

Adaptação das Plantas ao Déficit Hídrico

Leandro Bianchi¹, Gabriel Henrique Germino¹, Marcelo de Almeida Silva¹

¹Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Botucatu, Brasil

leandro_bianchi@hotmail.com, gabegermino@hotmail.com, marcelosilva@fca.unesp.br

Resumo: Ao longo dos tempos, o planeta Terra sofreu diversas mudanças tanto em aspectos climáticos, como nas populações que o habitam. Essas modificações, fizeram com que o reino vegetal se adaptasse ao decorrer dos anos, e consequentemente estabelecer plantas capazes de sobreviver as condições atuais do planeta. A demanda por alimentos vem aumentando a cada ano, sendo necessário que plantas agrícolas aptas as diversidades abióticas e bióticas continuem produzindo e ainda através do melhoramento genético consigam elevar sua produtividade em função do aumento da população mundial. Previsões indicam que com o aumento do efeito estufa, ocorrerá um acréscimo de até 5,8° C na temperatura da Terra, gerando períodos de intensa seca e inundação. Existem diversos tipos de estresse que as plantas podem sofrer, um deles é o hídrico, tanto por falta ou excesso de água, compreender como as plantas se adaptam ao déficit hídrico e os mecanismos de adaptação que elas utilizam para superar esses períodos é fundamental para desenvolver tecnologias e melhorar ainda mais a capacidade de superação ao déficit hídrico.

Palavras-chave: estresse; mecanismos de adaptação; capacidade de superação.

Abstract: Throughout the ages, the planet Earth has undergone several changes as much climates as in the populations that inhabit it. These modifications have made the plant kingdom to adapt over the years, and consequently establish plants capable of surviving the present conditions of the planet. The demand for food is increasing every year, and it's necessary that suitable agricultural plants abiotic and biotic diversity continue to produce and even through genetic improvement can increase their productivity as a result of the increase in world population. Forecasts indicate that with the increase of the greenhouse effect, there will be an increase of up to 5.8° C in the Earth's temperature, generating periods of intense drought and flood. There are several types of stress that plants can suffer, one of them is water, either due to lack or excess of water, to understand how plants adapt to the water deficit and the adaptation mechanisms that they use to overcome these periods is fundamental to develop Technologies and further improve the capacity to overcome the water deficit.

Keywords: stress; adaptation mechanisms; capacity to overcome.

Introdução

Um dos fatores que podem acabar diminuindo a produtividade de lavouras são as condições anormais dos componentes químicos e físicos do meio, denominados estresse abióticos, isso acaba afetando não somente produtores, mas também toda a sociedade, gerando

desempregos, aumento no preço dos alimentos e instabilidade no mercado. Previsões ambientais sinalizam para o aumento do aquecimento global nas próximas décadas. Um aumento dos períodos de seca certamente acompanhará esse fenômeno. O desenvolvimento de cultivares mais tolerantes a períodos de déficit hídrico, bem como o desenvolvimento de tecnologias que auxiliem as plantas a tolerar períodos prolongados de estiagem, serão essenciais na manutenção da produção agrícola brasileira e mundial em níveis que possam alimentar uma população em constante crescimento. (NEPOMUCENO, 2001).

Entender a biologia e fisiologia de plantas é fundamental para o conhecimento de mecanismos que levam as plantas a se adaptarem ao déficit hídrico, portanto, entender a tolerância das plantas à seca e como explorá-las, devem ser julgados não só como problemas de ordem agrônômica, fisiológica ou ecológica, mas também como importante meta internacional de significância humanitária, econômica e política (VAN RENSBURG, 1994).

O déficit hídrico da planta se desenvolve quando a sua procura excede a oferta de água. O fornecimento é determinado pela quantidade de água retida no solo até à profundidade do sistema radicular das culturas, a demanda por água é definida pela taxa de transpiração das plantas ou evapotranspiração da cultura, que inclui tanto a transpiração das plantas e evaporação do solo. Evapotranspiração é impulsionada pelo ambiente de cultivo, bem como atributos principais das culturas, como a arquitetura da planta, área foliar e desenvolvimento da planta. (BLUM, 2016).

Tolerância das plantas à seca, claramente, não é uma característica simples, mas uma característica onde mecanismos trabalham isoladamente ou em conjunto para evitar ou tolerar períodos de déficit hídrico. Uma resposta fisiológica específica ao déficit hídrico representa, na realidade, a combinação de eventos moleculares prévios, que foram ativados pela percepção do sinal de estresse. (NEPOMUCENO, 2001).

Compreender como esses eventos são e como interagem entre si será essencial no desenvolvimento de novas variedades mais tolerantes a períodos de seca.

Evolução das plantas

O aparecimento da vida no nosso planeta começou na era do Pré-cambriano há mais de 3,5 milhões de ano com as algas azuis ou cianobactérias, onde não tinham preocupações com dessecação. Para que as plantas pudessem sair do ambiente aquático e conquistar o ambiente terrestre, necessitaram de mutações e recombinações, para desenvolver um sistema radicular

responsável pela retirada de água no solo, um sistema vascular para distribuir água no corpo da planta e um sistema de revestimento para evitar a perda de água (epiderme com cutícula) (MENEZES, 2008).

Posteriormente, ocorreu o surgimento de embriões pluricelulares e as primeiras plantas com dois sexos, que são as denominadas briófitas, sem sistema vascular e predominante a fase gametófito. Pteridófitas foram as próximas plantas a aparecerem no ambiente terrestre providas de vasos condutores, sendo maior exemplo as samambaias, onde além dos dutos para a condução de nutrientes e seiva, possuíam caules e folhas maiores (RAVEN et al., 2007).

