## 5. DISCUSSÃO

Neste trabalho temos o primeiro registro do comportamento das moléculas osmorreguladoras na espécie endêmica da Caatinga *P. varians* durante o período seco e chuvoso. Nossa hipótese foi parcialmente corroborada, tendo em vista que no período seco a planta aumentou os níveis de sacarose em seus tecidos foliares, sinalizando sua importância na manutenção do potencial do turgor em condições de déficit hídrico.

O fato de não apresentar diferença entre o comportamento de osmorreguladores na folha no período seco e chuvoso, demonstra que mesmo permanecendo com folhas no período seco, *P. varians* não demonstrou sinal de déficit hídrico na folha cujo acúmulo mensal de chuvas menor do que 22 mm.

O primeiro caminho para avaliação dos danos causados pelo déficit hídrico é a quantificação de pigmentos fotossintéticos, já que estão envolvidos na captação de luz tendo influência direta na regulação da fotossíntese (BACON, 2001). Esse mecanismo é importante para o processo pelo qual as plantas produzem moléculas orgânicas, como os carboidratos, para atender as demandas metabólicas necessárias ao crescimento, desenvolvimento e tolerância a estresses (HUOT et al. 2014). *P. varians* é uma espécie que não perde suas folhas durante o período seco, em nossos resultados os teores de pigmentos foram semelhantes nos diferentes tempos (figura 4), mostrando a eficácia da espécie em manter a capacidade fotossintética mesmo em condições de baixa disponibilidade hídrica (Figura 3).

A capacidade de manter a atividade fotossintética ao longo das estações pode ter se dado pela ação protetora eficiente do sistema antioxidante e da dinâmica do açúcar foliar conforme descrito por Rivas et al. (2020) ao avaliar as respostas fotossintéticas de *Calotropis procera* em regimes hídricos distintos, no semiárido brasileiro e no litoral. Além disso, o componente mesofílico se mostra resistente na captura de CO<sub>2</sub> em condições de escassez hídrica (MULLER et al. 2011).

A planta ao enfrentar períodos prolongados de seca, não investe em crescimento para poupar energia e isso proporciona um desacoplamento entre a oferta e demanda de carbono, resultando num aumento das concentrações de açúcares nos tecidos vegetais para sustentar o isolamento hidráulico do xilema (TARDIEU et al. 2011; PIPER et al. 2017).

Os Carboidratos Solúveis Totais são moléculas orgânicas importantes na regulação de diversos mecanismos fisiológicos nos quais incluem respiração, crescimento e armazenamento (COUEÉ et al. 2006). Podem ser recrutadas para atenuar os efeitos do déficit hídrico em plantas, induzindo o decréscimo no potencial hídrico celular para estimular a captação de água pelas raízes. Estes carboidratos geralmente se acumulam na forma de glicose e sacarose, mas podem produzir também uma ampla gama de compostos menores como manitol e aminoácidos (TARDIEU et al. 2011).

Observamos alterações na concentração de sacarose na folha durante o período seco (Fig 5B) o que pode ser determinado por vários fatores, incluindo a taxa fotossintética, a translocação da sacarose entre diversos órgãos da planta, a taxa de hidrólise da sacarose e metabolização das reservas energéticas como visto por Huber e Huber (1996).

A sacarose é uma importante molécula de sinalização em plantas. Está envolvida no fornecimento de energia para as demandas metabólicas, atua como molécula sinalizadora e promove o ajuste osmótico em condições de seca (citação). O investimento de *Pavonia varians* em reservas de sacarose durante o período seco pode ter sido devido a necessidade de ajuste osmótico para manter o potencial de turgor no tecido foliar, prevenir embolia das células xilemáticas e proporcionar uma reserva energética para acelerar a recuperação metabólica numa posterior reidratação.

