

ARYANE DO NASCIMENTO ACCIOLY

ESTUDOS MORFOANATÔMICOS EM FOLHAS DE ESPÉCIES DO SEMIÁRIDO
BRASILEIRO: UMA VISÃO ECOLÓGICA

Recife

2022

ARYANE DO NASCIMENTO ACCIOLY

ESTUDOS MORFOANATÔMICOS EM FOLHAS DE ESPÉCIES DO SEMIÁRIDO
BRASILEIRO: UMA VISÃO ECOLÓGICA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientadora: Emília Cristina Pereira de Arruda

Coorientador: Rafael de Paiva Farias

Recife

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB4/1788

Accioly, Aryane do Nascimento

Estudos morfoanatômicos em folhas de espécies do semiárido brasileiro : uma visão ecológica / Aryane do Nascimento Accioly. – 2022.

48 f. : il.

Orientadora: Emília Cristina Pereira de Arruda.

Coorientador: Rafael de Paiva Farias.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.
Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia
Vegetal, Recife, 2022.

Inclui referências e anexos.

1. Plantas da Caatinga. 2. Ecologia florestal. 3. Botânica. I. Arruda, Emília Cristina Pereira de (orientadora). II. Farias, Rafael de Paiva (coorientador). IV. Título.

615.1

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2022-178

ARYANE DO NASCIMENTO ACCIOLY

**ESTUDOS MORFOANATÔMICOS EM FOLHAS DE ESPÉCIES DO SEMIÁRIDO
BRASILEIRO: UMA VISÃO ECOLÓGICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 31/05/2022

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Emília Cristina Pereira de Arruda (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Jarcilene Silva Almeida (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Cláudia Ulisses de Carvalho Silva (Examinadora Externa)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Antes de tudo, gostaria de agradecer a Deus pela conclusão de mais um ciclo.

A minha mãe Mônica e ao meu irmão Júnior por todo amor e apoio de sempre.

Ao meu marido Gabriel, por todo amor, suporte, sorrisos, incentivo e paciência durante esses dois anos. Obrigada pelas correções e traduções dos meus textos, pelo companheirismo e por sempre ser o meu conforto.

Aos meus amigos, em especial Neto, Artur e Lorena pela força, encontros, risadas e por sempre escutarem as minhas reclamações no grupo do whatsapp.

A toda equipe do LAVeg em especial a Lucas amigo e colega de Lab, que sempre esteve disposto a me ajudar no que precisasse. Obrigada pelas risadas, figurinhas e áudios no whatsapp.

Ao meu coorientador Rafael, pelos ensinamentos e por ser sempre muito solícito e paciente.

A minha orientadora Prof Emília, por ter me dado a oportunidade de fazer parte da equipe do LAVeg há 4 anos atrás. Obrigada pela sua dedicação, incentivo, carinho e paciência durante esses anos.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado para desenvolvimento desta pesquisa.

RESUMO

Alta intensidade luminosa, altas temperaturas e períodos de déficit hídrico são os principais fatores abióticos capazes de promover ajustes estruturais nas plantas. Em regiões semiáridas, a exemplo da Caatinga, esses fatores estão relacionados diretamente com a composição florística. Por vezes, espécies vegetais que coexistem em ambientes estressantes como a Caatinga tendem a desenvolver estratégias adaptativas semelhantes, gerando uma convergência adaptativa. Diante disso, o presente estudo teve como objetivo principal a realização de uma revisão sistemática sob a ótica da anatomia foliar, visando traçar o conjunto de caracteres morfoanatômicos e o possível estabelecimento de correlações dentre esses caracteres para as plantas na Caatinga. Para isso foram realizadas buscas sistemáticas em bases de dados bem como a construção de matrizes. Foram coletados dados de 64 espécies distribuídas em 23 famílias botânicas. Nossos resultados demonstraram que caracteres morfoanatômicos como epiderme unisseriada (96,6%), tricomas (81%), parênquima lacunoso multiestratificado (76,7%), cristais (76,2%), cutícula (74,6%), mesofilo do tipo dorsiventral (72,9%), folha anfiestomática (62,7%) e parênquima paliçádico uniestratificado (40,4%) são os mais reportados para a Caatinga dentre as espécies analisadas. Além disso, a localização dos estômatos acima ou a mesmo nível das células epidérmicas teve maior ocorrência (92,6%) entre as espécies quando comparada com estômatos afundados em criptas e/ou sulcos (7,4%). Correlações positivas entre a espessura dos tecidos do mesofilo, epiderme e cutícula foram observadas. A análise de ordenação demonstrou que cutícula conspícua, parede anticlinal da célula epidérmica adaxial e abaxial reta e/ou sinuosa, hipostomatia, anfiestomatia, mesofilo dorsiventral, mesofilo isobilateral, tricomas tectores e glandulares, cristais, esclerênquima, colênquima, parênquima paliçádico uniestratificado, biestratificado e/ou multiestratificado, parênquima lacunoso uniestratificado, biestratificado e/ou multiestratificado compõem o conjunto de caracteres mais compartilhados entre as espécies aqui avaliadas, o que caracteriza uma possível convergência adaptativa. A partir dessa revisão foi possível traçar o conjunto de estratégias morfoanatômicas mais compartilhadas entre as espécies analisadas e, adicionalmente, o estudo dessas estratégias permitiu discutir a relevância desses caracteres para um ambiente semiárido.

Palavras-chave: anatomia foliar; caatinga; convergência adaptativa; florestas secas; xerófitas.

ABSTRACT

High light intensity, high temperatures and periods of water deficiency are the main abiotic factors capable of promoting structural adjustments in plants. In semi-arid regions, such as the Caatinga, these factors are directly related to the floristic composition. Sometimes, plant species that coexist in stressful environments like the Caatinga tend to develop similar adaptive strategies, generating an adaptive convergence. Therefore, the main objective of the present study was to carry out a systematic review from the perspective of leaf anatomy, aiming to trace the set of morphoanatomical characters and the possible establishment of correlations between these characters for plants in the Caatinga. For this, systematic searches in databases and also the construction of matrices were performed. Data were collected from 64 species distributed in 23 botanical families. Our results showed that morphoanatomical characters such as uniseriate epidermis (96.6%), trichomes (81%), multistratified spongy parenchyma (76.7%), crystals (76.2%), cuticle (74.6%), mesophyll of the dorsiventral type (72.9%), amphistomatic leaf (62.7%) and unistratified palisade parenchyma (40.4%) are the most reported for the Caatinga among the analyzed species. Furthermore, the location of stomata above or at the same level as the epidermal cells was more frequent (92.6%) among species when compared to stomata sunk in crypts and/or grooves (7.4%). Positive correlations between the tissue thickness of the mesophyll, epidermis and cuticle were observed. The ordination analysis showed that conspicuous cuticle, anticlinal adaxial and abaxial epidermal cell wall straight and/or sinuous, hypostomatia, amphistomia, dorsiventral mesophyll, isobilateral mesophyll, tector and glandular trichomes, crystals, sclerenchyma, collenchyma, palisade parenchyma unistratified, bistratified and /or multistoried, unistoried, bistoried and/or multistoried spongy parenchyma make up the most shared set of characters among the species evaluated here, which characterizes a possible adaptive convergence. From this review, it was possible to trace the set of morphoanatomical strategies most shared among the analyzed species and, additionally, the study of these strategies allowed us to discuss the relevance of these characters for a semiarid environment.

Keywords: adaptive convergence; dry forests; leaf anatomy; caatinga; xerophytes.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1 – TRAÇOS MORFOANATÔMICOS FOLIARES EM PLANTAS DA CAATINGA: UMA SÍNTESE BASEADA EM REVISÃO SISTEMÁTICA

- Figura 1 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de NMDS (Non Metric Dimensional Scaling) de caracteres morfoanatômicos foliares qualitativos de espécies da Caatinga. Siglas são referentes aos caracteres morfoanatômicos foliares (ver material suplementar). Stress: 0.13.....30
- Figura 2 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de NMDS (Non Metric Dimensional Scaling) das espécies de plantas da Caatinga. Iniciais do gênero e epíteto específico compõem as siglas de cada espécie. Stress: 0.13.....31

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1 – TRAÇOS MORFOANATÔMICOS FOLIARES EM PLANTAS DA CAATINGA: UMA SÍNTESE BASEADA EM REVISÃO SISTEMÁTICA

Tabela 1 – Resultados das buscas sistemáticas em suas respectivas bases de dados.....	23
Tabela 2 – Caracteres morfoanatômicos foliares qualitativos e quantitativos avaliados nesta revisão sistemática.....	24
Tabela 3 – Descrição da família, hábito de crescimento, domínio fitogeográfico e referência das espécies vegetais que compõem o semiárido brasileiro utilizadas nesta revisão sistemática. Ama= Amazônia; Caa= Caatinga; Cer= Cerrado; Mat= Mata Atlântica; Pan= Pantanal; Pam= Pampas.*Possível nome científico aceito atualmente: <i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill. var. <i>mollissima</i>	25
Tabela 4 – Correlações entre os caracteres quantitativos das espécies vegetais que compõem o semiárido brasileiro utilizadas nesta revisão sistemática. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; s = não significativo.....	32

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	12
2.1 CAATINGA: CARACTERÍSTICAS GERAIS, CLIMA E VEGETAÇÃO	12
2.2 ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS FOLIARES DE PLANTAS DE AMBIENTES SEMIÁRIDOS	13
2.3 SÍNDROMES ADAPTATIVAS	17
3 TRAÇOS MORFOANATÔMICOS FOLIARES EM PLANTAS DA CAATINGA: UMA SÍNTESE BASEADA EM REVISÃO SISTEMÁTICA.....	19
4 CONCLUSÃO	42
REFERÊNCIAS	43
ANEXO A – MATERIAL SUPLEMENTAR.....	46
ANEXO B – REGRAS DO PERIÓDICO THE BOTANICAL REVIEW.....	48

1 INTRODUÇÃO

As condições edafoclimáticas são importantes para a determinação da composição florística em diferentes escalas. Fatores abióticos como a intensidade luminosa, temperatura e disponibilidade hídrica são determinantes para modificar a composição e a estrutura vegetacional, bem como os diversos traços funcionais das plantas (NEVO et al., 2000; GUERFEL et al., 2009). Em Florestas Secas ao redor do globo, em que plantas estão submetidas a diferentes estresses, principalmente aqueles relacionados ao déficit hídrico, são necessários ajustes estruturais no corpo vegetal, especialmente na folha. Adicionalmente, a folha tem sido considerada um órgão de grande plasticidade fenotípica, a qual pode individualmente favorecer ajustes da planta às condições ambientais que variam tanto espacial quanto temporalmente nas Florestas Secas (NEVO et al., 2000; GUERRA; SCREMIN-DIAS, 2018).

A Caatinga, que compreende uma Floresta Seca situada principalmente no semiárido nordestino brasileiro, caracteriza-se por períodos de estiagem que podem se estender de sete a nove meses durante o ano, alta intensidade luminosa e altas temperaturas (PRADO, 2003). Todavia, a Caatinga detém grande diversidade vegetal com diversas estratégias adaptativas, tais como as mudanças morfoanatômicas que incluem, por exemplo, microfilia, espinhos, aumento na densidade de tricomas e aumento na espessura do mesofilo (FAHN; CUTLER, 1992; DICKSON, 2000). Esse conjunto de estratégias adaptativas das plantas da Caatinga permitem a tolerância aos estresses ambientais e é determinante na assinatura funcional dessa flora.

A intensidade de estresse ambiental pode estar relacionada à expressão de convergência adaptativa nas comunidades vegetais (CHAPIN et al., 1993). Isso se traduz quando os traços funcionais são similares entre as espécies que coexistem, mesmo sem estarem próximas filogeneticamente, o que caracteriza uma convergência adaptativa. Estudos acerca da convergência adaptativa entre plantas vem se tornando uma importante ferramenta para o melhor entendimento dos papéis desempenhados pelos traços funcionais nas diferentes comunidades (AGRAWAL; FISHBEIN, 2006). Adicionalmente, a estruturação dos traços funcionais permite caracterizar as respostas das comunidades de plantas às mudanças ambientais, que têm sido propostas a partir de diferentes cenários e ambientes, como

exemplificado a partir do aumento da temperatura e redução das chuvas previsto para as áreas semiáridas do Brasil.

Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo principal a realização de uma revisão sistemática sob a ótica da morfoanatomia foliar de plantas do semiárido nordestino, visando entender o estabelecimento de correlações entre esses caracteres e quais conjuntos de estratégias morfoanatômicas são expressas por esses vegetais.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 CAATINGA: CARACTERÍSTICAS GERAIS, CLIMA E VEGETAÇÃO

A Caatinga é um tipo de floresta tropical sazonalmente seca com alta diversidade biológica. Esse domínio fitogeográfico abrange uma área de 844.453 km², que equivale a cerca de 10,1% do território nacional, e ocupa a quarta posição em extensão dentre os domínios fitogeográficos ocorrentes no Brasil (IBGE, 2019). A Caatinga está quase que restrita ao nordeste brasileiro, ocorrendo nos seguintes estados: Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e na região sudeste do país, no estado de Minas Gerais (IBGE, 2019). Apesar da grande extensão, seu estado de conservação é preocupante, pois apenas 36% de sua área total está inserida em unidades de conservação, e somente 1% corresponde a áreas de proteção integral (FREIRE et al., 2018).