A aparição das gimnospermas veio com as sementes, que são responsáveis pela proteção do embrião e por sua própria nutrição (endosperma), onde sua maior representante são as araucárias, plantas sem flor e com pólen. E por fim, as angiospermas, as quais foram encarregadas de dar origem a frutos e flores, incumbidos de proteger e atrair polinizadores respectivamente (MENEZES, 2008).

Mudanças climáticas

A atmosfera terrestre é que gera a condição para os seres vivos habitarem o planeta Terra. Nela, está presente diversos gases, como o oxigênio, nitrogênio, monóxido de carbono, óxido nítrico e o metano. Os três últimos gases, são responsáveis pelo efeito estufa, que em outras palavras, retém o calor que incide na superfície terrestre emitido pelo sol, assim elevando a temperatura média da Terra em torno de 14°C e permitindo a vida (MARCOVITCH, 2006).

Porém, quando as concentrações destes gases aumentam, ocorre o fenômeno chamado de aquecimento global, causado por queimadas, desmatamentos, queima de combustíveis fósseis, decomposição de lixo, entre outros. A alteração destes gases já é uma realidade no mundo, e isso pode gerar um aumento da temperatura média do planeta entre 1,4 a 5,8° C nos próximos 100 anos (IPCC, 2001) além de uma elevação do nível do mar, de 0,50 a 0,80 m até 2100, com desarranjo no modelo de circulação das correntes oceânicas; aumento da precipitação de inverno nas latitudes mais elevadas; intensificação do ciclo hidrológico (maior incidência de secas e inundações) e perturbações no ciclo do carbono (BESSAT, 2003).

Essas modificações podem gerar impactos e alterações em biomas, na biodiversidade, saúde, agricultura e na energia. Do ponto de vista agrônomo, a mudança na quantidade de precipitação, e as extremas ocasiões de chuva forte e seca, causará alterações no sistema de manejo adotado hoje para diversas culturas.

Água

A água é incontestavelmente a substância mais importante para a ocorrência de vida no mundo, suas características físicas e químicas são as responsáveis por tal importância. Ela possui, depois da amônia, o mais alto calor específico ($0,0754 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$, a 25°C ; que é a quantidade de energia requerida para aquecer um grama de água, de $14,5$ a $15,5^{\circ}\text{C}$); o seu calor de vaporização é de $2,26 \text{ MJ kg}^{-1}$, a 100°C , ou $40,7 \text{ kJ mol}^{-1}$, o que, por unidade de massa, é o maior valor de calor de vaporização de qualquer líquido conhecido; e a sua tensão superficial é de $0,0728 \text{ N m}^{-1}$ a 20°C , que é um valor bastante superior ao de outros líquidos (NOBEL, 1999).

Pelo fato de ser um solvente, conhecida como solvente universal, a água tem a capacidade de dissolver a maior quantidade e variedade de substâncias do que qualquer outro solvente, essa característica da água deve-se a sua natureza polar, possibilitando que esta desempenhe um bom papel tanto para substâncias iônicas e moléculas que contem resíduos polares, ou com açúcares e proteínas (PIMENTA, 2004).

A molécula de água é constituída por dois átomos de hidrogênio e um de oxigênio, existe uma partilha dos elétrons de valência, aos pares, entre os átomos. Este tipo de ligação é chamada de covalente, onde cada átomo contribui com um elétron, sendo os dois pares de elétrons compartilhados que constituem as ligações são mantidos juntos por ambos os núcleos. As ligações covalentes são muito fortes, e assim, a molécula de água é extremamente estável (COSTA, 2001).

Água também possui propriedades denominadas coesão e adesão que estão relacionadas à forte atração entre suas moléculas e entre as superfícies carregadas. Atração de cargas proporcionada por duas moléculas de água, resultante de pontes de hidrogênio é conhecida como coesão. Uma atração entre uma molécula de água e uma superfície sólida, como uma parede de xilema por exemplo, é conhecida como adesão, são importantes para a subida de água em pequenos tubos (PIMENTA, 2004).

As principais funções da água nas plantas podem ser divididas em: estrutura, crescimento, transporte e metabolismo.

Estrutura

A água nas células é armazenada nos vacúolos e protoplasma (90 a 95%) e paredes (5 a 10%) (PIMENTA, 2004), e permite o desenvolvimento da pressão de turgescência que gera um alto nível de rigidez ao conteúdo celular e à parede celular, representando em plantas

herbáceas um suporte aos caules (COSTA, 2001), podendo alcançar entre 35 a 75 % em tecidos lenhosos (PIMENTA, 2004).

Crescimento

Como se sabe, o crescimento celular das plantas é dividido em divisão e alongamento das células, e a água possui um papel importante na fase de alongamento, quando ocorre o afrouxamento da parede celular, realizado pela ação hormonal, ocorre a entrada de água e conseqüentemente o alongamento e crescimento celular (TAIZ & ZEIGER, 2013).

A manutenção da turgescência celular também é um fator de grande importância, pois além de sustentar a morfologia de plantas herbáceas, é essencial para o aumento do volume celular e crescimento vegetal (KRAMER & BOYER, 1995).

Transporte

Com relação ao transporte, a água é a via por onde passam diversas substâncias, sendo considerada como um “veículo”. É também responsável por realizar a fertilização em gametas móveis, e disseminação de esporos, frutos e sementes.