Nemati et al. (2018), descobriram que mudas tolerantes à seca aumentam a síntese de sacarose para economizar energia e ajustar o metabolismo celular em níveis metabólicos e de expressão gênica. Resultados semelhantes também foram relatados em diversos trabalhos sob condições de déficit hídrico (RESENDE et al. 2018; PIPER et al. 2017), sinalizando a importância deste osmólito na promoção do ajuste osmótico na planta e atenuação do estresse.

Como os teores de pigmentos fotossintetizantes e de carboidratos solúveis totais não foram alterados entre os tempos aqui avaliados, acreditamos que o acúmulo de sacarose obtido nos tecidos foliares em condições de seca, pode ter sido impulsionado devido o desacoplamento entre a oferta e a demanda de carbono, tendo em vista que em condições de

restrição hídrica a planta tende a não investir em crescimento, com isso os açúcares são utilizados para a produção de osmorreguladores e respiração. (GRANDA et al. 2017)

Além disso, durante o período seco a planta pode utilizar suas reservas energéticas como fonte de carbono, que auxilia na manutenção hidráulica sob condições de déficit hídrico. Como não houve diferença nos teores de carboidratos entre os tempos, sugerimos que *P. varians* pode ter degradado o amido presente nos órgãos de reserva para atender a demanda energética (LEE et al. 2008). No período chuvoso, a sacarose diminuiu porque provavelmente a espécie utilizou o aporte energético produzido pela fotossíntese para investir em crescimento, florescimento e reprodução.

Foi possível observar um acúmulo de Prolina nas folhas durante o período chuvoso em relação à seca, embora não tenha dado diferença estatística (FIG. 6). As folhas são consideradas o principal local para a síntese de prolina (BOJÓRQUEZ-QUINTAL et al. 2014), no entanto a taxa de transporte de prolina da parte aérea para a raiz é elevada em condições de estresse, onde após o transporte a prolina é subsequentemente degradada na raiz, liberando energia para que a planta invista na produção de biomassa radicular e acesse mais facilmente a umidade mais baixa no perfil do solo (KISHOR et al. 2014).

Diversos trabalhos apontam o papel fundamental da prolina na promoção do ajuste osmótico para atenuar os efeitos da seca (SHINDE et al. 2018; LAHUTA et al. 2022). Os níveis de prolina dependem da duração e intensidade do estresse, aumentando em até 100 vezes sob estresse severo (DAR et al. 2016). Contudo, em nosso trabalho, o teor de prolina não diferiu significativamente entre os tempos, podendo ter relação com o fato de que *P. varians*, por ser uma espécie nativa de ambientes semiáridos, não tenha sofrido estresse.

A maior concentração de prolina nas folhas observada no período chuvoso (FIG 6-B.) pode ter relação com a floração da espécie que ocorre mediante o início da estação chuvosa (DOMINGOS-MELO et al. 2020) e que aconteceu no período da coleta. Resultados semelhantes foram visualizados em trabalhos que avaliaram o teor de prolina no estágio reprodutivo e embriogênese, devido a capacidade deste osmólito desempenhar um papel fundamental na transição floral e retardar a desidratação em sementes (MATIOLI, 2009; FUJITA et al. 1998).

Além disso, cada família vegetal apresenta comportamentos distintos e em geral um ou dois tipos de osmólitos são sintetizados para atuar no ajuste osmótico em virtude do alto custo energético de produção (PÉREZ-LOPEZ et al. 2010), *P. varians* é uma espécie nativa

da Caatinga que enfrenta períodos de seca recorrentes e a preferência pelo acúmulo de sacarose pode ter sido a causa para os teores de prolina não terem aumentado durante a estação seca.

As proteínas solúveis totais, são moléculas vitais para a estrutura e metabolismo celular, sendo atuantes na forma de enzimas, acelerando as reações químicas e na manutenção da homeostase em plantas submetidas a estresses abióticos (ZARGAR et al. 2017). A maioria das proteínas receptoras, envolvidas na detecção de estresses, estão localizadas na membrana plasmática auxiliando na regulação efetiva das vias de transdução de sinal para emissão de respostas (PRIYA, et al. 2019).