O clima da Caatinga é classificado como semiárido, com temperaturas médias elevadas, entre 25° e 30°C, e baixos níveis de precipitação, que oscilam tipicamente entre 400 e 1200 mm ao ano (TABARELLI et al., 2018). Outros fatores também colaboram para que a Caatinga seja considerada uma floresta seca, tais como: alta radiação solar, baixa nebulosidade, baixas taxas de umidade relativa do ar e evapotranspiração potencial anual elevada (LEAL; TABARELLI; SILVA, 2003). Segundo Tabarelli et al. (2018), a Caatinga está longe de ser um ambiente homogêneo, pois nos planaltos as médias anuais de temperatura são mais baixas e o nível de precipitação chega a atingir 1800 mm por ano.

Os solos de ambientes semiáridos são bastante variáveis e sua composição está estritamente relacionada com a região ao qual eles se encontram inseridos. No entanto, em geral, a Caatinga apresenta solos pouco desenvolvidos, com baixa concentração de matéria orgânica, baixa profundidade e permeabilidade, e com frequentes erosões (GANEM, 2017). As características edafoclimáticas podem ser um fator limitante para a produção primária, porém, essas mesmas características também podem ser consideradas como determinantes da alta diversidade vegetal (ALVEZ; ARAÚJO; NASCIMENTO, 2009) e das diferenças fitossociológicas da Caatinga (OLIVEIRA et al., 2019).

A vegetação desse domínio apresenta características adaptativas que possibilitam a sobrevivência sob distintos estresses, tais como hídrico, luminoso e nutricional (FERNANDES; QUEIROZ, 2018). Segundo Leal, Tabarelli e Silva (2003), a vegetação da

Caatinga é classificada como floresta arbustiva-arbórea, em sua maioria de pequeno porte, com presença de microfilia e espinhos, contendo espécies lenhosas caducifólias e herbáceas anuais. Além disso, a maioria desses vegetais estabelecem uma sincronia entre a estação chuvosa/disponibilidade hídrica e a produção de novas folhas/flores, aproveitando esse curto período para completar o seu ciclo reprodutivo (FERNANDES; QUEIROZ, 2018).

A flora da Caatinga é diversa, abrigando cerca de 3347 espécies de angiospermas, distribuídas em 962 gêneros e 153 famílias (FERNANDES; CARDOSO; QUEIROZ, 2019). Ainda segundo esses autores, o extrato herbáceo representa cerca de 56,3% da diversidade de espécies, ficando então as espécies lenhosas com 43,7% dessa diversidade. As famílias botânicas com maior diversidade na Caatinga são: Fabaceae, Euphorbiaceae, Poaceae, Asteraceae, Rubiaceae, Malvaceae, Cyperaceae, Convolvulaceae, Apocynaceae, Bromeliaceae e Cactaceae (QUEIROZ et al., 2018; ATHIÊ-SOUZA et al., 2019). Fabaceae se destaca com o maior número de espécies endêmicas, seguida de Euphorbiaceae, Cactaceae, Bromeliaceae, Malvaceae e Apocynaceae (FERNANDES; CARDOSO; QUEIROZ, 2019).

A alta diversidade de famílias de plantas na Caatinga reflete o mosaico de ambientes dentro deste domínio (SOUZA et al., 2019). Fabaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Rubiaceae e Malvaceae destacam-se em qualquer estudo florístico dentro da Caatinga, pois apresentam amplas formas de crescimento, ocupando diferentes nichos no domínio (FERNANDES; CARDOSO, DE QUEIROZ, 2019). Apesar da grande representatividade dessas famílias botânicas demonstrar a capacidade que seus representantes possuem em se ajustar às diferentes fisionomias dentro da Caatinga, muito ainda deve ser compreendido no que diz respeito aos efeitos dos fatores abióticos e bióticos sobre essas plantas, principalmente quando leva-se em consideração os cenários de mudanças climáticas, onde muitos modelos predizem a desertificação de áreas de florestas (VIEIRA et al., 2020; OLIVEIRA et al., 2021), maior sazonalidade e aumento da aridez dentro dessas regiões (COSTA et al., 2020).

2.2 ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS FOLIARES DE PLANTAS DE AMBIENTES SEMIÁRIDOS

Plantas de ambientes semiáridos (*i.e.*, xerófitas) possuem características morfológicas, fisiológicas e anatômicas que auxiliam o seu estabelecimento e sobrevivência frente aos estresses presentes nesse ambiente. A folha, por ser um órgão com alta plasticidade, torna-se um modelo de estudo para a observação dessas características, já que seu crescimento e

desenvolvimento pode ser influenciado por fatores ambientais como: temperatura, intensidade luminosa e disponibilidade hídrica (ESPIRITO SANTO; PUGIALLI, 1999; NEVO et al., 2000; GUERFEL et al., 2009).

Plantas de regiões semiáridas geralmente têm sido reportadas como caducifólias, evitando o período seco, reduzindo assim a área de transpiração através da perda das folhas (BARROS; SOARES, 2013; OLIVEIRA et al., 2020). De acordo com Barros (2010) a predominância de espécies caducifólias nessas regiões sugere que a redução da transpiração no período seco pode compensar o gasto energético na produção de novas folhas. Por outro lado, há espécies em regiões semiáridas que mantêm as folhas o ano todo (SILVA et al., 2015). Independente da manutenção foliar em períodos secos, considerados críticos, algumas adaptações morfoanatômicas são necessárias para garantir a sobrevivência dessas plantas em condições semiáridas.

A epiderme é a primeira barreira de defesa dos vegetais contra estresses do ambiente (DICKISON, 2000). O espessamento da cutícula e a formação de revestimento ceroso podem conferir características adaptativas para as plantas de ambientes semiáridos (FAHN; CUTLER, 1992; FIGUEIREDO et al., 2015). Essas características podem auxiliar na diminuição da perda de água para o ambiente e na redução da absorção da radiação excessiva (FIGUEIREDO et al., 2015). Maiti et al. (2016) reportaram que o revestimento ceroso está relacionado a refletância da radiação solar, reduzindo assim a temperatura foliar. Alguns estudos têm demonstrado que a composição da cutícula pode ser determinante na redução das taxas transpiratória (RIEDERER e SCHREIBER, 2001). Consequentemente, algumas espécies em regiões semiáridas podem apresentar cutículas pouco espessas, mas com composição efetiva a reduzir transpiração, sendo uma estratégia compreendida para minimizar custos de construção foliar (JORDAAN e KRUGGER, 1998).

Como resposta à alta radiação solar, plantas xerófitas podem apresentar epiderme ou hipoderme multisseriada. Essa condição pode ser gerada principalmente para suprir a falta de tricomas nesse tecido (FAHN e CUTLER, 1992). Ademais, a redução no tamanho celular e a parede celular anticlinal reta das células epidérmicas são atributos associados às plantas de ambientes secos, e parecem ter relação com a deficiência hídrica e exposição à intensa radiação solar (KIM et al. 2005; GUERRA e SCREMIN-DIAS, 2018).

A presença de tricomas nas folhas é considerada uma adaptação a ambientes secos (FAHN e CUTLER, 1992), pois essas estruturas atuam frente a fatores bióticos e abióticos. Dentre as funções desempenhadas pelos tricomas podemos citar: diminuição da perda de água na transpiração, proteção dos tecidos contra radiação solar e proteção contra herbívoros (MANETAS, 2003; BARROS e SOARES, 2013; KARABOURNIOTIS et al., 2019). Os tricomas também são importantes estruturas para o funcionamento eficiente dos estômatos, pois fornecem proteção ao aparelho estomático, permitindo que as trocas gasosas ocorram em condições mais amenas (BARROS e SOARES, 2013). A densidade e a localização dos estômatos na folha também são aspectos que podem variar referente às condições ambientais. Estômatos afundados em criptas ou sulcos promovem proteção contra a alta exposição solar e consequentemente promove a economia hídrica (MAITI et al., 2016; DÖRKEN e LEPETIT, 2018). Estômatos menores e mais numerosos estão associados a episódios de déficit hídrico (DICKISON, 2000; GUERFEL et al., 2009). Folhas anfiestomáticas (*i.e.*, com estômatos presentes em ambas as faces da epiderme) parecem ser o tipo foliar mais representativo em plantas xerófitas. Essa característica e a alta densidade de estômatos proporcionam à planta uma maior capacidade fotossintética (FIGUEIREDO et al., 2015; DRAKE et al., 2018). Por outro lado, folhas hipoestomáticas (*i.e.*, com estômatos restritos à face abaxial) parecem ser mais vantajosas quando levamos em consideração a fotoinibição e dessecação resultantes da grande exposição solar. A face abaxial da epiderme está naturalmente menos exposta à radiação solar, logo, folhas hipoestomáticas estão sujeitas a sofrer menos fotodanos em relação a tipos foliares anfiestomáticos (DRAKE et al., 2018). Segundo Dickison (2000) a alta densidade estomática gera altas taxas transpiratórias e consequentemente pode também causar um efeito de resfriamento na folha.

Em relação ao mesófilo, Menezes et al. (2006) descreveram o tipo isobilateral como um atributo característico de plantas xerófitas. No entanto, alguns trabalhos recentes demonstraram também que o mesófilo do tipo dorsiventral é frequente nas xerófitas (GUERRA e SCREMIN-DIAS, 2018; FERRARO e SCREMIN-DIAS, 2018; RIBEIRO et al., 2021; XAVIER e ARRUDA, 2021). Drake et al. (2018) discutiram que tipos foliares anfiestomáticos e isobilaterais constituem uma vantagem em ambientes áridos, pois diminuem a distância entre os estômatos e o mesófilo, resultando em uma melhor eficiência do uso de água devido a maior condutância do mesófilo para CO₂. Em contrapartida, o tipo foliar dorsiventral apresenta um arranjo celular que facilita as trocas gasosas e o aproveitamento da luz (MENEZES et al., 2006; XAVIER e ARRUDA, 2021). O parênquima paliádico exhibe

alto grau de resposta nos órgãos fotossintéticos de plantas xerófitas. Muitas vezes pode acontecer um aumento da espessura desse tecido, levando-o a ocupar todo ou grande parte do mesofilo foliar (FAHN e CUTLER, 1992). Em ambientes secos é esperado que o parênquima paliçádico seja bem desenvolvido e que o lacunoso ocupe uma porção menor do mesofilo (DICKISON, 2000; GUERFEL et al., 2009). O incremento no número de camadas do parênquima paliçádico e o consequente espessamento do mesofilo está relacionado com uma maior eficiência fotossintética (MAITI et al., 2016), e pode ser considerado uma característica típica de plantas xerófitas (PARKHURST, 1978). Mattos Filho (1971), em um trabalho anatômico comparativo entre plantas da Caatinga e do Cerrado, demonstrou que o esclerênquima bem desenvolvido e o parênquima paliçádico multisseriado podem constituir importantes caracteres xeromórficos. A presença de esclereídes e fibras possibilita a planta uma maior estabilidade do tecido em episódios de estresse mecânico, bem como a prevenção do colapso celular em períodos de déficit hídrico (DICKISON, 2000). O colênquima também pode auxiliar na prevenção do colapso celular através de sua subdivisão em faixas longitudinais (FAHN e CUTLER, 1992).

Idioblastos contendo cristais ou compostos fenólicos são comumente reportados entre plantas xerófitas, sendo considerado um atributo adaptativo (FAHN e CUTLER, 1992; BARROS e SOARES, 2013; GUERRA e SCREMIN-DIAS, 2018). Os compostos fenólicos reduzem a absorção da luz pelas células epidérmicas, protegendo a folha do superaquecimento e dos fotodanos, bem como modulando a interação planta-animal ao reduzir a herbivoria (CASTRO e MACHADO, 2006; IZAGUIRRE et al., 2007; RIBEIRO et al., 2021). Já os cristais são resultado do processo de cristalização devido ao excesso de cálcio nas folhas advindo da perda de água no processo de transpiração (BARROS e SOARES, 2013). Os níveis de cálcio nas plantas são tratados como respostas a estresses, ou seja, apresentam aumento quando relacionados a fatores abióticos como luz e a seca (RAMAKRISHNA E RAVISHANKAR, 2011).

Embora exista uma gama de trabalhos discutindo as adaptações dos vegetais a ambientes semiáridos, essas discussões são pontuais e isoladas, principalmente quando levamos em consideração estudos realizados no semiárido nordestino (Caatinga), o que porventura limita a compreensão da ocorrência de possíveis convergências adaptativas nos diferentes grupos de plantas.

2.3 SÍNDROMES ADAPTATIVAS

Fatores ambientais determinam padrões ecológicos e evolutivos que asseguram a eficiência de mecanismos anatômicos e fisiológicos nas plantas (FERRARO e SCREMIN-DIAS, 2018). Os conjuntos específicos de caracteres morfológicos, anatômicos ou fisiológicos podem ser tratados como respostas relacionadas a um tipo de estresse ambiental (CHAPIN et al., 1993). Então, plantas que coexistem podem desenvolver características semelhantes mesmo sem necessariamente apresentar algum grau de parentesco (*i.e.*, convergência adaptativa).