Para cada 2 g de matéria orgânica produzida pela planta, aproximadamente 1 litro de água é absorvido pelas raízes, transportado através do corpo da planta e perdido para a atmosfera (PIMENTA, 2004).

Metabolismo

A capacidade da água ser um solvente a possibilita dissolver várias substâncias, sendo importante por exemplo na dissociação de nutrientes minerais presentes no solo, que por sua vez através da diferença de potencial leva esse nutriente para dentro das plantas (COSTA, 2001).

A água também participa de reações como condensação e hidrólise, sendo fornecedora de íons H^+ e OH^- . E é o meio onde se processa várias reações bioquímicas, muitas das quais dependem que os reagentes estejam na forma iônica (COSTA, 2001).

Estresse

Existem várias definições para estresse, Levitt (1980) o define como todo fator ambiental desfavorável para os organismos vivos, Larcher (2000) caracteriza como um desvio significativo das condições ótimas para a vida, induzindo a mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo, as quais são reversíveis a princípio, porém podem se tornar

permanentes, mesmo se uma condição de estresse for somente temporária. E ainda, Linchtenthaler (1996) conceitua estresse como um agente desfavorável ou favorável dependendo da situação, diferenciando eu-estresse de dis-estresse: eu-estresse é um fator de ativação, estresse estimulante e elemento positivo para o desenvolvimento; dis-estresse é uma forma severa de estresse que afeta negativamente a planta e causa dano permanente.

Estresse é causado tanto por fatores abióticos (água, radiação, temperatura, gases e minerais), como por estresses bióticos (planta, micro-organismos, animais e origem antropogênica). Quando o estresse é causado por água, pode ser através da falta de água (défice hídrico), ou por excesso de água (inundação).

No caso de deficiência hídrica pode-se definir como a quantidade de água disponível é menor do que a quantidade necessária para a expressão do seu potencial fisiológico, a medida em que o solo seca, torna-se mais difícil às plantas absorverem água, porque aumenta a retenção e diminui a disponibilidade de água no solo às plantas (BERGAMASCHI, 1992).

Fases do Estresse

De acordo com o conceito dinâmico de estresse, o organismo sob estresse atravessa uma sucessão de fases características (LARCHER, 2000):

Fase de Resposta (Reação de alarme): É o início do estresse, onde ocorre um desvio da normalidade, ou seja, as plantas saem de sua condição favorável. Perda da estabilidade das estruturas (por exemplo proteínas biomembranas) e das funções que mantêm as atividades vitas (processos bioquímicos e metabolismo de produção de energia). Os processos catabólicos excedem os anabólicos, uma intensificação muito rápida do estressor resulta em um colapso agudo da integridade celular, antes de medidas defensivas se tornarem efetivas.

Fase de Restituição (Estágio de resistência): Esta fase representa os processos de adaptação, se a intensidade do estressor não muda, a restituição na forma de processos de reparo, como síntese proteica ou síntese “de novo” de substâncias de proteção, será rapidamente iniciada. Essa situação leva a uma fase de resistência, na qual, sob estresse contínuo, a resistência aumenta, o qual é conhecida como rustificação. Devido à melhora na estabilidade a normalização acontece mesmo sob estresse contínuo (adaptação). A resistência pode permanecer elevada por algum tempo após o distúrbio ter ocorrido.

Fase Final (Estádio de exaustão): Quando o estresse é muito demorado ou se a intensidade do fator de estresse aumenta, um estado de exaustão pode ocorrer, deixando a planta suscetível às infecções que ocorrem como consequência da diminuição das defesas do

hospedeiro (por exemplo parasitas causando infecções oportunistas) e levando ao colapso prematuro.

Fase de Regeneração: Regeneração parcial ou completa das funções fisiológicas, quando o estressor é removido e o dano não é muito alto.

Mecanismos de Sobrevivência à seca

Com o decorrer dos tempos, as plantas foram submetidas a diversas condições desfavoráveis para seu desenvolvimento, dentre estas a seca pode ser considerada uma das principais condições prejudiciais ao seu crescimento. Para se adaptar e superar períodos de estiagem existem mecanismos, denominados resistência e tolerância a seca.

Antes de definir os mecanismos de sobrevivência à seca, existem dois conceitos que precisam ser definidos: aclimação e adaptação à seca. Uma planta aclimatada tem sua tolerância aumentada como consequência de exposição anterior ao estresse, sendo um processo considerado não hereditário, as quais as mudanças fenotípicas produzidas são em detrimento às variações dos fatores ambientais. Como por exemplo aclimação ao calor, ocorre rapidamente em resposta ao estresse provocado por altas temperaturas, as mudanças para limites de temperatura mais elevadas podem se consumir dentro de horas (LARCHER, 2000)

Adaptação, são características adquirida pelas plantas através dos genes, envolvendo um processo de seleção durante muitas gerações (BARRETO & BARBOSA, 2001).

O mecanismo de resistência a seca, está ligado ao escape ou evite a dessecação, que será retardada por mecanismos que possibilitam que a planta ainda seja capaz de ter um conteúdo hídrico favorável independentemente do solo e do ar estarem secos, onde a planta possui a habilidade de completar seu ciclo antes mesmo de ocorrer a falta de água severa, podendo desenvolver rapidamente seu período fenológico (durante o curto período de chuva) ou ter uma plasticidade em seu desenvolvimento (encurtamento ou prolongação do ciclo, quando ocorre falta de água), de maneira que ocorre melhor quanto maior for o adiamento da diminuição dos valores de potencial hídrico do citoplasma, ou ainda sendo capaz de prevenir e evitar esse período de seca (TURNER, 1986; LARCHER, 2000).