Segundo Riccardi, et al. (1998) a espécie e/ou tipo de tecido avaliado, pode apresentar maior ou menor valor durante os períodos de escassez hídrica. Em *P. varians*, os teores de proteínas se mantiveram constantes entre os tempos, podendo ser atribuído ao fato de que a espécie, por ser nativa de regiões semiáridas, está adaptada a condições de seca.

Visto isso, a espécie *P. varians* não apresentou comportamento diferente entre os tempos seco e chuvoso no ano de 2021/2022, essa não variação pode ser atrelada ao fato de ser uma espécie endêmica adaptada a condições de escassez hídrica, além de ser um ano com um período de seca curto devido a pequenos eventos de chuvas durante os meses de coleta.

## **6. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Nossos resultados fornecem informações preliminares sobre a atuação dos mecanismos osmorreguladores de *Pavonia varians* frente à uma menor taxa de precipitação, sendo o acúmulo de sacarose a principal forma de ajuste osmótico nos tecidos foliares para atenuar os efeitos da seca, conferindo-lhe resistência para suportar longos períodos de escassez hídrica.

*P. varians* demonstrou comportamento semelhante ao período chuvoso mesmo em situação de baixa condição hídrica, não apresentando maior acúmulo de osmorreguladores nas folhas durante o período seco. O implica em dizer que a espécie apresenta resistência ao período seco, visto que mantém folhas ainda durante esse período.

Sugerimos avaliações da dinâmica de osmorreguladores em outros órgãos da planta como caule e raiz a fim de elucidar as estratégias de alocação de osmólitos e absorção de água, buscando entender quanto tempo e como ela permanece com folha em situações de estresse severo.

## 7. REFERÊNCIAS

ABELLA, Scott R. et al. Identifying native vegetation for reducing exotic species during the restoration of desert ecosystems. **Restoration Ecology**, v. 20, n. 6, p. 781-787, 2012.

ADAMS, Henry D. et al. Experimental drought and heat can delay phenological development and reduce foliar and shoot growth in semiarid trees. **Global change biology**, v. 21, n. 11, p. 4210-4220, 2015.

ALVES, Jose Jakson Amancio; DE ARAÚJO, Maria Aparecida; DO NASCIMENTO, Sebastiana Santos. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 3, p. 126-135, 2009.

AMMONDT, Selita A., Creighton M. Litton. "Competition between native Hawaiian plants and the invasive grass *Megathyrsus maximus*: implications of functional diversity for ecological restoration." **Restoration Ecology** 20.5 (2012): 638-646

ANDEREGG, W., Kane, J. & Anderegg, L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. **Nature Clim Change** 3, 30–36 (2013).

ATKINSON D.E. Cellular Energy Metabolism and Its Regulation. **Academic Press**, New York, USA (1977) pp. 1–293

BACON, Ke. Photosynthesis photobiochemistry and photobiophysics. Vol. 10. **Springer Science & Business Media**, 2001.

BARBOSA, Humberto Alves et al. Assessment of Caatinga response to drought using Meteosat-SEVIRI Normalized Difference Vegetation Index (2008–2016), **ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, Volume 148,2019, Pages 235-252, ISSN 0924-2716.

BARROS, Ileana Oliveira et al. Anatomical adaptations in leaves of the quince and velame of the Brazilian Caatinga. **Revista Ciência Agronômica**; Fortaleza Vol. 44, Ed. 1, (2013): 192-198.

BASU, Supratim et al. Plant adaptation to drought stress. **F1000 Research**, v. 5, 2016.

BATRA, Neha Gheek, Vinay Sharma, and Nilima Kumari. "Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, and thylakoid membrane proteins of *Vigna radiata*." **Journal of Plant Interactions** 9.1 (2014): 712-721.