Os estudos de convergência de características e consequentes síndromes (*i.e.*, associações recorrentes de características) tem se tornado uma importante ferramenta no que diz respeito ao entendimento das adaptações nas comunidades vegetais (AGRAWAL e FISHBEIN, 2006), bem como na previsão das respostas da vegetação a possíveis mudanças no ambiente (REICH et al., 2003). Agrawal e Fishbein (2006) propuseram que o primeiro passo para examinar síndromes dentro de uma comunidade vegetal é a identificação das características das espécies que ali ocorrem independentemente de suas histórias filogenéticas.

O ambiente pode conduzir tipos de síndromes específicas em plantas através da combinação de condições particulares de fatores abióticos e bióticos (AGRAWAL e FISHBEIN, 2006). Para Agrawal (2020) quando estão frente a uma mudança ambiental, as plantas apresentam uma hierarquia de prioridades de investimentos. Ainda segundo o autor, a energia para o investimento em novos mecanismos advém de funções menos importantes no momento, ou seja, ocorre um redirecionamento de energia para os mecanismos que vão assegurar a aptidão do corpo vegetal diante dessa nova condição ambiental.

Como discutido anteriormente, as florestas tropicais sazonalmente secas têm o estresse hídrico como principal fator abiótico, e como consequência as plantas apresentam diferentes estratégias adaptativas (SILVA et al., 2015). Para esse tipo florestal as características foliares são indicativos importantes de adaptabilidade (GUERRA e SCREMIN-DIAS, 2018). Grupos fenológicos de plantas, como espécies sempre verdes e espécies caducifólias, são exemplos de estratégia adaptativa desse ambiente. Espécies do mesmo grupo fenológico partilham de caracteres foliares semelhantes no que diz respeito à adaptação à seca e herbivoria, como demonstrado por Silva et al. (2015). A convergência de caracteres também é algo esperado quando tratamos do hábito de crescimento, ao comparar folhas de espécies herbáceas vs.

arbóreas, principalmente no que se refere às condições climáticas do ambiente (ROSSATTO et al. 2015).

De fato, os processos de convergência e possíveis síndromes adaptativas foliares estão estritamente associados aos fatores bióticos e abióticos dentro dos diversos nichos ocupados pelos grupos vegetais. Portanto, uma abordagem que vise compreender a distribuição e possíveis combinações de caracteres morfoanatômicos foliares dentre as plantas da Caatinga possibilitaria o entendimento de prováveis síndromes adaptativas que levaram a sua sobrevivência e estabelecimento. Além do mais, essa análise possibilitaria o melhor entendimento dos papéis desempenhados pelos caracteres morfoanatômicos foliares para que essas espécies resistissem às condições climáticas naturais desse ambiente.

3 TRAÇOS MORFOANATÔMICOS FOLIARES EM PLANTAS DA CAATINGA: UMA SÍNTESE BASEADA EM REVISÃO SISTEMÁTICA

Aryane do Nascimento Accioly^a; Rafael de Paiva Farias^b; Emília Cristina Pereira de Arruda^a

^aDepartamento de Botânica, Laboratório de Anatomia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, 1235 - Cidade Universitária, Recife - PE, Brasil.

^bCentro multidisciplinar, Universidade Federal do Acre, Estrada do Canela Fina, Km 12, Gleba Formoso, Colônia São Francisco, Cruzeiro do Sul-AC, Brasil.

Resumo

A Caatinga é um ambiente de grande diversidade vegetal, apesar de suas condições climáticas serem por vezes limitantes no que diz respeito ao desenvolvimento do corpo das plantas. Essa grande diversidade pode estar relacionada com a alta capacidade que as espécies apresentam em se ajustarem diante das sazonalidades climáticas. Os estudos dos mecanismos que conferem às plantas a capacidade de se estabelecer em ambientes com estresse recorrente são cruciais para entender as possíveis respostas dessas espécies, sobretudo às mudanças no clima. Nesse contexto, realizou-se uma revisão sistemática dos caracteres morfoanatômicos foliares de espécies da Caatinga com o objetivo de traçar os conjuntos de estratégias morfoanatômicas e suas implicações funcionais dentro de uma região semiárida. Para essa revisão foram realizadas buscas em base de dados de trabalhos que abrangessem pelo menos dois dos três sistemas de tecidos (revestimento, fundamental e vascular). Foram coletados dados morfoanatômicos foliares de 64 espécies distribuídas em 23 famílias. Esses dados demonstraram que traços morfoanatômicos como cutícula, epiderme unisseriada, tricomas, folha anfiestomática, mesofilo do tipo dorsiventral, parênquima lacunoso multiestratificado, parênquima paliádico uniestratificado e cristais são os traços morfoanatômicos mais representativos para a Caatinga dentre as espécies analisadas. Correlações positivas foram observadas entre os tecidos do mesofilo, epiderme e cutícula. Análises de ordenação demonstraram uma combinação de caracteres morfoanatômicos entre a maioria das espécies analisadas. Com os dados obtidos através desta revisão sistemática foi possível traçar as estratégias morfoanatômicas foliares mais comumente utilizadas por espécies da Caatinga e discutir a relevância desses traços para um ambiente semiárido.

Palavras-chave: anatomia foliar; florestas secas; semiárido; síndromes adaptativas; xerófitas

Abstract

The Caatinga is an environment of great plant diversity, despite its climatic conditions being sometimes limiting with regard to the development of the plant body. This great diversity may be related to the high capacity of the species to adjust themselves in face of the climatic seasonality. Studies of the mechanisms that give plants the ability to establish themselves in environments with recurrent stress are crucial to understand the possible responses of these species, especially to changes in climate. In this context, we carried out a systematic review of the leaf morphoanatomical characters of Caatinga species in order to trace the sets of morphoanatomical strategies and their functional implications within a semiarid region. For this review we searched in databases for studies covering at least two of the three tissue systems (coating, fundamental and vascular). Leaf morphoanatomical data were collected

from 64 species distributed in 23 families. These data showed that morphoanatomical traits such as cuticle, uniseriate epidermis, trichomes, amphistomatic leaf, dorsiventral mesophyll, multistratified spongy parenchyma, unistratified palisade parenchyma and crystals are the most representative morphoanatomical traits for the Caatinga among the analyzed species. Positive correlations were observed between the mesophyll, epidermis and cuticle tissues. Ordering analyzes demonstrated a combination of morphoanatomical characters among most of the analyzed species. With the data obtained through this systematic review, we can trace the leaf morphoanatomical strategies most commonly used by Caatinga species and discuss the relevance of these traits for a semiarid environment.

Keywords: adaptive syndromes; dry forests; leaf anatomy; semiarid; xerophytes

1. Introdução

Em ambientes com estresses recorrentes, a exemplo da Caatinga, fatores abióticos como luminosidade, temperatura, e disponibilidade hídrica atuam como filtros ecológicos moldando a estrutura da comunidade vegetal (Cadotte & Tucker, 2017). As plantas desses ambientes estressantes tendem a apresentar aspectos morfológicos, fisiológicos e/ou anatômicos similares devido ao intenso estresse abiótico (Carrijo et al., 2021). O compartilhamento de caracteres similares por espécies que coocorrem e que não possuem nenhum vínculo filogenético é tratado como uma convergência de características (*i.e.*, síndromes) (Agrawal & Fishbein, 2006). Estudos acerca das síndromes em plantas podem representar uma ferramenta para o entendimento dos traços funcionais e da adaptação desses organismos aos diferentes tipos de ambientes, sobretudo para ambientes com estresse recorrente, como em regiões semiáridas.

Nas plantas, a folha, devido à sua alta plasticidade, é o órgão vegetal de maior e mais rápida resposta às mudanças no ambiente, configurando ajustes individuais que permitem o sucesso desses organismos (Gratani et al., 2006). Em regiões semiáridas, as plantas apresentam uma gama de características adaptativas foliares, por exemplo: estratégias fenológicas, como espécies caducifólias; morfológicas, como a presença de espinhos; e anatômicas, como o espessamento de tecidos do mesófilo e da cutícula (Fahn & Cutler, 1992; Dickson, 2000; Oliveira et al., 2020). Essas adaptações conferem às plantas melhor aproveitamento dos recursos ambientais disponíveis, que por sua vez são bastante limitados na Caatinga.

A Caatinga é uma floresta tropical seca de clima semiárido com alta sazonalidade, com uma precipitação máxima anual de 1.200mm e períodos de estiagem que podem se estender de 7 a 10 meses ao ano (Prado, 2003). Entretanto, mesmo com características climáticas extremas, esse domínio possui grande diversidade de espécies vegetais dotadas de uma variedade de estratégias de sobrevivência. O estudo dessas estratégias, sobretudo as morfoanatômicas, é imprescindível para entender questões relacionadas à adaptação e estabelecimento das plantas em regiões áridas e semiáridas ao redor do globo. Além disso, essas investigações podem auxiliar na projeção das respostas das plantas no que diz respeito às mudanças ambientais, já que algumas pesquisas com foco no Nordeste brasileiro e na Caatinga (*i. e.* Costa et al. 2020; Vieira et al. 2020; Oliveira et al. 2021) já predizem o aumento da sazonalidade e consequente aumento da aridez, além de maior desertificação de áreas de florestas.

Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivo principal a realização de uma revisão sistemática sob a ótica da morfoanatomia foliar na Caatinga, visando entender o estabelecimento de correlações entre esses caracteres e quais conjuntos de estratégias morfoanatômicas utilizadas por essas plantas dentro desse ambiente.

2. Material e métodos

2.1 Pesquisa da literatura

Para o levantamento de caracteres morfoanatômicos foliares de espécies da Caatinga foram realizadas buscas sistemáticas nas seguintes bases de dados: *Web of Science*, *Scielo*, *Scopus*, *Science Direct* e *Google Acadêmico*. As buscas foram realizadas entre outubro de 2020 e janeiro de 2021, utilizando as seguintes palavras-chaves e argumentos Booleanos: (“anatomy” OR “morphoanatomy”) AND (“leaf” OR “leaves”) AND (“caatinga”) OR “semiarid” OR “brazilian semiarid” OR “brazilian dry forest”). As buscas foram realizadas em “Tópico”, sem filtros, com exceção do *Science Direct* que, por apresentar uma grande quantidade de resultados ao realizar a pesquisa, necessitou-se da utilização de filtros para que a quantidade de resultados se tornasse viável para avaliação (ver Tabela 1). As buscas foram realizadas sem restrição por período, sendo selecionada qualquer literatura que avaliasse pelo menos dois dos três sistemas (revestimento, preenchimento e vascular).

Os trabalhos encontrados foram avaliados em duas etapas: na primeira foi analisado o título, o resumo e as palavras-chaves; na segunda, o texto completo. Em cada etapa foram excluídos artigos que não estavam dentro do escopo da pesquisa. Também foram incorporados a essa revisão estudos relevantes na área, de autoria ou coautoria de membros do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFPE (LAVeg), que eventualmente ainda não estivessem indexados nas bases avaliadas (ver Tabela 1), além disso foram analisados dados de uma espécie endêmica do semiárido brasileiro, a *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G. Don) E. Gagnon & G.P. Lewis obtidos a partir de técnicas anatômicas usuais, descritas a seguir.

2.2 Seleção de caracteres morfoanatômicos

Foram selecionados os caracteres morfoanatômicos foliares com maior frequência de citação e ocorrência dentre os estudos e os mais representativos para espécies xerófitas baseado em Fahn e Cutler (1992). A partir dessa seleção foram construídas duas matrizes, uma composta por caracteres qualitativos de 59 espécies e outra por caracteres quantitativos (análises biométricas) de 16 espécies (ver Tabela 2). Para ambas as matrizes também foram obtidas as seguintes informações: (i) espécie; (ii) família; (iii) hábito vegetal; (iv) local de coleta; (v) domínio fitogeográfico; (vi) referência. As informações sobre a distribuição das espécies nos domínios fitogeográficos brasileiros, bem como o hábito vegetal foram obtidas através da base de dados Flora do Brasil. O número de espécies varia de acordo com cada caractere morfoanatômico analisado, pois nem sempre os autores avaliaram os mesmos caracteres em todos os trabalhos.

2.3 Análises morfoanatômicas da espécie *Cenostigma microphyllum*

2.3.1 Dissociação epidérmica

Para a caracterização da epiderme foliar foi utilizada a solução de Franklin que consiste em uma mistura de peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1 (Franklin, 1945). As amostras, juntamente com a solução de dissociação, foram colocadas em frascos bem vedados e mantidos em estufa a 50°C por 12 horas. Após esse período, o material foi lavado em água destilada, corado com safranina e montado em lâminas semipermanentes com glicerina 50% (Kraus & Arduim, 1997).

2.3.2 Caracterização de tecidos foliares internos

Após a fixação, o material foi pós-desidratado em série etanol-butanol terciário (50-100%), emblocado em parafina histológica (Kraus & Arduim, 1997) e seccionado transversalmente em micrótomo rotativo. As secções foram coradas com azul de Alcian 1% e Safranina 1% (Kraus & Arduim, 1997) e montados em bálsamo do Canadá (Bukatsch, 1972).