A maior capacidade do citoplasma em tolerar períodos de deficiência hídrica sem apresentar injúrias é chamada de tolerância à dessecação (LARCHER, 2000), ou também descrita como a capacidade de um organismo passar por uma condição de seca, estando

mesmo assim apto a readequar seu metabolismo após essa época de seca (BARTELS, 2005; PROCTOR & PENCE, 2002).

Escape à seca

Rápido desenvolvimento fenológico: Para escapar a dessecação uma das habilidades das plantas é completar rapidamente seu ciclo vital antes mesmo que seus tecidos atinjam uma deficiência hídrica. Estas plantas são encontradas tipicamente em condições de regiões semiáridas, onde possuem a capacidade de germinar, florescer e produzir sementes de uma forma rápida, durante um curto período de chuvas, sendo que completam seu ciclo antes que a umidade presente em seus tecidos diminua a níveis que possam causar danos (KRAMER, 1995).

Plasticidade: Plasticidade é o termo utilizado quando a planta possuiu a flexibilidade de encurtar ou prolongar seu ciclo em função da quantidade de água ofertada, ou seja, em condições de baixa pluviosidade em determinadas espécies reduzem seu crescimento vegetativo, produzindo uma menor quantidade de flores e sementes, porém havendo a disponibilidade de água no solo, apresentam um vigoroso crescimento vegetativo com várias sementes e flores. As pluvioterófitas e geófitas são exemplos de plantas com esta capacidade, de tal maneira que as pluvioterófitas germinam após fortes chuvas e rapidamente completam seu ciclo de desenvolvimento, sendo que a maioria dessas espécies sobrevivem à seca em forma de sementes. Em contrapartida, as geófitas são capazes de produzir parte aérea através de rizomas, bulbos e tubérculos, usando amido e carboidratos armazenados, em períodos curtos de chuva e conseqüentemente desenvolvendo flores e frutos (LARCHER, 2000).

Evite à seca

Prevenir que os vegetais entre em estado desidratado é considerado outro tipo de resistir à seca, onde visa manter a taxa hídrica favorável nos tecidos por um maior período possível, mesmo com deficiência hídrica tanto no solo quanto na atmosfera. Isso pode ser alcançado por meio de uma absorção de água do solo mais eficiente, por uma melhora na capacidade de condução de água, redução da transpiração, ou por meio da formação de estoque de água (LARCHER, 2000).

Melhor absorção de água: Uma forma de melhorar a absorção de água é o aprofundamento das raízes, sendo o ABA (ácido abscísico) o responsável por esta função, Saab et al. (1990) observou que em plântulas de milho com alta concentração de ABA e sob

condição de baixo potencial hídrico (desidratação), as raízes apresentam um maior crescimento em relação a plântulas de milho com baixa concentração de ABA. Outro exemplo disso são as raízes das plantas de estepe e de deserto que são capazes de alcançar em média profundidades de 2 a 5 m (TAYLOR & TERRELL, 1982)

Com o aumento das raízes, a relação raiz e parte aérea é elevada sob baixos potenciais hídricos, o qual juntamente com o efeito do fechamento estomático pelo próprio ABA, auxilia a planta a enfrentar o estresse hídrico (SHARP, 2002).

Capacidade de condução de água: Para aumentar a capacidade de condução de água há necessidade de ampliar a área de condução do sistema (maior quantidade de xilema e densa venação das folhas) e reduzir a distância de transporte (internódios mais curtos) (LARCHER, 2000).

Machado et al. (2009) verificou tanto que em variedades suscetível e resistente de cana, quando submetidas a estresse hídrico em fase inicial de crescimento, ocorreu diminuição do número de colmos, ou seja, um tipo de mecanismo para a planta reduzir a distância de condução de água e conseqüentemente aumentar a capacidade de condução.

Redução da transpiração: Reduzir a perda de água quando há condições de deficiência de água é uma medida tomada pelas plantas. Fechamento estomático, estômatos menores, epiderme com parede celular densamente cutinizada e com espessa camada de cera, pilosidade e o próprio enrolamento das folhas são típicas características apresentada por elas, justamente para evitar a perda de água (LARCHER, 2000).

Estoque de água: Tecidos com xilema e córtex em algumas espécies de região seca, também está envolvido no armazenamento de água (PRATT et al., 2007). Órgãos e tecidos com essa capacidade se tornam ferramentas importantes para o combate à seca, além do xilema e caule, órgãos maciços como troncos e grande ramos e órgãos subterrâneos em plantas herbáceas, são algumas medidas adotadas para evitar à seca.

Outro exemplo, é conhecido no verão, onde 30 a 40% da água perdida durante a transpiração do meio-dia em árvores velhas de pinheiros com 40 anos de idade é proveniente dos troncos e dos ramos, reduzindo o efeito de deficiência hídrica sobre as acículas (WARING et al., 1979).

Tolerância à seca

A tolerância à dessecação varia na habilidade do citoplasma de cada espécie em tolerar severas perdas de água (LARCHER, 2000).