BEZERRA, Jakelyne S., et al. "Drastic impoverishment of the soil seed bank in a tropical dry forest exposed to slash-and-burn agriculture." **Forest Ecology and Management** 513 (2022): 120185.

BEZERRA NETO, E. BARRETO, Levy Paes. **Análises químicas e bioquímicas em plantas**. CEP, v. 52171, p. 900, 2011.

BLUM, A. (2017) Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. **Plant, Cell & Environment**, 40: 4– 10.

BOJÓRQUEZ-QUINTAL, Emanuel et al. Mechanisms of salt tolerance in habanero pepper plants (*Capsicum chinense* Jacq.): Proline accumulation, ions dynamics and sodium root-shoot partition and compartmentation. **Frontiers in plant science**, v. 5, p. 605, 2014.

BOVINI, M.G.,Esteves, G.,Duarte, M.C.,Takeuchi, C.,Kuntz, J. 2015. Malvaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. (<http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/FB156>)

BRADFORD, Marion M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

BRAZIL FLORA GROUP, et al. "Brazilian Flora 2020: Leveraging the power of a collaborative scientific network." **Taxon** 71.1 (2022): 178-198.

BRITO, Nielson Dinivan da Silva, et al. "Drought response strategies for deciduous species in the semiarid Caatinga derived from the interdependence of anatomical, phenological and bio-hydraulic attributes." **Flora** 288 (2022): 152009.

BRISEÑO-ZAMORA, Jesús Alejandro; DE JIMÉNEZ, Estela Sánchez. A LEA 4 protein up-regulated by ABA is involved in drought response in maize roots. **Molecular biology reports**, v. 43, n. 4, p. 221-228, 2016.

CAMPALANS, Anna, et al. "Plant responses to drought, from ABA signal transduction events to the action of the induced proteins." **Plant Physiology and Biochemistry** 37.5 (1999): 327-340.

CELINA, Andrea et al. (2022) Revisão bibliográfica: impactos em áreas nativas da caatinga causadas pelas atividades econômicas e as técnicas de reflorestamento. **Brazilian Journal of Development**, Curitiba, v.8, n.4, p.25085-25306.

CHEN, Hui, and Jian-Guo Jiang. "Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity." **Environmental Reviews** 18.NA (2010): 309-319.

CORNIC, Gabriel; Massacci, Angelo. "Leaf photosynthesis under drought stress." *Photosynthesis and the Environment*. **Springer**, Dordrecht, 1996. 347-366.

COSTA, a. s. et al. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*myracrodruon urundeuva allemão*) ao déficit hídrico e posterior recuperação. **Irriga**, [S. l.], v. 20, n. 4, p. 705–717, 2015.

COUÉE, Ivan et al. Envolvimento de açúcares solúveis no balanço de espécies reativas de oxigênio e respostas ao estresse oxidativo em plantas, **Journal of Experimental Botany**, Volume 57, Issue 3, February 2006, Páginas 449–459.

DALAL, Monika et al. Abiotic stress and ABA-inducible Group 4 LEA from *Brassica napus* plays a key role in salt and drought tolerance. **Journal of biotechnology**, v. 139, n. 2, p. 137-145, 2009.

DAR, Mudasir Irfan et al. Proline accumulation in plants: roles in stress tolerance and plant development. In: *Osmolytes and plants acclimation to changing environment: emerging omics technologies*. **Springer**, New Delhi, 2016. p. 155-166.

DEMMIG-ADAMS, Barbara, and William W. Adams III. "The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis." **Trends in Plant science** 1.1 (1996): 21-26.

DIAS, Lúcia Borges. "Água nas plantas." **Monograph**, Universidade Federal de Lavras, Lavras-MG (2008).

DOMINGOS-MELO, Arthur, et al. "The dark side of the rain: self-pollination setbacks due to water exposure in *Pavonia varians* Moric (Malvaceae), a species with rain-dependent flowering." **Acta Botanica Brasilica** 34 (2020): 437-441.