2.3.3 Análise dos parâmetros anatômicos

Para as análises biométricas dos parâmetros anatômicos foram realizadas 10 medições (*i.e.*, réplicas) por indivíduo (total de cinco indivíduos) para cada característica analisada. Os parâmetros avaliados foram: espessura total do mesofilo, espessura do parênquima paliçádico e lacunoso, espessura da epiderme na face adaxial e abaxial, e espessura da cutícula na face adaxial e abaxial. Os registros dos caracteres anatômicos foram feitos em microscópio óptico Leica DM500 com auxílio do sistema de digitalização de imagem LAS EZ. Para medições dos tecidos do mesofilo foram registradas imagens no aumento de 40x. As análises das imagens foram realizadas através do software ImageJ.

2.4 Análises estatísticas

Para descrever a variação das plantas da Caatinga baseada na presença/ausência dos atributos morfoanatômicos qualitativos foi realizada a NMDS (Non Metric Dimensional Scaling), que consiste em uma análise de ordenação baseada nas distâncias de similaridade entre as amostras e variáveis. Para esta análise foi utilizada a distância de Bray Curtis e a MODA para o preenchimento de valores ausentes. Previamente às análises de correlação, realizou-se um teste de Shapiro-Wilk (Zar 1999) para avaliar a normalidade da distribuição dos dados. A correlação de Spearman (dados não-normais) foi realizada para determinar a relação entre os atributos morfoanatômicos. Os valores de referência na análise de correlação seguiram os critérios definidos por Davis (1971), a seguir: 0 a 0.3 = correlação desprezível, 0.3 a 0.5 = correlação fraca, 0.5 a 0.7 = correlação moderada, 0.7 a 0.9 = correlação forte, e acima de 0.9 = correlação muito forte.

Tabela 1 Resultados das buscas sistemáticas nas respectivas bases de dados.

Base de dados	Palavras-chaves e argumentos Booleanos	Tipo de busca	Filtro	Total	Rejeitados	Duplicados	Final
Web of Science	("anatomy" OR "morphoanatomy") AND ("leaf" OR "leaves") AND ("caatinga" OR "semiárid" OR "brazilian semiárid" OR "brazilian dry forest")	Tópico	Sem filtros	43	39	0	4
Scielo	("anatomy" OR "morphoanatomy") AND ("leaf" OR "leaves") AND ("caatinga" OR "semiárid" OR "brazilian semiárid" OR "brazilian dry forest")	Tópico	Sem filtros	95	93	0	2
Scopus	("anatomy" OR "morphoanatomy") AND ("leaf" OR "leaves") AND ("caatinga" OR "semiárid" OR "brazilian semiárid" OR "brazilian dry forest")	Tópico	Sem filtros	51	50	6	1
Science Direct	("anatomy" OR "morphoanatomy") AND ("leaf" OR "leaves") AND ("caatinga" OR "semiárid" OR "brazilian semiárid" OR "brazilian dry forest")	Tópico	Research article; Conference abstracts	726	725	1	1
Google Acadêmico	("anatomy" OR "morphoanatomy") AND ("leaf" OR "leaves") AND ("caatinga" OR "semiárid" OR "brazilian semiárid" OR "brazilian dry forest")	Tópico	Sem filtros	176	171	3	5
LAVeg	-	-	-	-	-	-	4
Total				1.091	1.078	10	17

Tabela 2 Caracteres morfoanatômicos foliares qualitativos e quantitativos avaliados nesta revisão sistemática.

Região da folha	Caracteres qualitativos	Caracteres quantitativos
Epiderme	Presença de cera epicuticular Conspicuidade da cutícula Número de camadas de células da epiderme Sinuosidade das paredes das células epidérmicas na face adaxial Sinuosidade das paredes das células epidérmicas na face abaxial Tipo de folha quanto a localização dos estômatos Posição dos estômatos em relação às demais células da epiderme Tipo de estômatos Ocorrência de tricomas Tipo de tricomas	Espessura da cutícula adaxial Espessura da cutícula abaxial Espessura da epiderme adaxial Espessura da epiderme abaxial
Mesofilo	Tipo do mesofilo Nº Camadas do parênquima paliádico Nº Camadas do parênquima lacunoso Presença de aerênquima Presença de colênquima	Espessura do parênquima paliádico Espessura do parênquima lacunoso Espessura total do mesofilo
Comuns a vários tecidos	Presença/tipo de cristais Presença de idioblastos Presença de compostos fenólicos Presença de fibras Presença de esclereídes	-
Folha total	-	Espessura total da folha

3. Resultados

3.1 Estudos morfoanatômicos foliares em Plantas da Caatinga

Esta revisão consistiu em dezessete trabalhos com intervalo entre os anos de 2010 e 2021. Foram coletados dados de 64 espécies (incluindo os dados de *C. microphyllum* processada e analisada no presente trabalho) distribuídas em 23 famílias botânicas (ver Tabela 3). As famílias mais estudadas quanto à morfoanatomia foliar de plantas na Caatinga nos artigos avaliados foram Rubiaceae (14 espécies, 21,9%), seguida de Fabaceae (oito espécies, 12,5%), Euphorbiaceae (sete espécies, 10,9%), Heliotropiaceae (seis espécies, 9,3%) e Amaryllidaceae (cinco espécies, 7,8%). As formas de crescimento mais comuns foram arbustivos/arbóreas (12 espécies, 18,7%), arbóreas (11 espécies, 17,2%), herbáceas (10 espécies, 15,6%) e arbustivas (10 espécies, 15,6%) (Tabela 3). Dentre as 64 espécies avaliadas, 11 delas (17,2%) ocorrem exclusivamente na Caatinga. As outras 53 espécies ocorrem tanto em ambiente de Caatinga como em outros domínios fitogeográficos brasileiros, sendo o Cerrado o de maior compartilhamento das espécies estudadas (41 espécies, 79,2%).

A maior parte da literatura analisou os caracteres morfoanatômicos de modo qualitativo/descritivo (12 pesquisas, 70,6%), comparativamente a análise quantitativa (três pesquisas, 17,6%) ou combinada qualitativa e quantitativa (duas pesquisas, 11,7%).

Tabela 3 Descrição da família, hábito de crescimento, domínio fitogeográfico e referência das espécies vegetais que compõem o semiárido brasileiro utilizadas nesta revisão sistemática. Ama= Amazônia; Caa= Caatinga; Cer= Cerrado; Mat= Mata Atlântica; Pan= Pantanal; Pam= Pampas. * Possível nome científico aceito atualmente: *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill. var. *mollissima*.

Família/espécie	Hábito	Domínio fitogeográfico	Referência
Alliaceae			
<i>Nothoscordum pernambucanum</i> Rav.	Herbáceo	Caa; Cer	Alves-Araújo et al. (2012).
Amaryllidaceae			
<i>Griffinia gardneriana</i> (Herb.) Rav.	Herbáceo	Caa; Mat	Alves-Araújo et al. (2012).
<i>Habranthus itaobinus</i> Rav.	Herbáceo	Caa; Cer	Alves-Araújo et al. (2012).
<i>Habranthus sylvaticus</i> Herb.	Herbáceo	Caa; Cer	Alves-Araújo et al. (2012).
<i>Hippeastrum stylosum</i> Herb.	Herbáceo	Caa	Alves-Araújo et al. (2012).
<i>Hippeastrum puniceum</i> (Lam.) Kuntze	Herbáceo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pam; Pan;	Alves-Araújo et al. (2012).
Anacardiaceae			
<i>Myracrodruon urundeuva</i> (Fr. Allem.) Engl.	Arbóreo	Caa; Cer; Mat; Pam; Pan	Silva (2015).
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	Arbóreo	Caa; Cer	Silva (2015).
Apocynaceae			
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	Arbóreo	Caa; Cer	Barros (2010).
<i>Calotropis procera</i> (Aiton) W. T. Aiton	Arbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat	Rivas et al. (2020).
Arecaceae			
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq) Lodd. ex Martius	Arbóreo	Caa; Cer; Mat	Oliveira et al. (2016).
<i>Syagrus coronata</i> Mart. Becc.	Arbóreo	Caa; Cer	Oliveira et al. (2016).
Brassicaceae			
<i>Crateva tapia</i>	Arbóreo	Ama; Caa; Cer; Mat	Barros (2010).
Burseraceae			
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.)	Arbustivo/Arbóreo	Ama; Caa; Cer	Silva (2015).

Combretaceae			
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Arbustivo/Arbóreo	Ama; Caa; Cer; Mat	Alves (2017).
Capparaceae			
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl	Arbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pan	Silva (2015). Alves (2017).
<i>Cynophalla hastata</i> (Jacq.) J.Presl	Arbustivo/Arbóreo	Caa; Mat	
Convolvulaceae			
<i>Jacquemontia evolvuloides</i> (Moric.) Meisn.	Herbáceo	Ama; Caa; Cer; Mat	Silva (2016).
Cordiaceae			
<i>Varronia globosa</i> Jacq.	Arbustivo	Caa; Mat	Tolke et al. (2013).
<i>Varronia leucocephala</i> (Moric.) J. S. Mill.	Arbustivo	Caa	Tolke et al. (2013).
Crysobalanaceae			
<i>Licania rigida</i> Benth.	Arbóreo	Caa	Barros (2010).
Euphorbiaceae			
<i>Croton argyrophylloides</i> Mull.Arg.	Arbustivo	Ama; Caa	Silva (2015).
<i>Croton blanchetianus</i> Baill..	Arbustivo/Arbóreo	Caa	Barros e Soares (2013).
<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	Subarbustivo/Arbustivo	Caa; Cer; Mat	Barros e Soares (2013).
<i>Jatropha curcas</i> (L.)	Arbóreo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pan	Figueiredo et al. (2015).
<i>Jatropha molissima</i> Muell. Arg.*	Arbustivo	Caa; Cer	Silva (2015).
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl.) Baillon	Arbustivo/Arbóreo	Ama; Caa; Cer	Figueiredo et al. (2015).
<i>Manihot caerulea</i> Pohl	Arbustivo/Arbóreo	Ama; Caa; Cer; Mat	Silva et al. (2019).
Fabaceae			
<i>Bauhinia cheilantha</i> Bong. Steud.	Arbustivo/Arbóreo	Caa; Cer	Barros (2010).
<i>Cenostigma microphyllum</i> (Mart. ex G. Don) E. Gagnon & G.P. Lewis	Arbustivo/Arbóreo	Caa	Os autores.
<i>Erythrina velutina</i> Willd.	Arbóreo	Caa; Cer	Barros (2010).
<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Alemão) Ducke	Arbóreo	Ama; Caa; Cer	Barros (2010).
<i>Mimosa caesalpinhiifolia</i> Benth.	Arbustivo/Arbóreo	Caa	Barros (2010).
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir	Arbustivo/Arbóreo	Caa; Cer	Barros (2010).
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz	Arbustivo/Arbóreo	Ama; Caa	Silva (2015).
<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H.S.Irwin & Barneby,	Arbustivo/Arbóreo	Ama; Caa; Cer; Mat	Xavier e Arruda (2021).
Heliotropiaceae			
<i>Euploca polyphylla</i> (Lehm.) J.I.M. Melo & Semir	Herbáceo/Subarbustivo	Ama; Caa; Mat	Tolke et al. (2015).
<i>Euploca procumbens</i> (Mill.) Diane & Hilger	Herbáceo/Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pam; Pan	Tolke et al. (2015).
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	Herbáceo/Subarbustivo	Caa; Mat	Tolke et al. (2015).
<i>Heliotropium curassavicum</i> L	Herbáceo	Caa; Mat; Pam	Tolke et al. (2015).
<i>Myriopus rubicundus</i> (Salzm. ex DC.) Luebert	Subarbustivo/Arbustivo	Caa; Cer; Mat	Tolke et al. (2015).
<i>Myriopus salzmännii</i> (DC.) Diane & Hilger	Arbustivo	Caa; Mat	Tolke et al. (2015).
Lamiaceae			
<i>Hyptis suaveolens</i> L.	Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pan	Silva (2016).
Malpighiaceae			
<i>Mcvaughia bahiana</i> W.R.Anderson	Arbustivo	Caa	Almeida et al. (2019).
<i>Mcvaughia piauiensis</i> R.F.Almeida & Guesdon	Subarbustivo	Caa	Almeida et al. (2019).
Malvaceae			
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns	Arbustivo	Caa; Cer; Pan	Barros (2010).