Valores para expressar o regime hídrico da planta, como o conteúdo relativo de água (CRA), déficit hídrico de saturação hídrica (DSH), são dados influenciados pela morfologia de cada espécie, portanto não podem ser usados para comparar o conteúdo de água de uma espécie para outra, o mais apropriado para uma medida de tolerância específica, são a osmolalidade e o potencial hídrico das células ou tecidos, como por exemplo as plantas mesófilas apresentam uma tolerância sem injúria com um potencial hídrico entre - 11 a - 94 MPa, enquanto as xerófitas encontram essa tolerância entre - 140 até o infinito, variando entre as espécies (LARCHER, 1973; GAFF, 1980).

Existe diversas medidas que as plantas tomam para resistir à seca, dentre as características que as capacitam de tolerar esse período de déficit, a primeira seria é o fechamento estomático, posteriormente seguido de inúmeras outras, como: medidas morfológicas; acúmulo de carboidratos (estabilização protéica); aumento da atividade da aquaporina; metabolismo ácido das Crassulaceas (plantas CAM); ajuste osmótico; açúcares; proteínas LEA; prolina; proteínas de choque térmico; antioxidantes.

Fechamento estomático: Os estômatos são encontrados em folhas de briófitas, pteridófitas, gimnospermas e angiospermas, podendo ocorrer em caules verdes, flores e frutos. São formados por um par de células guardas e por um poro, chamado de ostíolo. A mudança de forma das células-guarda (turgida ou flácida) leva a entrada de CO₂ para realização da fotossíntese.

Através do balanço de amido e íons K⁺ e Cl⁻ dentro das células-guardas ocorre a regulação da abertura e fechamento dos estômatos, de forma que a retirada dos íons e manutenção da formação do amido, ocorre o processo de fechamento. Justamente esse processo é uma estratégia tomada pelas plantas de economia de água durante o período crítico de seca, mantendo uma menor taxa de transpiração em detrimento da absorção de CO₂ (OLIVEIRA et al., 2002), sendo que o potencial crítico para o fechamento estomático varia de espécie para espécie, como por exemplo em plantas de coqueiros o potencial foi de -1,2 MPa (REPELLIN et al., 1994).

Machado et al. (2009) demonstra em um trabalho com cana-de-açúcar, resposta que dois tipos de variedades (suscetível e resistente) quando a planta foi submetida a um período de déficit hídrico em 3 fases de sua fenologia, o qual em qualquer fase independente do potencial hídrico, promoveu decréscimo da condutância estomática, assimilação de CO₂ e transpiração.

Medidas morfológicas: Medidas morfológicas tomadas pelas plantas também são consideradas como tolerância a dessecação, como: enrolamento de folha, mudança no ângulo da folha, enraizamento rápido e profundo, manutenção das folhas fontes, perfilhamento e remobilização de reversas (KRAMER, 1980).

Em cana-de-açúcar uma característica muito comum é o enrolamento das folhas, para reduzir a transpiração, de modo que em déficit hídrico a folha enrola e cessa seu crescimento, podendo variar significativamente entre as diferentes variedades (INMANBAMBER & SMITH, 2005).

Em girassol, uma planta muito sensível ao estresse hídrico, com apenas um pequeno decréscimo do potencial hídrico da folha, já é suficiente para que a taxa de expansão foliar diminuía rapidamente e conseqüentemente ocorrendo a queda severa nas taxas fotossintéticas (BOYER, 1970).

Acúmulo de carboidratos (estabilização protéica): Com a perda de água, ocorre a diminuição do volume celular e um agravamento dos componentes citoplasmáticos, fazendo com que o conteúdo das células se torne cada vez mais viscoso, aumentando a chance de interações moleculares que podem causar desnaturação de proteínas e fusão de membranas. A prolina, glutamato, glicina-betaína, carnitina, manitol, sorbitol, frutanos, polióis, trealose, sacarose e oligossacarídeos podem impedir tais interações moleculares adversas. Apesar de serem quimicamente diferentes, estes compostos são todos preferencialmente excluídos da superfície da proteína, mantendo assim as proteínas preferencialmente hidratadas (HOEKSTRA, et al., 2001).

Aquaporinas: Descobertas por Dr. Peter Agre, as aquaporinas são canais de proteínas que facilitam o transporte de água, sendo particularmente abundantes em plantas superiores. Há fases nas plantas, que a água e os solutos são altamente regulados, sugerindo a presença de aquaporinas, como por exemplo em estruturas reprodutivas, desenvolvimento e germinação de sementes, e no próprio desenvolvimento de tecidos (GASPAR, 2011).

Em sementes de ervilha Schuurmans et al. (2003) demonstra o envolvimento de aquaporinas no fluxo de água e solutos para o fornecimento de nutrientes desenvolve tecidos e composto de reserva. Já em raiz primária de milho, observou em geral um aumento de expressão na zona de alongamento celular na presença de aquaporinas, em função do aumento da condutividade hidráulica em raízes, pois a presença de hipoderme e endoderme suberizada dificulta o transporte de água (Hachez et al. 2006).

Plantas CAM: Metabolismo ácido das Crassuláceas (via MAC), ou plantas com metabolismo CAM (Crassulacean acid metabolism) representa um metabolismo fotossintético concentrador de CO₂, selecionado em resposta à aridez de ambientes terrestres e à limitação na disponibilidade de CO₂ em ambientes aquáticos (KEELY, 1998).

De maneira geral, plantas com este metabolismo tem capacidade de manter estômatos aberto durante a noite e acumular CO₂ na forma de malato, sem realizar a fotossíntese. Durante o dia os estômatos se encontram fechado, libera-se CO₂ armazenado no malato, e conseqüentemente ocorre a fotossíntese.