ESTEVEES, G. 2015 *Pavonia* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB19553>>. Acesso em: 15/09/2022

FARRAR, John, Chris Pollock, and Joe Gallagher. "Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants." **Plant science** 154.1 (2000): 1-11.

FERNANDES, Moabe F.; CARDOSO, Domingos; DE QUEIROZ, Luciano P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid environments**, v. 174, p. 104079, 2020.

FERNANDES, Moabe Ferreira; QUEIROZ, Luciano Paganucci de. Vegetação e flora da Caatinga. *Ciência e cultura*, v. 70, n. 4, p. 51-56, 2018.

FERNÁNDEZ, Herrero., et al. 2022. Pernambuco Caatinga: relevance of soil chemical composition for biodiversity conservation. **Chemistry and Ecology** 1–14.

FERNANDO, L., et al. (2020) Identificação de Tilirosídeo da espécie *Pavonia varians* Moric e avaliação por Docking molecular da sua interação com a enzima  $\alpha$ -amilase. **Processos Químicos e Biotecnológicos – Volume 5**

FISHER W.N., Andre B., Rentsch D., Krolkiewicz S., Tegeder M., Breitkreuz K. & Frommer W.B. (1998) Amino acid transport in plants. *Trends in Plant Science* 3, 188– 195.

FRYXELL, Paul A. The American genera of Malvaceae-II. **Brittonia**, v. 49, n. 2, p. 204-269, 1997.

FROSI, G., Oliveira, MT, Almeida-Cortez, J. et al. Desempenho ecofisiológico de *Calotropis procera* : uma espécie exótica e perene na Caatinga, semiárido brasileiro. **Acta Physiol Plant** 35, 335-344 (2013).

FUJITA T., Maggio A., Garcia-Rios M., Bressan R.A. & Csonka L.N. (1998) Comparative analysis of the regulation of expression and structures of two evolutionarily divergent genes for delta1-pyrroline-5-carboxylate synthetase from tomato. **Plant Physiology** 118, 661– 674.

GEIGENBERGER, Peter et al. Regulation of sucrose and starch metabolism in potato tubers in response to short-term water deficit. **Planta**, v. 201, n. 4, p. 502-518, 1997.

GHORBANLI, Mahlagha, et al. "Investigation of proline, total protein, chlorophyll, ascorbate and dehydroascorbate changes under drought stress in Akria and Mobil tomato cultivars." (2013): 651-658.

GIOMBELLI, Leticia Fernanda; Horn, Ariane C.; Colacite, Jean. "Perfil fitoquímico e atividade antimicrobiana das folhas de Malva sylvestris (Malvaceae)." **Revista de Biologia e Saúde da UNISEP** 5.2 (2012): 17-22

GRANDA, Elena et al. Drought reduces growth and stimulates sugar accumulation: new evidence of environmentally driven non-structural carbohydrate use, **Tree Physiology**, Volume 37, Issue 8, August 2017, Pages 997–1000,

HALFORD, N. G., et al. "Sugars in crop plants." **Annals of Applied Biology** 158.1 (2011): 1-25.

HASANUZZAMAN, Mirza, et al. "Drought stress responses in plants, oxidative stress, and antioxidant defense." **Climate change and plant abiotic stress tolerance** (2013): 209-250

HASTENRATH, Stefan, and Leon Heller. "Dynamics of climatic hazards in northeast Brazil." **Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society** 103.435 (1977): 77-92.

HERNANDEZ, Stéphanie; DELEU, Carole; LARHER, François. Accumulation de proline dans les tissus foliaires de tomate en réponse à la salinité. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie**, v. 323, n. 6, p. 551-557, 2000.

HERWAARDEN, Van et al. "Water soluble carbohydrates and yield in wheat." **Proceedings of the 11th Australian agronomy conference**.(The Australian Society of Agronomy: Geelong). 2003.