Myrtaceae			
<i>Campomanesia eugenoides</i> var. <i>desertorum</i> (DC.) Landrum	Arbustivo	Caa	Oliveira et al. (2018).
Rhamaceae			
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	Arbóreo	Caa; Mat	Barros (2010).
Rubiaceae			
<i>Borreria spinosa</i> (L.) Cham. & Schltdl.	Herbáceo/Subarbustivo	Caa; Cer; Mat; Pam	Lima et al. (2020).
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.	Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pam, Pan	Lima et al. (2020).
<i>Cordia rigida</i> (K. Schum.) Kuntze	Subarbustivo/Arbustivo	Caa; Cer	Lima et al. (2020).
<i>Hexasepalum apiculatum</i> (Willd.) Delprete & J.H. Kirkbr.	Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pam	Lima et al. (2020).
<i>Hexasepalum gardineri</i> (K.Schum.) J.H. Kirkbr. & Delprete	Subarbustivo	Caa	Lima et al. (2020).
<i>Hexasepalum radulum</i> (Willd.) Delprete & J.H. Kirkbr.	Subarbustivo	Caa; Cer; Mat	Lima et al. (2020).
<i>Hexasepalum teres</i> (Walter) J.H. Kirkbr.	Herbáceo/Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pam; Pan	Lima et al. (2020).
<i>Mitracarpus baturitensis</i> Sucre	Herbáceo	Caa; Cer	Lima et al. (2020).
<i>Mitracarpus longicalyx</i> E.B. Souza & M.F. Sales	Herbáceo	Caa	Lima et al. (2020).
<i>Mitracarpus robustus</i> E.B. Souza & E.L. Cabral	Subarbustivo/Arbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat	Lima et al. (2020).
<i>Mitracarpus salzmannianus</i> DC.	Herbáceo/Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat	Lima et al. (2020).
<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	Herbáceo/Subarbustivo	Caa; Cer; Mat; Pam	Lima et al. (2020).
<i>Staelia galioides</i> DC.	Herbáceo/Subarbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat; Pan	Lima et al. (2020).
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	Subarbustivo/Arbustivo	Ama; Caa; Cer; Mat	Lima et al. (2020).
Smilacaceae			
<i>Smilax cissoides</i> Martius ex Grisebach	Liana	Ama; Caa; Cer; Mat	Martins et al. (2013).
Verbeneaceae			
<i>Stachytarpheta sanguinea</i> Mart. ex Schauer	Subarbustivo	Caa; Cer; Mat	Silva (2016).

3.2 Traços morfoanatômicos foliares na Caatinga

A maioria das espécies estudadas na Caatinga (74,6% de um total de 59 espécies) têm cutícula classificada como conspícua, como exemplo as espécies *Hexasepalum gardineri* e *Mitracarpus longicalyx*. Por outro lado, na Caatinga há algumas espécies (25,4%) com cutícula classificadas como inconspícua, como é o caso das espécies *Euploca procumbens* e *Varronia globosa*. A maior parte dos trabalhos não classifica a cutícula quanto a sua espessura, porém, quando houve classificação (5 trabalhos), 8 espécies (13,5%) apresentaram cutículas delgadas e 7 espécies (11,9%) apresentaram cutículas ditas como espessas. Como exemplo de espécies com cutículas delgadas reporta-se *Combretum leprosum* e *Jacquemontia evolvuloides*, e com cutículas espessas *Aspidosperma pyrifolium* e *Manihot caerulescens*. Apenas dois trabalhos avaliaram as ceras epicuticulares, tendo algumas espécies com ornamentação do tipo estriada. Como exemplo podemos citar as espécies *Crateva tapia* e *Hippeastrum puniceum*.

A epiderme das espécies é majoritariamente unisseriada (96,6% de 59 espécies), sendo os outros 3,4%, espécies cujo parâmetro não foi avaliado. Entre as 43 espécies analisadas, a maioria delas apresentam sinuosidade das paredes das células epidérmicas na face superior

classificadas como: anticlinal reta (44,2%), seguida por anticlinal sinuosa (34,9%), enquanto na face inferior, o tipo anticlinal sinuosa (58,1%) é majoritário.

A maioria das espécies na Caatinga apresentam folhas anfiestomáticas (62,7% de um total de 59 espécies) comparativamente às do tipo hipoestomáticas (37,3%). Cerca de 11 espécies (29,7%) classificadas como anfiestomáticas tiveram a maior densidade dos estômatos na face abaxial da epiderme, tendo então a face adaxial baixa densidade e estômatos localizados próximos à nervura central. Estômatos do tipo paracítico e anomocítico foram os mais reportados entre as espécies da Caatinga, tendo 40,4% e 31,9% das ocorrências a partir de 47 espécies, respectivamente. Os outros 27,7% se dividiam entre estômatos do tipo diacítico, anisocítico e tetracítico. A maior parte das espécies estudadas quanto à posição dos estômatos (92,6% de um total de 27 espécies) apresentam estômatos acima ou ao mesmo nível das células epidérmicas, com baixa representatividade (duas espécies, 7,4%) para estômatos abaixo das células epidérmicas. A maioria das espécies apresentam de tricomas na epiderme foliar (81% de 58 espécies). A ocorrência dos tricomas é comum em ambas as faces da epiderme (90,9% de 33 espécies). Houve predominância de tricomas do tipo tector (69,7% de 43 espécies). Algumas espécies apresentaram uma combinação de tricomas tectores e glandulares (12 espécies, 27,9%), e uma espécie (2,4%) possui apenas tricomas glandulares.

O tipo de mesofilo com maior ocorrência entre as espécies da Caatinga é o dorsiventral, ocorrendo em 72,9% de 48 espécies. Os tipos isobilateral e homogêneo foram registrados em 9 (18,7%) e 4 espécies (8,4%), respectivamente. Em relação ao número de camadas do parênquima paliádico 52 espécies foram avaliadas, e a maior parte delas apresentam o tipo uniestratificado (21, 40,4%), seguido pelos tipos biestratificado (12, 23,1%), multiestratificado (8, 15,4%), biestratificado ou multiestratificado (5, 9,6%), uniestratificado ou biestratificado (4, 7,7%) e uniestratificado ou multiestratificado (2, 3,8%). Já para o número de camadas do parênquima lacunoso, 30 espécies foram avaliadas, e a maior parte delas apresentam parênquima lacunoso multiestratificado (23, 76,7%), seguido pelos tipos uniestratificado ou multiestratificado (2, 6,7%), biestratificado ou multiestratificado (2, 6,7%), uniestratificado ou biestratificado (1, 3,3%), biestratificado (1, 3,3%), uniestratificado (1, 3,3%). Dentre as 21 espécies que apresentam parênquima paliádico do tipo uniestratificado, 17 espécies (80,9%) possuem a combinação desse tipo com o parênquima lacunoso do tipo multiestratificado. Algumas plantas da Caatinga analisadas possuem aerênquima (seis espécies, 10,2%) e colênquima (17 espécies, 28,8%).

Os cristais estão presentes na maioria das espécies estudadas na Caatinga (45 espécies, 76,2%). Drusas e ráfides foram os tipos mais observados, ocorrendo em 27 (60%) e 12 espécies (26,6%), respectivamente. Com relação à localização dessas estruturas nos tecidos foliares, elas estavam presentes nos tecidos do mesofilo (24,4%) e nos feixes vasculares (22,2%). Os compostos fenólicos foram reportados para cerca de 15 espécies (25,4%) na Caatinga, sendo as outras 44 (74,6%) espécies que não foram avaliadas ou não apresentaram essa característica. Os locais de maior ocorrência dos compostos fenólicos são os tecidos do mesofilo e epiderme (66,6%) e feixes vasculares (40%). Fibras e esclereídes ocorrem em cerca de 23 (38,9%) e 4 (6,7%) das espécies analisadas, respectivamente. Tanto as fibras (91,3%) quanto as esclereídes (25%) ocorrem nos feixes vasculares, além disso as esclereídes ocorrem também em tricomas (50%). Idioblastos estavam presentes em 21 espécies (35,6%), com maior ocorrência nos tecidos do mesofilo (52,4%), seguida dos feixes vasculares (28,6%).

3.3 Análise de ordenação (NMDS)

Na análise de ordenação houve uma tendência de convergência para a maioria dos traços morfoanatômicos analisados (Figura 1). Dessa forma, há um conjunto de vários traços que exibem maior compartilhamento entre as espécies da Caatinga, sendo eles: cutícula conspicua, parede anticlinal da célula epidérmica adaxial e abaxial reta e/ou sinuosa, hipostomatia, anfiestomatia, mesofilo dorsiventral, mesofilo isobilateral, tricomas tectores e glandulares, cristais, esclerênquima, colênquima, parênquima paliçádico uniestratificado, biestratificado e/ou multiestratificado, parênquima lacunoso uniestratificado, biestratificado e/ou multiestratificado (Figura 1). A maioria das espécies analisadas estão relacionadas com esse grupo de traços morfoanatômicos, entre elas temos 10 das 11 espécies endêmicas. Como exemplos dessas espécies podemos citar *Cenostigma microphyllum*, *Croton blanchetianus* e *Poincianella pyramidalis* (Figura 2).

Diferentemente do traço parede anticlinal reta e/ou sinuosa citado anteriormente, os caracteres parede anticlinal adaxial/abaxial curva e parede anticlinal abaxial ondulada foram menos compartilhados entre as espécies estudadas, formando agrupamentos isolados (Figura 1), tendo espécies como *Euploca polyphylla* e *Smilax cissoides* dentre os seus representantes. Adicionalmente, tanto o parênquima paliçádico biestratificado/multiestratificado, quanto o parênquima lacunoso biestratificado e o parênquima lacunoso uniestratificado/biestratificado tendem a estarem associados, formando um agrupamento (Figura 1) representado por espécies como *Mimosa caesalpiniiifolia* e *Cynophalla flexuosa*.

O aerênquima está associado principalmente ao mesofilo homogêneo formando um agrupamento isolado, se relacionando também com o caractere parede anticlinal abaxial reta (Figura 1). Esse agrupamento é representado por espécies como *Griffinia gardneriana*, *Nothoscordum pernambucanum* e *Hippeastrum stylosum*, que é uma espécie endêmica (Figura 2). O aerênquima também pode estar associado ao mesofilo isobilateral, como visto em *Habranthus itaobinus* e *Habranthus sylvaticus*. Todas as espécies que apresentaram o aerênquima em sua estrutura foliar pertencem às famílias Amaryllidaceae e Alliaceae.

Figura 1 Diagrama de ordenação produzido pela análise de NMDS (Non Metric Dimensional Scaling) de caracteres morfoanatômicos foliares qualitativos de espécies da Caatinga. Siglas são referentes aos caracteres morfoanatômicos foliares (ver material suplementar). Stress: 0.13.