Essas plantas podem ser consideradas como plantas C₃ adaptadas à uma condição inóspita. Provavelmente todas as espécies de Crassuláceas e Cactáceas possuem metabolismo CAM, em outras famílias pode-se encontrar plantas CAM obrigatórias e facultativas, onde as facultativas são aquelas que apresentam esse tipo de metabolismo em condições de seca, um exemplo seria as Bromeliáceas e Orquidáceas epífitas de ecossistemas áridos ou florestas tropicais (MAJEROWICZ, 2004).

Ajuste Osmótico: Osmose é um tipo especial de difusão em que a água difunde através de uma membrana com permeabilidade diferencial de um meio com potencial hídrico maior para um meio com potencial hídrico menor, onde a presença de solutos dissolvidos diminui a energia livre da água, o que gera a passagem de água entre a membrana. Em época de estresse hídrico, para manter a taxa assimilatória de CO₂ o turgor da planta precisa ser mantido, isso ocorre através da diminuição do potencial osmótico em função da alta concentração de açúcares, ácidos orgânicos e íons no protoplasma (NEPOMUCENO et al., 1998).

Plantas precisam abrir os estômatos para absorver CO₂ para então realizar a fotossíntese, porém precisam fecha-los para evitar a perda de água, existem fatores externos que afetam esse mecanismo de abertura e fechamento estomático, os quais são luz, teor de gás carbônico, temperatura e teor de água nas folhas. Existe diferença entre as espécies na capacidade de ajuste osmótico, relacionado com a retenção de água decorrente e com a diminuição da energia livre da água, ou seja, a diminuição do potencial osmótico. (JAMAUX et al., 1997).

Há três hipóteses para a abertura e fechamento estomático, a mais atual é a hipótese dos íons K⁺ e Cl⁻. Nas células guardas, diversos fatores regem a entrada e saída destes íons para o vacúolo, o que acabam controlando a entrada e saída de água e conseqüentemente

controlando a turgescência das células guardas os principais são: o malato, o ABA (ácido abscísico) e a bomba de prótons (ATPase). (TAIZ & ZEIGER, 2013).

Açúcares: Outro agente que é capaz de proteger as células durante períodos de desidratação, são os açúcares solúveis, formando um estado viscoso nas células, que diminui os processos bioquímicos e minimiza a atividade de espécies reativas que metabolizam o oxigênio (ROSA et al., 2005).

Os açúcares podem realizar o ajuste osmótico através da diminuição do potencial hídrico em situação de déficit hídrico, estando relacionados a tolerância à dessecação de sementes, onde no período de maturação são acumulados justamente para reduzir o potencial e conseqüentemente proporcionar um maior acúmulo de água nas células (KOSTER & LEOPOLD, 1988).

Dentre os açúcares mais efetivos no processo de osmoproteção, a trealose se encontra em condição de estabilizadores celulares durante a desidratação da planta, interagindo com os grupos polares das cadeias fosfolipídicas, e conseqüentemente mantendo uma hidrofiliçidade da membrana plasmática (ALMEIDA et al., 2007).

Proteínas LEA: Além serem principalmente ativas em sementes, seus respectivos genes são também induzidos em resposta ao estresse hídrico em fase vegetativa e estruturas reprodutivas. Há relatos também que em condições de temperatura baixa, estresse hídrico, aplicação de ABA e salinidade, ocorre sua síntese (HONGO-BO et al., 2005).

Em sementes de soja, Veiga et al. (2006) observou maior qualidade fisiológica, padrão diferenciado de proteínas LEA e maior tolerância à dessecação, quando colhidas em R7 e submetidas a secagem artificial.

Prolina: Outra forma de realizar a osmoproteção das células contra diversos estresses, inclusive a seca, é através da prolina (HARE & CRESS, 1997), um aminoácido presente nas proteínas de todos os organismos vivos, capaz de manter o equilíbrio hídrico entre o vacúolo e o citoplasma (ABDUL JALEEL et al., 2007).

A prolina possui a função como sinalizador de estresse, reduzindo nos danos causados pelos radicais livres (VERBRUGGEN & HERMANS, 2008), gerar NADP⁺ e também atua como soluto na regulação osmótica em deficiência hídrica (KAVI KISHOR et al., 2005).

Proteínas de Choque Térmico: Em inglês Heat Shock Proteins (HSP), essa proteína tem a capacidade de responder ao choque de temperatura moderada pela síntese de HSP, muito realizada por microrganismos, animais e plantas (HARBORNE, 1997).

De acordo com Zhu et al. (1993) é provável que esta proteína funcione como uma chaperona, ou seja, preveni a desnaturação proteica e auxilia no correto dobramento.

EROs: Espécies reativas de oxigênio (EROs) são formas parcialmente reduzidas do oxigênio atmosférico, resultante da excitação do O_2 para a forma de singleto (O_2^1) ou pela transferência de 1,2 ou 3 elétrons para o O_2 formando três espécies de radical livre: radical superóxido (O_2^-); peróxido de hidrogênio (H_2O_2); radical hidroxila (HO^\cdot) (MITTLER, 2002).

As Eros, são oriundas do metabolismo celular, do processo fotossintético e respiração, além dos agentes estressores (hídrico, salino, frio, etc.). Diferencialmente do O_2 atmosférico as EROs podem oxidar irrestritamente em vários componentes celulares e podem levar a destruição oxidativa das células (SCANDALIOS, 1993).

Processos celulares oxidativos induzidos pela produção de EROs que podem levar a célula à morte são: peroxidação de lipídeos em níveis de membrana, oxidação de proteínas, inibição enzimática e danos a DNA e RNA (BREUSEGEM et al., 2001).