HU, C. A.; DELAUNEY, Ashton J.; VERMA, D. P. A bifunctional enzyme (delta 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase) catalyzes the first two steps in proline biosynthesis in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 19, p. 9354-9358, 1992.

HUBER, Steven C., and Joan L. Huber. "Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants." **Annual review of plant biology** 47.1 (1996): 431-444.

HUOT, Bethany et al. Growth–defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. **Molecular plant**, v. 7, n. 8, p. 1267-1287, 2014.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2019. Biomas e sistema costeiro-marinho do Brasil: compatível com a escala 1:250.000. Rio de Janeiro, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 168 p. (Relatórios metodológicos, v. 45).

IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change. Printed October © 2021 by the IPCC, Switzerland. ISBN 978-92-9169-158-6

KISHOR, Kavi, POLAVARAPU B.; Sreenivasulu, N. E. S. E.. "Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue?." **Plant, cell & environment** 37.2 (2014): 300-311.

KISHOR, PB Kavi, et al. "Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance." **Current science** (2005): 424-438.

LAHUTA, Lesław Bernard; SZABLIŃSKA-PIERNIK, Joanna; HORBOWICZ, Marcin. Mudanças nos perfis metabólicos da ervilha (*Pisum sativum* L.) como resultado de repetidas secas de curto prazo do solo e subsequentes regas. *Revista Internacional de Ciências Moleculares*, v. 23, n. 3, pág. 1704, 2022.

LEAL, Inara R., et al. "Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil." **Megadiversidade** 1.1 (2005): 139-146.

LEAL, R. de S., et al. "Perfil Etnobotânico e Atividade Antioxidante de *Cleome spinosa* (Brassicaceae) e *Pavonia varians* (Malvaceae). **Revista Fitos**, [S.l.], v. 3, n. 03, p. 25-31, 2013.

LE, T.T., Williams, B. & Mundree, S.G. (2018) An osmotin from the resurrection plant *Tripogon loliiformis* (TlOsm) confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic rice. **Physiologia Plantarum**, 162(1), 13–34.

LEE BR, Jin YL, Jung WJ, Avice JC, Morvan-Bertrand A, Ourry A, Park CW, Kim TH. Water-deficit accumulates sugars by starch degradation--not by de novo synthesis--in white clover leaves (*Trifolium repens*). **Physiol Plant**. 2008 Nov;134(3):403-11.

MACHADO, C. G. A Caatinga e suas aves. **Com Ciência**, n. 149, 2013.

MARENGO, Jose A.; TORRES, Roger Rodrigues; ALVES, Lincoln Muniz. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, n. 3, p. 1189-1200, 2017.

MATTIOLI, Roberto, Paolo Costantino, and Maurizio Trovato. "Proline accumulation in plants: not only stress." **Plant signaling & behavior** 4.11 (2009): 1016-1018.

MA, Qi-Jun et al. An apple sucrose transporter MdSUT2. 2 is a phosphorylation target for protein kinase MdCIPK22 in response to drought. **Plant Biotechnology Journal**, v. 17, n. 3, p. 625-637, 2019.

MEDEIROS, Rodolpho et al. Fenologia de Sensoriamento Remoto da Caatinga Brasileira e seus Fatores Ambientais. **Sensoriamento Remoto**, v. 14, n. 11, pág. 2637, 2022.

MENDES, M. C. "Caracterização e gênese de uma topossequência Neossolo Quartzarênico–Latossolo amarelo no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco." Recife, Universidade Federal Rural de Pernambuco (2012.)

MOHAMMADKHANI, Nayer, and Reza Heidari. "Effects of drought stress on soluble proteins in two maize varieties." **Turkish Journal of Biology** 32.1 (2008): 23-30.

MOHSENZADEH, S. et al. Physiological and molecular responses of *Aeluropus lagopoides* (Poaceae) to water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, n. 3, p. 314-322, 2006.