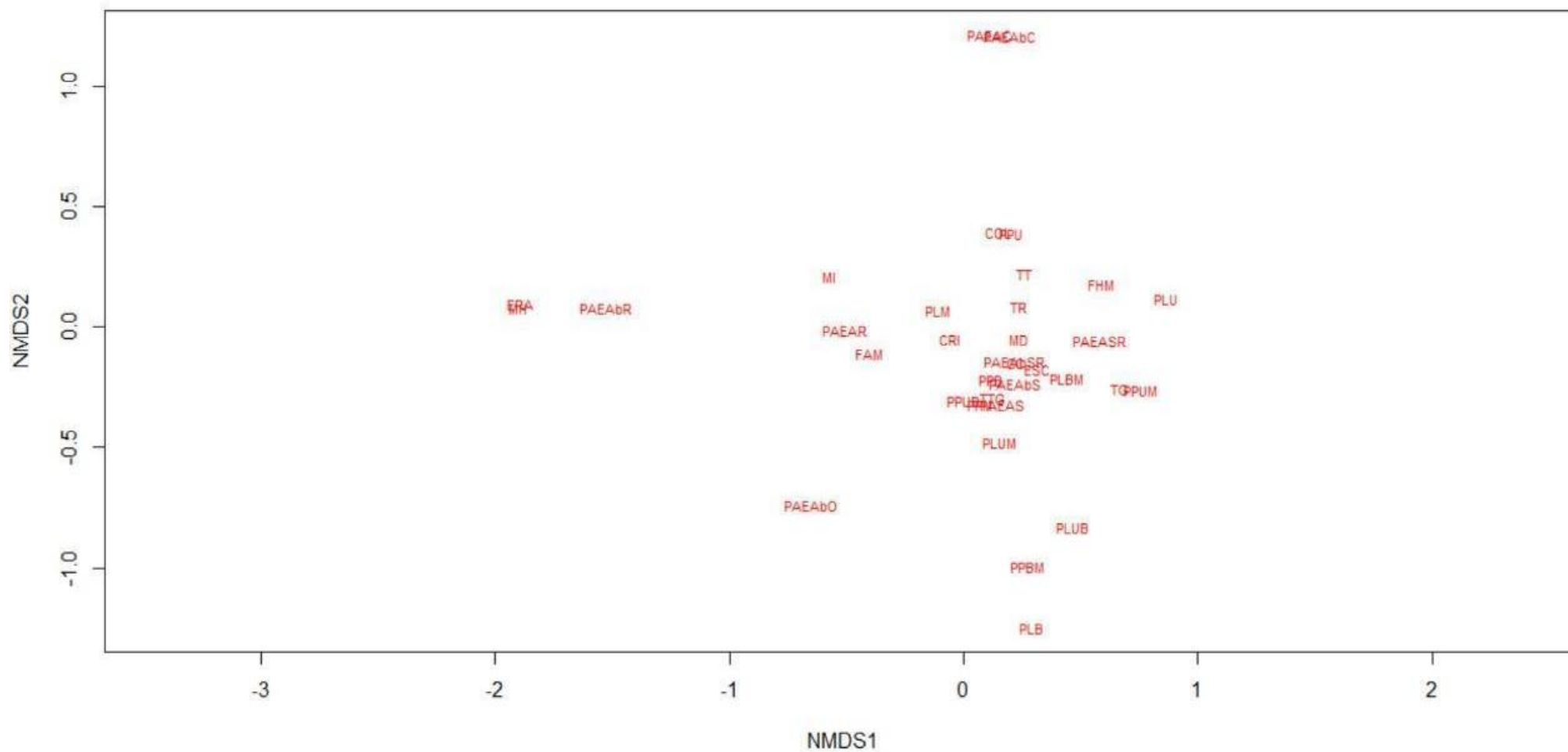
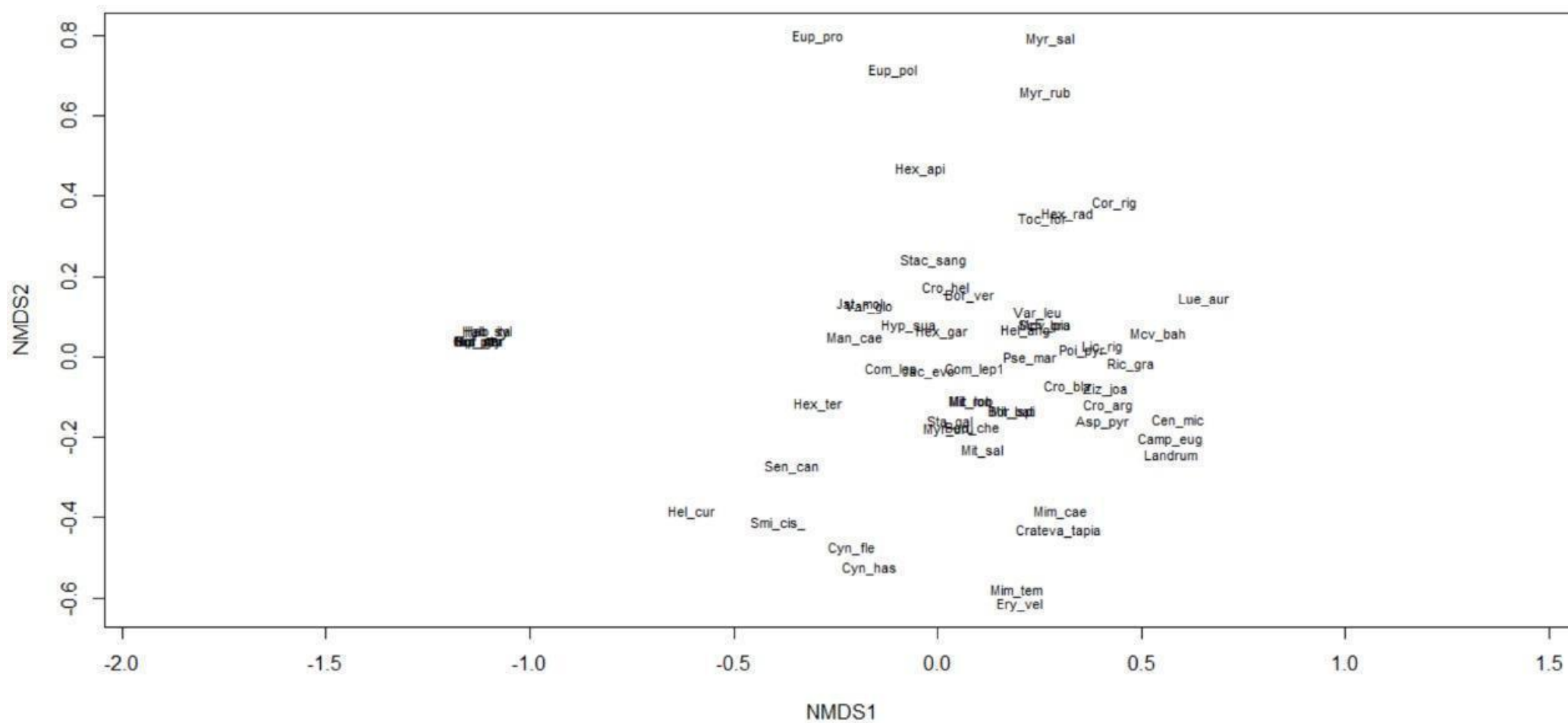


Figura 2 Diagrama de ordenação produzido pela análise de NMDS (Non Metric Dimensional Scaling) das espécies de plantas da Caatinga. Iniciais do gênero e epíteto específico compõem as siglas de cada espécie. Stress: 0.13.



3.4 Correlações

As cutículas adaxial e abaxial apresentaram correlação positiva entre si e com todos os caracteres, exceto com as epidermes adaxial e abaxial, que por sua vez foram correlacionadas positivamente. A epiderme abaxial também se correlacionou positivamente com os parênquimas paliçádico e lacunoso, mesofilo e folha total. O parênquima paliçádico, parênquima lacunoso, mesofilo e folha total correlacionaram-se positivamente com todos os caracteres, com exceção apenas da epiderme adaxial (ver Tabela 4).

Tabela 4 Correlações entre os caracteres quantitativos das espécies vegetais que compõem o semiárido brasileiro utilizadas nesta revisão sistemática. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; ns = não significativo.

Espessura (μm)	Cutícula adaxial	Cutícula abaxial	Epiderme adaxial	Epiderme abaxial	Parênquima paliçádico	Parênquima lacunoso	Mesofilo	Folha
Cutícula adaxial	1	0.95**	- 0.24 ^{ns}	0.30 ^{ns}	0.63*	0.57*	0.63*	0.69*
Cutícula abaxial		1	- 0.11 ^{ns}	0.46 ^{ns}	0.74**	0.72**	0.76**	0.84**
Epiderme adaxial			1	0.81**	0.24 ^{ns}	0.22 ^{ns}	0.15 ^{ns}	0.37 ^{ns}
Epiderme abaxial				1	0.65*	0.63*	0.60*	0.71*
Parênquima paliçádico					1	0.86**	0.93**	0.94**
Parênquima lacunoso						1	0.97**	0.91**
Mesofilo							1	0.95**
Folha								1

4. Discussão

4.1 Traços anatômicos foliares de espécies da Caatinga

A maioria dos caracteres foliares observados nas 59 espécies avaliadas sugerem adaptação a condições semiáridas, como esperado. A presença de cutícula, tricomas, cristais, compostos fenólicos e tecido fotossintético bem desenvolvido são associadas a respostas a fatores abióticos como a alta intensidade luminosa, altas temperaturas e deficiência hídrica, que são característicos do ambiente de estudo deste trabalho. Traços morfoanatômicos como mesofilo dorsiventral e a localização dos estômatos acima ou ao mesmo nível da epiderme parecem ser menos reportados para ambientes de clima semiárido, no entanto, neste estudo, esses caracteres tiveram maior ocorrência. Esses dados nos permitem enfatizar a grande variabilidade de adaptações anatômicas que os vegetais de regiões semiáridas podem apresentar, sobretudo na folha, órgão este que exibe grande plasticidade, principalmente quando levamos em consideração a variação microclimática existente dentro de um mesmo ecossistema. Portanto, a partir disso discutiremos quais os significados ecológicos desses caracteres morfoanatômicos para as espécies vegetais frente aos fatores abióticos presentes na Caatinga.

4.1.1 Cutícula e cera epicuticular

A cutícula está entre os caracteres mais avaliados dentro dos trabalhos utilizados nesta revisão e, de fato, esse caractere possui grande importância para a manutenção do corpo vegetal, pois auxilia na proteção da folha contra possíveis patógenos e herbívoros, perda de água e danos advindos do excesso da radiação solar (Riederer & Schreiber, 2001; Jordan et al., 2005; Onoda et al., 2012). Portanto, para plantas de ambientes semiáridos essa estrutura é de extrema importância, sobretudo quando se consideram as condições climáticas. Na discussão das funções desse caractere, no que se refere a eficiência antitranspiratória, há um tempo vem sendo reportado que a espessura da cutícula por si só não é um caractere que garante essa eficiência. A investigação das propriedades físicas e químicas é considerada um ponto crucial para elucidar a questão da permeabilidade da água através da cutícula (Riederer & Schreiber, 2001; Oliveira et al., 2003). Segundo Jordan e Krugger (1998), em ambientes semiáridos muitas espécies podem apresentar cutículas delgadas igualmente eficientes àquelas espessas, pelo fato de serem menos custosas energeticamente quando comparadas com cutículas espessas. Por outro lado, Dong e He (2017) associaram cutículas espessas a ambientes abertos, onde os vegetais experimentam alta incidência luminosa e altas temperaturas. Nesta revisão poucos trabalhos avaliaram a cutícula quanto a sua espessura, e mesmo quando avaliada não houve uma predominância de cutículas espessas sobre cutículas delgadas e vice-versa, dessa forma é difícil estabelecer um padrão de ocorrência quanto a essa característica para o semiárido nordestino.

Ao contrário da cutícula, a cera epicuticular teve menor avaliação dentre os trabalhos, no entanto, esse caractere é um importante mecanismo de resposta, sobretudo quando tratamos de espécies submetidas por períodos de déficit hídrico. As ceras constituem uma barreira que auxilia na restrição da perda de água na via cuticular, e também contribuem para a manutenção das trocas gasosas em períodos adversos (Oliveira et al., 2003; Medeiros et al., 2017). A partir dessas discussões podemos perceber a relevância das análises físicas, químicas e ultraestruturais da cutícula e das ceras epicuticulares para que se possa identificar a importância funcional desses caracteres para as espécies vegetais da Caatinga.

4.1.2 Epiderme

A epiderme foliar em plantas xerófitas pode se apresentar de forma unisseriada e multisseriada, sendo esta última um possível mecanismo para suprir a falta de tricomas neste tecido (Fahn & Cutler, 1992). Com os resultados obtidos neste trabalho podemos reforçar esta afirmação, já que a maioria das espécies apresentaram epiderme unisseriada com tricomas. Esses organismos contam então com o auxílio dos tricomas para a proteção dos tecidos foliares, portanto não precisam investir em camadas múltiplas do tecido epidérmico, o que consequentemente possibilita ao vegetal uma economia energética.

A sinuosidade das paredes epidérmicas também é um caractere de resposta a fatores abióticos como a luz. Paredes anticlinais retas das células epidérmicas são um indicativo de que espécies vegetais vivem em ambientes com intensa luminosidade, enquanto que espécies com paredes anticlinais sinuosas estão associadas a ambientes sombreados (Guerra & Scremin-Dias, 2018). Neste caso, como a face superior da epiderme (adaxial) está sob maior incidência luminosa devido a arquitetura da folha, é esperado que essa face apresente maior predominância de paredes anticlinais retas quando comparada com a face inferior (abaxial). No entanto, algumas plantas também podem apresentar paredes anticlinais retas na face

inferior da epiderme (abaxial), essa característica pode ser influenciada através dos solos claros que refletem a luz solar diretamente para a face inferior da folha. A reflexão da luz solar é bastante comum em ambientes secos como o semiárido nordestino, pois seus solos possuem pouco poder de retenção de água e pouca matéria orgânica, o que os tornam claros e secos, facilitando então a reflexão (Bowers & Hanks, 1965).

4.1.3 Folhas anfiestomática e hipoestomática

A folha hipoestomática apresenta algumas vantagens para ambientes semiáridos. O arranjo da folha hipoestomática, com seus estômatos restritos à face inferior (abaxial), possibilita que o aparelho estomático tenha menor exposição à radiação solar, e assim menor perda de água para o meio no processo de transpiração e maior proteção contra fotodanos. Além disso, segundo Drake et al. (2018) a estrutura compartimentada da folha hipoestomática ajuda a atenuar as oscilações da água quando os estômatos estão abertos, o que permite que as trocas gasosas sejam realizadas de forma menos custosa em termos transpiratórios. O tipo foliar anfiestomático foi o mais representativo entre as plantas avaliadas nesta revisão. A folha anfiestomática é uma característica bem presente em plantas xerófitas, e os padrões de distribuição estomática entre as faces da epiderme neste tipo foliar são relacionados com ambientes de vegetação aberta (Fahny, 1997; Dong & He, 2017). A alta intensidade luminosa pode fazer com que a planta invista no caráter anfiestomático e aumente assim a produtividade em termos de trocas gasosas e fotossíntese, no entanto, esse investimento pode resultar em maior demanda transpiratória e possíveis fotodanos ao aparelho estomático (Drake et al., 2018). Como uma solução para esse problema, as espécies podem apresentar estômatos menos numerosos e mais esparsos na superfície superior (adaxial) e grande densidade na face inferior (abaxial), assim garantem o bom funcionamento do aparelho fotossintético e previnem possíveis danos teciduais advindos da intensa radiação solar de ambientes semiáridos. Apesar dos custos, o caráter anfiestomático permite trocas gasosas mais eficientes e assim uma maior produtividade foliar quando comparado com folhas hipoestomáticas (Parkhurst, 1978; Drake et al., 2018). Portanto, tratando-se do semiárido nordestino, onde a radiação solar é intensa, folhas anfiestomáticas parecem ser mais vantajosas em termos de produtividade. Essa questão é relevante quando levamos em conta que a baixa produtividade nesse tipo de ambiente proporcionará ao vegetal uma baixa alocação de recursos para lidar com possíveis situações de danos futuros (Jordan et al., 2005).