Para retirar os radicais livres, existem mecanismos de desintoxicação de EROs em células vegetais: superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT), são os principais exemplos. O balanço de atividade entre SOD, APX e CAT é importante para determinar os níveis de equilíbrio da produção de radical superóxido e peróxido de hidrogênio (MITTLER, 2002).

Considerações Finais

Diante do cenário de previsões ambientais, o aquecimento global causará mudanças climáticas, conseqüentemente trazendo modificações no sistema de manejo de culturas. Dentre as mudanças, seca é um fator importante que acompanhará esse evento, sendo necessário desenvolvimento de novas cultivares que sejam capazes de tolerar mais à seca, o que será essencial para aumentar a demanda de alimento da população mundial, a qual vem se elevando a cada dia.

O conhecimento da área de estresse independente qual for, se faz necessário para a contribuição do desenvolvimento de novas tecnologias. Nesse contexto, áreas como biotecnologia e biologia molecular tem suma importância na evolução do conhecimento de mecanismos de tolerância à seca, para adquirir informações preciosas de como superar períodos de deficiência hídrica.

Referências

- ABDUL JALEEL, C.; MANIVANNAN, P.; KISHOREKUMAR, A.; SANKAR, B; GOPI, R.; SOMASUNDARAM, R.; PANEERSELVAM, R. Alterations in osmoregulations, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, Amsterdam, v. 59, n. 2, p. 150-157, 2007.
- ALMEIDA, A. M.; CARDOSO, L. A.; SANTOS, D. M.; TORNÉ, J. M.; FEVEREIRO, P. S. Trehalose and its applications in plant biotechnology. In vitro cellular & developmental biology. Plant / Society for In: **Vitro Biology**, Oxon, v. 43, p.167-177, 2007.
- BARRETO, A. F.; BARBOSA, J. K. A. Mecanismos de resistência à seca que possibilitam a produção em condições do semi-árido nordestino. **3º Simpósio brasileiro de captação de água de chuva no semi árido**. UFPB. Petrolina, PE, 2001.
- BERGAMASCHI, H. Desenvolvimento de déficit hídrico em culturas. In: BERGAMASCHI, H. (Coord.). **Agrometeorologia Aplicada à Irrigação**. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS. p. 25-32. 1992.
- BESSAT, F. A mudança climática entre ciência, desafios e decisões: olhar geográfico. In: **Terra Livre**. São Paulo, vol I, n. 20. Associação dos Geógrafos Brasileiros. 2003. p. 11-26.
- BLUM, A. **Drought Stress and its Impact**. Disponível em: <http://www.plantstress.com/Articles/drought_i/drought_i.htm#Repercussions> Acesso em: 15 de novembro de 2016.
- BREUSEGEM, F. VRANOVÁ, E., DAT, J. F.; INZÉ, D. The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, v. 161, n. 3, p. 405-414, 2001.
- BOYER, J. S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. **Plant Physiology**, Lancaster 46(2), p. 233-235. 1970
- COSTA, A. R. Texto acadêmico: **As Relações Hídricas das Plantas Vasculares**. Portugal. Editora da Universidade de Évora, 2001. 75 p.
- GAFF, D. F. Protoplasmic tolerance of extreme water stress. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. (eds.). **Adaptation of Plants to Water and High Temperature**. Wiley, New York. p. 207-230, 1980.
- GASPAR, M. Aquaporins: from water channels to multifunctional transporters in plants. **Brazilian Journal of Botany**, v. 34, n. 4, p. 481-491, 2011.
- HACHEZ, C.; ZELAZNY, E.; CHAUMONT, F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: A key to understand their physiological functions. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes**, v. 1758, n. 8, p. 1142-1156, 2006.
- HARBORNE, J. B. Biochemical plant ecology. In P. M. Dey, and J. B. Harborne (eds.) **Plant Biochemistry**. Academic Press, SanDiego, CA. p. 501-516. 1997.

HARE, P. D.; CRESS, W. A. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. **Plant Growth Regulation**, v.21, p.79-102, 1997.

HOEKSTRA, F. A., GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science**, p.431-438. 2001.

HONG-BO, S.; ZONG-SUO, L.; MING-AN, S. LEA proteins in higher plants: structure, function, gene expression and regulation. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, Amsterdam, v.45, p. 131-135, 2005.

INMAN-BAMBER, N. G.; SMITH, D. M. Water relations in sugarcane and response to water deficits. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 92, p. 185-202, 2005.

IPCC. **Climate change 2001**: working group II: Impacts, adaptations and vulnerability. Disponível em: <http://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg2/005.html> Acesso em: 17 novembro de 2016.

JAMAUX, I.; STEINMETZ, A.; BELHASSEN, E. Looking for molecular and physiological markers of osmotic adjustment in sunflower. **New Phytologist**, v. 137, n.1, p. 117-127, 1997.

KAVI KISHOR, P.B.; SANGAM, S.; AMRUTHA, R.N.; SRI LAXMI, P.; NAIDU, K.R.; RAO, K.R.S.S.; SREENATH RAO; REDDY, K.J.; THERIAPPAN, P.; SREENIVASULU, N. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. **Current Science**, v. 88, n. 3, p. 424-438, 2005.

KEELY J. E. CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. **The Botanical Review**, p.121-175. 1998.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press. 1995.

KRAMER, P. J. Drought, stress, and the origin of adaptations. In: TURNER N. C.; KRAMER, J. P. **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. Wiley, New York, 1980. p.7-20.