MULLER, Bertrand, et al. "Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs." **Journal of experimental botany** 62.6 1715-1729, 2011.

NAKASHIMA, Kazuo, et al. "The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat." **Frontiers in plant science** 5 (2014): 170.

OZTURK, Munir, et al. "Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants." **Physiologia Plantarum** 172.2 (2021): 1321-1335.

PAGTER, Majken. Claudia Bragato, Hans Brix, Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit, **Aquatic Botany**, Volume 81, Issue 4, 2005, Pages 285-299,ISSN 0304-3770.

PÉREZ-LÓPEZ, Usue, et al. "Atmospheric CO<sub>2</sub> concentration influences the contributions of osmolyte accumulation and cell wall elasticity to salt tolerance in barley cultivars." **Journal of Plant Physiology** 167.1 (2010): 15-22.

PIPER FI, Fajardo A, Hoch G (2017) Single-provenance mature conifers show higher non-structural carbohydrate storage and reduced growth in a drier location. **Tree Physiol**, 1–10

PRIYA, Manu et al. Drought and heat stress-related proteins: an update about their functional relevance in imparting stress tolerance in agricultural crops. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 132, n. 6, p. 1607-1638, 2019.

RAHMAN, Runa, and Hrishikesh Upadhyaya. "Aluminium toxicity and its tolerance in plant: A review." **Journal of Plant Biology** 64.2 (2021): 101-121.

RESENDE, C. F., et al. "Respostas de enzimas antioxidantes, pigmentos fotossintéticos e carboidratos em *Pitcairnia encholirioides* LB Sm. (Bromeliaceae) micropropagadas, sob déficit hídrico ex vitro e após reidratação." **Brazilian Journal of Biology** 79 (2018): 53-62.

RIBEIRO, Jhonatan da Cruz; MAYWORM, Marco Aurélio Sivero. Triagem fitoquímica e avaliação das atividades antioxidante e citotóxica de extratos etanólicos de *Malvaviscus*

arboreus Cav. (MALVACEAE). **Acta Scientiae Biological Research**, v. 2, n. 1, p. 9-24, 2017.

RICCARDI, Frédérique et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize: quantitative variation and polypeptide identification. **Plant physiology**, v. 117, n. 4, p. 1253-1263, 1998.

RITO, K.F., et al. (2017), Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **J Ecol**, 105: 828-838

RIVAS, Rebeca, et al. "Ecophysiological traits of invasive C3 species *Calotropis procera* to maintain high photosynthetic performance under high VPD and low soil water balance in semi-arid and seacoast zones." **Frontiers in plant science** 11 (2020): 717.

SANDERS, G.J., Arndt, S.K. (2012). Osmotic Adjustment Under Drought Conditions. In: Aroca, R. (eds) *Plant Responses to Drought Stress*. **Springer**, Berlin, Heidelberg.

SANTOS, Wilma Roberta Dos, et al. "Eficiência do Uso da Água para Espécies da Caatinga: uma Revisão Para o Período de 2009-2019." **Revista Brasileira de Geografia Física** 14.05 (2021): 2573-2591.

SCHAT, H. et al. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. **Physiol. Plant.**, 101 (1997), pp. 477-482

SCHWACKE R., Grallath S., Breitzkreuz K.E., Stransky E., Stransky H., Frommer W.B. & Rentsch D. (1999) LeProT1, a transporter for proline, glycine betaine, and gamma-amino butyric acid in tomato pollen. **The Plant Cell** 11, 377–392.

SEDDON, A., Macias-Fauria, M., Long, P. *et al.* Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. **Nature** 531, 229–232 (2016).

SELEIMAN, Mahmoud F. et al. O estresse da seca impacta nas plantas e diferentes abordagens para aliviar seus efeitos adversos. *Plantas*, v. 10, n. 2, pág. 259, 2021.