Como citado anteriormente, a posição dos estômatos em relação às células epidérmicas difere do esperado para o tipo de ambiente analisado, em que estômatos no mesmo nível e acima foram mais comuns. Muito se é reportado sobre estômatos em sulcos ou criptas ser uma adaptação relacionada a economia hídrica (ver Dickison, 2000; Rodonti et al., 2003; Gaff & Oliver, 2013; Dorken & Lepetit, 2018), estratégia muito utilizada pelos vegetais de ambientes áridos e semiáridos. Essas depressões na epiderme criam um microclima apropriado para que essas estruturas possam realizar a abertura e fechamento do poro estomático de forma mais amena (Maiti, 2016). No entanto, nesta revisão essa característica foi pouco observada, o que nos faz retificar a importância do sombreamento anatômico na própria folha. Nessa questão, caracteres anatômicos como a cutícula e tricomas podem gerar um sombreamento na folha (Jordan et al., 2005), em que estruturas como os estômatos, por exemplo, podem realizar suas tarefas diárias sem maiores complicações, ou seja, não seriam necessárias criptas ou sulcos estomáticos para criar um microclima mais favorável. Logo, com o sombreamento promovido pelos tricomas na folha, muitas espécies podem apostar em estômatos ao mesmo nível da epiderme ou até acima mesmo que em condições semiáridas.

4.1.4 Tricomas

Os resultados obtidos nesta revisão reforçam a importância dos tricomas para plantas de ambientes semiáridos, sobretudo os tricomas tectores. A presença dessas estruturas em ambas as faces da folha pode ser discutida através de uma série de fatores como, por exemplo: a diminuição da perda de água através da transpiração, o aumento da reflectância e consequente redução na absorção da radiação solar, e a proteção contra herbívoros (Manetas, 2003; Karabourniotis et al., 2019). Diversos trabalhos (Fahn, 1986; Rodonti et al., 2003; Amada et al., 2017; Accioly et al., 2022) discutiram os tricomas como uma adaptação de extrema importância para vegetais em condições áridas por possibilitarem a manutenção do corpo vegetal através das funções citadas acima. Nesta revisão foi possível reafirmar a relevância desse atributo, sobretudo para as plantas da Caatinga.

4.1.5 Tipo e tecidos do mesofilo

O mesofilo isobilateral é considerado uma característica típica em xerófitas de modo geral (Liu et al., 2015; Dong & He, 2017). O arranjo dos tecidos nesse mesofilo (naturalmente com duas camadas de tecido parenquimático paliçádico) pode ser considerada uma vantagem para ambientes áridos e semiáridos no que diz respeito ao maior aproveitamento luminoso (Menezes et al., 2006). Entretanto, esse caractere teve menor abundância nas plantas aqui avaliadas. Neste caso, a maior representatividade do mesofilo dorsiventral (naturalmente com uma camada de tecido parenquimático paliçádico e outra de tecido lacunoso) pode ser explicada por sua estruturação potencializar os processos oriundos da fotossíntese (Xavier & Arruda, 2021). Nesse tipo de mesofilo, a grande maioria dos cloroplastos estão concentrados no tecido paliçádico, portanto a disposição estrutural desse tecido lhes possibilita maior aproveitamento luminoso (Menezes et al., 2006). Adicionalmente, o mesofilo dorsiventral permite também ao tecido lacunoso um maior desenvolvimento e assim a ampliação de seus espaços intercelulares, o que acarreta em melhoria nas trocas gasosas (Menezes et al., 2006).

Apesar de não ter um maior destaque de espécies com mais de uma camada do tecido parenquimático paliçádico em relação aos outros tipos, esse caractere não deixa de ser um parâmetro importante em estudos de anatomia ecológica para espécies do semiárido. Esse tecido tende a se desenvolver em maiores proporções em plantas xerófitas com intuito de potencializar a fotossíntese (Parkhurst, 1978; Menezes et al., 2006; Maiti et al., 2016) por conta da grande incidência luminosa comum a ambientes semiáridos. Seu investimento pode se dar não apenas pelo aumento no número de camadas celulares, mas também no seu espessamento celular. Logo, é de extrema importância em estudos de anatomia ecológica as análises de cunho biométricos que explorem o espessamento dos diversos tipos de tecidos, juntamente com análises mais descritivas. Ao contrário do parênquima paliçádico, o parênquima lacunoso apresentou maior número de espécies com várias camadas desse tecido, característica esta menos esperada quando se analisa plantas xerófitas. Pois como citado anteriormente, a proporção de parênquima paliçádico em relação ao parênquima lacunoso tende a ser maior e pode até mesmo ocupar todo o mesofilo em espécies de ambientes semiáridos. Mas por outro lado, o parênquima lacunoso bem desenvolvido, ou seja, com grandes espaços aéreos, é um requisito importante para a otimizar o potencial das trocas gasosas nas folhas (Baillie & Fleming, 2020), pois a condutância do mesofilo é influenciada diretamente pela disposição desses espaços na estrutura foliar (Terashima et al., 2011). Diante desses fatos, é possível sugerir que como o semiárido nordestino já garante, naturalmente, grande disponibilidade luminosa, muitas espécies talvez invistam em parênquima lacunoso mais robusto para maior captação e armazenamento de CO₂ para fins fotossintéticos. Dessa

forma, a frequência de abertura e fechamento do poro estomático seria reduzida e, por consequência, a perda de água nesse processo também, assim o vegetal garante uma economia hídrica juntamente com o bom funcionamento do aparelho fotossintético.

4.1.6 Fibras, esclereídes, cristais e compostos fenólicos

Tipos celulares do esclerênquima como fibras e esclereídes são bem associados a condições mais secas (Heide-Jorgensen, 1990; Brito et al., 2022). Essas células são frequentemente encontradas ao redor dos tecidos vasculares, conferindo proteção e sustentação (Scatena & Dias, 2006), o que corrobora com os resultados obtidos neste estudo. O investimento em tecido esclerenquimático é essencial para suporte dos demais tecidos vegetais diante das baixas pressões de turgor ocasionadas pelo estresse hídrico, característica essa muito comum em ambientes semiáridos (Dickison, 2000).

Os cristais têm suas quantidades fortemente influenciadas por fatores abióticos como a luz e déficit hídrico (Gaberšček et al., 2020). Nas folhas, essas estruturas podem se apresentar dispostas nos tecidos epidérmicos e mesofílicos ou dentro de estruturas celulares chamadas de idioblastos, como demonstram os dados desse estudo. O surgimento dos cristais, segundo Barros e Soares (2013), é dado a partir do processo de cristalização ocasionado pelo excesso de cálcio resultante das altas taxas transpiratórias em ambientes secos. Outros autores associam o surgimento dessas estruturas a funções como: regulação do cálcio, equilíbrio de íons, e defesa e suporte da estrutura vegetal (Franceschi & Nakata, 2005). A presença de idioblastos contendo cristais nas folhas pode ser considerada uma vantagem para ambientes secos devido ao seu potencial osmótico. Em condições de estresse hídrico, os idioblastos cristalíferos permitem uma maior absorção da água e como consequência proporcionam um ambiente mais úmido para as células ao seu redor (Liu et al., 2015).

Assim como os cristais, a presença de compostos fenólicos nas plantas também está relacionada a fatores ambientais, e nas folhas podem estar presentes na epiderme, mesofilo e idioblastos. Esses compostos químicos desempenham funções extremamente variadas que perpassam entre fatores abióticos e bióticos. Entre essas funções podemos citar: a proteção contra radiação UV e radiação visível, a defesa contra patógenos e herbívoros, a polinização e a atração alimentar (Karabourniotis et al., 2019). Na cutícula e nas células da epiderme esses compostos atuam na reflexão da radiação solar e, consequentemente, auxiliam a folha no que diz respeito ao seu aquecimento (Izaguirre et al., 2007). Também podem estar presentes nos tricomas prestando uma defesa química contra patógenos e herbívoros (Karabourniotis et al., 2019).

De acordo com as discussões acima, estruturas como fibras, esclereídes, cristais e compostos fenólicos asseguram o desempenho foliar frente a fatores bióticos como alta radiação solar, altas temperaturas e deficiência hídrica. Além disso, muitas dessas estruturas e/ou compostos químicos apresentam funções duplas, ou seja, podem conferir auxílio ao vegetal tanto para fatores bióticos quanto abióticos. O investimento nesses tipos de caracteres representa um bom custo-benefício para os vegetais, sobretudo para espécies que habitam regiões com baixos níveis de recurso e altos níveis de estresse, como o semiárido nordestino.

4.2 Análise de ordenação (NMDS)

As espécies estudadas apresentam uma alta similaridade de caracteres morfoanatômicos, combinando diversas características simultaneamente. Esse resultado pode

ser consequência do estresse ambiental da Caatinga, especialmente em relação à luz e água. Pesquisas (e.g. Sommer et al., 2014; Carrijo et al., 2021) têm demonstrado que há um aumento da similaridade das características ecológicas das espécies coocorrentes em habitats com intenso estresse abiótico, como deve ser o caso da Caatinga quanto aos caracteres morfoanatômicos foliares.

Dez das onze espécies endêmicas estavam relacionadas com o conjunto de traços morfoanatômicos mais compartilhados e apenas a espécie *Hippeastrum stylosum* estava fora desse agrupamento. Esse fato pode ter ocorrido por essa espécie apresentar em sua estrutura foliar mesofilo do tipo homogêneo e aerênquima, o que pode ter causado o afastamento do grande grupo. Características como o mesofilo homogêneo e o aerênquima são traços comuns a monocotiledôneas como Amaryllidaceae e Alliaceae, o que pode explicar o agrupamento dessas características e, consequentemente, o das espécies. Por outro lado, a associação do mesofilo homogêneo/isobilateral e do aerênquima pode ter como finalidade suprir a ausência de espaços aéreos neste tipo de mesofilo.

5. Conclusões

Os dados obtidos neste trabalho proporcionam um olhar mais abrangente sobre a anatomia foliar das espécies vegetais da Caatinga. Por meio dele foi possível traçar conjuntos de caracteres morfoanatômicos mais recorrentes entre as espécies e discutir sua relevância para um ambiente de clima semiárido. Através desta revisão sistemática concluímos que caracteres como cutícula, tricomas, tecido fotossintético bem desenvolvido, cristais, compostos fenólicos e células do esclerênquima são caracteres essenciais para a sobrevivência e estabelecimento desses organismos na Caatinga. As análises realizadas sugerem uma sinergia de características morfoanatômicas dentre as espécies aqui avaliadas, demonstrando uma possível convergência adaptativa, ou seja, um compartilhamento de caracteres morfoanatômicos entre as espécies em função do ambiente ao qual estão inseridas. Traços anatômicos mesofilo dorsiventral e a localização dos estômatos acima ou ao mesmo nível da epiderme são atributos menos esperados em ambientes semiáridos quando comparados com a mesofilo isobilateral e estômatos afundados em criptas ou sulcos. Essa questão nos permite enfatizar que apesar de regiões de clima árido ou semiárido apresentarem características edafoclimáticas típicas, cada ambiente dentro dessas regiões deve possuir sua particularidade, o que consequentemente permite um enorme “leque” de adaptações anatômicas entre os organismos vegetais dessas zonas. Por fim, nós reforçamos a necessidade de mais trabalhos de cunho morfoanatômico tanto foliares quanto de outros órgãos vegetais para elucidar questões adaptativas e de funcionamento da comunidade vegetal da Caatinga, e assim traçar possíveis respostas desses vegetais a prováveis mudanças no clima. Além disso, nós enfatizamos também a importância de estudos morfoanatômicos foliares que associem análises de cunho qualitativo e quantitativo (biométricos) dos diversos tecidos vegetais.