KOSTER, K. L.; LEOPOLD, A. C. Sugars and desiccation tolerance in seeds. **Plant Physiology**, v. 88, p.829-832, 1988.

LARCHER, W. **Ecologia vegetal**, São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. 531p.

LARCHER, W.; HEBER, U.; SANTARIUS, K. A. Limiting temperatures for life functions. In: **Temperature and life**. Springer Berlin Heidelberg, 1973. p. 195-263.

LEVITT, J. **Responses of Plant to Environmental Stresses**. New York: Academic Press. 1980. 667p.

LINCHTENTHALER, H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants, **Journal of Plant Physiology**, v.148, p. 4-14, 1996.

MACHADO, R. S.; RIBEIRO, R. V., MARCHIORI, P. E. R., MACHADO, D. F. S. P., MACHADO, E. C., & LANDELL, M. D. A. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 44, n. 12, p. 1575-1582, 2009.

MAJEROWICZ, N. Fotossíntese. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. p. 158-160.

MARCOVITCH, J. **Para mudar o futuro: mudanças climáticas, políticas públicas e estratégias empresariais**. São Paulo: Editora Saraiva Edusp, 2006. p. 17-29.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant in Science**, v. 9, p. 405-410, 2002.

MENEZES, N. L. A conquista do ambiente terrestre pelas plantas. In: SANTOS, D. Y. A.C.; CHOW, F.; FURLAN, C. M. **A Botânica no Cotidiano**. São Paulo, 2008. p. 1-7.

NEPOMUCENO, A. L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J. R. B.; OYA, T. Tolerância à seca em plantas. **Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento**, v. 23, p. 12-8, 2001.

NEPOMUCENO, A. L.; OOSTERHUIS, D. M.; STEWART, J. M. Physiological responses of cotton leaves and roots to water deficit induced by polyethylene glycol. **Environmental and Experimental Botany**, v. 40, n. 1, p. 29-41, 1998.

NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. 2nd ed. Academic Press, New York. 1999. 571p.

OLIVEIRA, M. A. J. D.; BOVI, M. L. A.; MACHADO, E. C.; GOMES, M. M. D. A.; HABERMANN, G.; RODRIGUES, J. D. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agricola**, p. 59-63, 2002.

PIMENTA, J. A. Relações Hídricas. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. p. 1-37.

PRATT, R. B. JACOBSEN, A. L., EWERS, F. W., & DAVIS, S. D. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. **New Phytologist**, v. 174, n. 4, p. 787-798, 2007.

PROCTOR, M. C. F.; PENCE, V. C. Vegetative tissues: bryophytes, vascular resurrection plants and vegetative propagules. **Desiccation and survival in plants: Drying without dying**, p. 207-237, 2002.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 7^a edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2007. 830 p.

REPELLIN, A.; DANIEL, L.; ZUILY-FODIL, Y. Merits of physiological test for characterizing the performance of different coconut varieties subjected to drought. **Oléagineux**, v.49, p.155-169, 1994.

ROSA, S. D. V. F.; PINHO, E. R. V.; VIEIRA, E. S. N.; VEIGA, R. D.; VEIGA, A. D. Enzimas removedoras de radicais livres e proteínas LEA associadas à tolerância de sementes de milho à alta temperatura de secagem. **Revista Brasileira de Sementes**, v.27, n. 2, p. 91-101, 2005.

SCANDALIOS, J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases. **Plant Physiology**, v.101, p.7-12, 1993.

SCHUURMANS J.A.; VAN DONGEN J. T.; RUTJENS B. P.; BOONMAN A.; PIETERSE C. M., BORSTLAP A. C. Members of the aquaporin family in the developing pea seed coat include representatives of the PIP, TIP, and NIP subfamilies. **Plant Molecular Biology**, p. 633–645. 2003.

SHARP, R. E. Interaction with ethylene: changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. **Plant, cell & environment**, v. 25, n. 2, p. 211-222, 2002.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. In: **Fisiologia Vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.

TAYLOR, H. M.; TERRELL, E. E. Rooting pattern and plant productivity. In: RECHCIGL, M. (ed.). **CRC Handbook of Agriculture Productivity**, vol. I. CRC Press Boca Raton. p.185-200. 1982.

TURNER, N. C. Adaptation to water deficits: a changing perspective. **Functional Plant Biology**, v. 13, n. 1, p. 175-190, 1986.

VAN RENSBURG, L. **Adaptive significance of photosynthetic and metabolic regulation in *Nicotiana tabacum* L. plants during drought stress**. Tese (Doutorado), Potchefstroom University for Christian Higher Education, Potchefstroom, South Africa. 1994.

VEIGA, A. D. ROSA, S. D. V. F.; SILVA, P. A.; OLIVEIRA, J. A.; ALVIM, P. O.; DINIZ, K. A. Tolerância de semente de soja a dessecação. **Ciência Agrotecnológica**, v.31, n. 3, p. 773-780, 2006.

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids**, v. 35, p. 753–759, 2008.

WARING, R. H.; WHITEHEAD, D.; JARVIS, P. G. The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. **Plant, Cell & Environment**, v. 2, n. 4, p. 309-317, 1979.

ZHU, J. K., SHI, J., BRESSAN, R. A., HASEGAWA, P. M. Expression of an *Atriplex nummularia* gene encoding a protein homologous to the bacterial molecular chaperone **Dna. J. Plant Cell**. p. 341-349. 1993.