SEVANTO, Sanna, et al. "How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses." **Plant, cell & environment** 37.1 (2014): 153-161.

SEYDEL, Charlotte et al. Temperature-induced dynamics of plant carbohydrate metabolism. **Physiologia Plantarum**, v. 174, n. 1, p. e13602, 2022.

SHINDE, S. S. et al. Water stress induced proline accumulation and antioxidative enzymes in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). **Legume Research**, v. 41, n. 1, p. 67-72, 2018.

SILVA, Daniele de Azevedo Oliveira et al. (2005) Flavonoids from *Herissantia tiubae*., **Pharmaceutical Biology**, 43:3, 197-200.

SLABBERT, M. & Krüger, G. (2014) Antioxidant enzyme activity, proline accumulation, leaf area and cell membrane stability in water stressed *Amaranthus* leaves. **South African Journal of Botany**, 95, 123–128.

SOUZA, Bartolomeu Israel, et al. "Caatinga e desertificação." **Mercator** (Fortaleza) 14 (2015): 131-150.

STEVENS, P F. (2001 onwards) **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 14, July 2017.

SZABADOS, László, and Arnould Savouré. "Proline: a multifunctional amino acid." **Trends in plant science** 15.2 (2010): 89-97.

SZÉKELY G, et al. Duplicated P5CS genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis. *Plant J.* 2008 Jan;53(1):11-28.

SZEPESI, Ágnes, and Réka Szöllősi. "Mechanism of proline biosynthesis and role of proline metabolism enzymes under environmental stress in plants." ***Plant metabolites and regulation under environmental stress***. Academic Press, 2018. 337-353.

TABARELLI, Marcelo et al. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. *Ciência e Cultura*, v. 70, n. 4, p. 25-29, 2018.

TARDIEU, et al. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator?, **Current Opinion in Plant Biology**, Volume 14, Issue 3, 2011, Pages 283-289, ISSN 1369-5266.

TEZARA, W. M. V. J. et al. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 914-917, 1999.

TOMASELLA, Martina, et al. "Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings." **Scientific Reports** 7.1 (2017): 1-13.

TRIPATHI, Ruchi, Chetan Keswani, and Rashmi Tewari. "Trichoderma koningii enhances tolerance against thermal stress by regulating ROS metabolism in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants." **Journal of Plant Interactions** 16.1 (2021): 116-125.

TURNER, Neil C. "Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress." **Journal of experimental botany** 69.13 (2018): 3223-3233.

VERBRUGGEN, Nathalie, and Christian Hermans. "Proline accumulation in plants: a review." **Amino acids** 35.4 (2008): 753-759.

VERBRUGGEN, Nathalie, et al. "Osmoregulation of a Pyrroline-5-Carboxylate Reductase Gene in *Arabidopsis Thaliana*." **Plant Physiology**, vol. 103, no. 3, 1993, pp. 771–81.

WANG, Wangxia et al. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response, **Trends in Plant Science**, Volume 9, Issue 5, 2004, Pages 244-252.

XU, Wei et al. Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. **Acta physiologia plantarum**, v. 37, n. 2, p. 1-11, 2015.

YAMADA, Mika, et al. "Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress." **Journal of Experimental Botany** 56.417 (2005): 1975-1981.

YE, Y., Ding, Y., Jiang, Q. *et al.* O papel das proteínas quinases do tipo receptor (*RLKs*) na resposta ao estresse abiótico em plantas. **Plant Cell Rep** 36, 235-242 (2017).

YOON, Jinmi, et al. "Sucrose signaling in higher plants." **Plant Science** 302 (2021): 110703.

ZANDALINAS, S. I et al. (2017). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. **Physiologia Plantarum**, 162(1), 2–12.

ZHU, Xin-Guang; LONG, Stephen P.; ORT, Donald R. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? **Current opinion in biotechnology**, v. 19, n. 2, p. 153-159, 2008.