Referências

Accioly, A. N., N. Corte-Real, R. P. Farias, E. C. P. Arruda. 2022. Phenotypic plasticity of trichomes and stomatal density in *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G. Don) E. Gagnon and G. P. Lewis (Fabaceae) in a seasonally dry tropical forest, Brazil. <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00783-z>

- Amada, G., Y. Onoda, T. Ichie, & K. Kitayama. 2017. Influence of leaf trichomes on boundary layer conductance and gas-exchange characteristics in *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Biotropica* 49: 482-492. <https://doi.org/10.1111/btp.12433>
- Baillie, A., & A. Fleming. 2020. The developmental relationship between stomata and mesophyll airspace. *New Phytologist* 225: 1120-1126. <https://doi.org/10.1111/nph.16341>
- Barros, I. O., & A. A. Soares. 2013. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da Caatinga brasileira. *Revista Ciência Agronômica* 44: 192-198.
- Bowers, S. A., & R. J Hanks. 1965. Reflection of radiante energy from soils. *Soil Science* 100: 130-138. <https://doi.org/10.1097/00010694-196508000-00009>
- Brito, N. D. S., M. J. S. Medeiros, E. S. Souza, & A. L. A. Lima. 2022. Drought response strategies for deciduous species in the semiarid Caatinga derived from the interdependence of anatomical, phenological and bio-hydraulic attributes. *Flora* 288: 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152009>
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61: 255.
- Cadotte, M. W., & C. M Tucker. 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned?. *Trends in Ecology and Evolution* 32: 429-437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Carrijo, J. N., L. Maracahipes, M. C. Scalón, D. V. Silvério, A. C. Abadia, M. V. Fagundes, A. A. Veríssimo, L. A. Gonçalves, D. Carrijo, J. Martins, & E. Lenza. 2021. Functional traits as indicators of ecological strategies of savanna woody species under contrasting substrate conditions. *Flora* 284: p.. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151925>
- Costa, R. L., G. M. M. Baptista, H. B. Gomes, F. D. S. Silva, R. L. Rocha-Júnior, M. A. Salvador, & D. L. Herdies. 2020. Analysis of climate extremes indices over northeast Brazil from 1961 to 2014. *Weather and Climate Extremes* 28: 1-21. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2020.100254>
- Davis, J. A. 1971. Elementary survey analysis. Prentice- Hall, Englewood, New York.
- Dickison, W. C. 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, San Diego.
- Dong, Z., & H. He. 2017. Phyllode anatomy and histochemistry of four *Acacia* species (Leguminosae: Mimosoideae) in the Great Sandy Desert, north-western Australia. *Journal of Aridity Environments* 139: 110-120. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.01.001>
- Dorken, V. M., & B. Lepetit. 2018. Morpho-anatomical and physiological differences between sun and shade leaves in *Abies alba* MILL. (Pinaceae, Coniferales): a combined approach. *Plant, Cell & Environment* 41: 1683–1697. <https://doi.org/10.1111/pce.13213>
- Drake, P. L., H. J. Boer, S. J. Schymanski, & E. J. Veneklaas. 2018. Two sides to Every leaf: water and CO₂ transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. *New Phytologist* 222: 1179–1187. <https://doi.org/10.1111/nph.15652>
- Fahmy, G. M. 1997. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. *Journal of Arid Environments* 36: 499-525. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0217>

- Fahn, A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of botany* 57: 631-637. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087146>
- Fahn, A., & D. I. Cutler. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Broentaeger, Berlin.
- Franceschi, V. R., & P. A. Nakata. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual Review of Plant Biology* 56: 41–71. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144106>
- Franklin, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites and a new macerating method for wood. *Nature*, 155: 51. <https://doi.org/10.1038/155051a0>
- Gaberščik, A., M. Grašič, K. Vogel-Mikuš, M. Germ, & A. Golob. 2020. Water shortage strongly alters formation of calcium oxalate druse crystals and leaf traits in *Fagopyrum esculentum*. *Plants* 9: 1-17. <https://doi.org/10.3390/plants9070917>
- Gaff, D. F., & M. Oliver. 2013. The evolution of desiccation tolerance in angiosperm plants: a rare yet common phenomenon. *Functional Plant Biology* 40: 315-328. <https://doi.org/10.1071/FP12321>
- Gratani, L., F. Covone, & W. Larcher. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* 20: 549-558. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0070-6>
- Guerra, A., & E. Scremin-Dias. 2018. Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. *Brazilian Journal of Botany* 41: 131-144. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0416-x>
- Heide-Jorgensen, H. S. 1990. Xeromorphic leaves of *Hakea suaveolens* R. Br. IV. ontogeny, structure and function of the sclereids. *Australian Journal of Botany* 38: 25-43. <https://doi.org/10.1071/BT9900025>
- Izaguirre, M., C. A. Mazza, A. Svatoš, I. T. Baldwin, & C. L. Ballaré. 2007. Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. *Annals of Botany* 99: 103-109. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl226>
- Jordaan, A., & H. Kruger. 1998. Notes on the cuticular ultrastructure of six xerophytes from southern Africa. *South African Journal of Botany* 64: 82-85. [https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30829-2](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30829-2)
- Jordan, G. J., R. A. Dillon, & P. H. Weston. 2005. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in proteaceae. *American Journal of botany* 95: 789-796. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.5.789>
- Karabourniotis, G., G. Liakopoulos, D. Nikolopoulos, & P. Bresta. 2019. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure–function coordination. *Journal of Forest Research* 31: 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01034-4>

Kraus, J. E., M. Arduin. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR, Seropédica.

Liu, Y., X. Li, G. Chen, M. Li, M. Liu, & D. Liu. 2015. Epidermal micromorphology and mesophyll structure of *Populus euphratica* heteromorphic leaves at different development stages. Plos one 10: 1-16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137701>

Maiti, R., H. G. Rodríguez, P. C. R. Balboa, J. G. M. Moncivais, H. A. D. Tijerina, J. C. G. Díaz, & A. Kumari. 2016. Leaf surface anatomy in some woody plants from northeastern Mexico. Pakistan Journal of Botany 48: 1825-1831.

MANETAS, Y. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. New Phytologist, v. 158, p. 503-508, 2003.

Medeiros, C. D., H. M. Falcão, J. Almeida-Cortez, D. Y. A. C. Santos, A. F. M. Oliveira, M. G. Santos. 2017. Leaf epicuticular wax content changes under different rainfall regimes, and its removal affects the leaf chlorophyll content and gas exchanges of *Aspidosperma pyrifolium* in a seasonally dry tropical forest. South African Journal of Botany 111: 267-274. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.03.033>

Menezes, N., D. C. Silva, & G. F. A. M. Pinna. 2006. Folha. Pp. 303-325. In: B. Appezzato-da-Glória, & S. M. Carmello-Guerreiro, (eds.), Anatomia Vegetal. Editora UFV, Viçosa.

Oliveira, A. F. M., S. T. Meirelles, & A. Salatino. 2003. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. Anais da Academia Brasileira de Ciências 75: 431-439. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652003000400003>

Oliveira, A. P. O., A. Nunes, R. G. Rodrigues, C. Branquinho. 2020. The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. Science of the Total Environment 747: 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141177>

Oliveira, G. C., D. M. Arruda, E. I. Fernandes-Filho, G. V. Veloso, M. R. Francelino, & C. E. G. R. Schaefer. 2021. Soil predictors are crucial for modelling vegetation distribution and its responses to climate change. Science of the Total Environment 780: 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146680>

Onoda, Y., L. Richards, & M. Westoby. 2012. The importance of leaf cuticle for carbon economy and mechanical strength. New Phytologist 196: 441-447. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04263.x>

Parkhurst, D. F. 1978. The Adaptive Significance of Stomatal Occurrence on One or Both Surfaces of Leaves. Journal of Ecology 66: 367-383. <https://doi.org/10.2307/2259142>

Paterno, G. B., J. A. Siqueira-Filho, & G. Ganade. 2016. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. Journal of Vegetation Science 27: 606-615. <https://doi.org/10.1111/jvs.12382>

Prado, D. 2003. As Caatingas da América do Sul. Pp. 3-74. In: I. R. Leal, M. Tabarelli, J. M. C. Silva, (eds), Ecologia e Conservação da Caatinga. Editora Universitária da UFPE, Recife.

- Riederer, M., & L. Schreiber. 2001. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany* 52: 2023–2032. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.2023>
- Rodonti, A., F. Rossi, C. Asunis, & C. Cesaraccio. 2003. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology*, v. 4, p. 25-35.
- Scatena, V. L., & S. E. Dias. 2006. Parênquima, colênquima e esclerênquima. Pp. 109-127. In: B. Appezzato-da-Glória, & S. M. Carmello-Guerreiro, (eds.), *Anatomia Vegetal*. Editora UFV, Viçosa.
- Sommer, B., P. L. Harrison, M. Beger, J. M. Pandolfi. 2014. Trait-mediated environmental filtering drives assembly at biogeographic transition zones. *Ecology* 95: 1000-1009. <https://doi.org/10.1890/13-1445.1>
- Teroshima, I., Y. T. Hanba, D. Tholen, & U. Niinemets. 2011. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology* 115: 108-116. <https://doi.org/10.1104/pp.110.165472>
- Vieira, R. M. D. S. P., J. Tomasella, A. A. Barbosa, M. A. Martins, D. A. Rodriguez, F. S. D. Rezende, F. Cariello, & M. D. O. Santana. 2020. Desertification risk assessment in Northeast Brazil: current trends and future scenarios. *Land Degradation & Development* 32: 224-240. <https://doi.org/10.1002/ldr.3681>
- Xavier, L. P., & E. C. P. ARRUDA. 2021. Leaf anatomy of *Senna cana* (Fabaceae) in a seasonally dry tropical forest. *Revista Caatinga* 34: 155-165.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hal, New Jersey.

4 CONCLUSÃO

Os dados obtidos neste trabalho proporcionam um olhar mais abrangente sobre a anatomia foliar das espécies vegetais da Caatinga. Por meio dele foi possível traçar conjuntos de caracteres morfoanatômicos mais recorrentes entre as espécies e discutir sua relevância para um ambiente de clima semiárido. Através desta revisão sistemática concluímos que caracteres como cutícula, tricomas, tecido fotossintético bem desenvolvido, cristais, compostos fenólicos e células do esclerênquima são caracteres essenciais para a sobrevivência e estabelecimento desses organismos na Caatinga. As análises realizadas sugerem uma sinergia de características morfoanatômicas dentre as espécies aqui avaliadas, demonstrando uma possível convergência adaptativa, ou seja, um compartilhamento de caracteres morfoanatômicos entre as espécies em função do ambiente ao qual estão inseridas. Traços anatômicos mesófilo dorsiventral e a localização dos estômatos acima ou ao mesmo nível da epiderme são atributos menos esperados em ambientes semiáridos quando comparados com a mesófilo isobilateral e estômatos afundados em criptas ou sulcos. Essa questão nos permite enfatizar que apesar de regiões de clima árido ou semiárido apresentarem características edafoclimáticas típicas, cada ambiente dentro dessas regiões deve possuir sua particularidade, o que consequentemente permite um enorme “leque” de adaptações anatômicas entre os organismos vegetais dessas zonas. Por fim, nós reforçamos a necessidade de mais trabalhos de cunho morfoanatômico tanto foliares quanto de outros órgãos vegetais para elucidar questões adaptativas e de funcionamento da comunidade vegetal da Caatinga, e assim traçar possíveis respostas desses vegetais a prováveis mudanças no clima. Além disso, nós enfatizamos também a importância de estudos morfoanatômicos foliares que associem análises de cunho qualitativo e quantitativo (biométricos) dos diversos tecidos vegetais.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A. A scale-dependent framework for trade-offs, syndromes, and specialization in organismal biology. **Ecology**, v. 101, n. 2, p. 1-24, 2020.
- AGRAWAL, A. A.; FISHBEIN, M. Plant defense syndromes. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 132-149, 2006.
- ALVES, J. J. A.; ARAÚJO, M. A.; NASCIMENTO, S. S. Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Rev Caatinga**, v. 22, n. 3, p. 126-135, 2009.
- ATHIÊ-SOUZA, S. M. *et al.* Phanerogamic flora of the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotrop**, v. 19, n. 1, p. 1-27, 2019.
- BARROS, I. O. **Anatomia ecológica de espécies da Caatinga**. 2010. 71p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2010.
- BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da Caatinga brasileira. **Rev Cienc Agron**, v. 44, n. 1, p. 192-198, 2013.
- CASTRO, M. M.; MACHADO, S. R. Célula e tecidos secretores. In: APPEZZATO DA GLÓRIA, B.; CARMELLO GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. Viçosa: Editora UFV, Viçosa. 2006. cap. 7, p. 179-188.
- CHAPIN, F. S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. **Am Nat**, v. 142, n. 3, p. 80-92, 1993.
- COSTA, R. L. *et al.* Analysis of climate extremes indices over northeast Brazil from 1961 to 2014. **Weather Clim Extrem**, v. 28, p. 1-21, 2020.
- DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. 1. ed. San Diego: Academic Press, 2000. 532 p.
- DÖRKEN, V. M.; LEPETIT, B. Morpho-anatomical and physiological differences between sun and shade leaves in *Abies alba* MILL. (Pinaceae, Coniferales): a combined approach. **Plant Cell Environ.**, v. 41, n. 7, p. 1683–1697, 2018.
- DRAKE, P. L.; SCHYMANSKI, S. J.; VENEKLAAS, E. J. Two sides to every leaf: water and CO₂ transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. **New Phytol**, v. 222, n. 3, p. 1179–1187, 2018.
- ESPIRITO SANTO, A.; PUGIALLI, H. R. L. Estudo da plasticidade anatômica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata Atlântica. **Rodriguésia**, v. 50, n. 76, p. 109-124, 1999.
- FAHN, A.; CUTLER, D. I. **Xerophytes**. 1. ed. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992. 185p.
- FERNANDES, M. F.; CARDOSO, D.; QUEIROZ, L. P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry Forest and Woodlands reveals high species richness and endemism. **J Arid Environ**, v. 174, p. 1-8, 2019.
- FERNANDES, M. F.; QUEIROZ, L. P. Vegetação e flora da Caatinga. **Cien Cult**, v. 70, n. 4, p. 51-56, 2018.

FERRARO, A.; SCREMIN-DIAS, E. Structural features of species of Asteraceae that arouse discussions about adaptation to seasonally dry environments of the Neotropics. **Acta Bot Bras**, v. 32, n.1, p.113-127, 2018.

FIGUEIREDO, K. *et al.* Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha molissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. **Acta Physiol Plant**, v. 3, n.108, p. 1-11, 2015.

FREIRE, N. *et al* (org.). **Atlas das Caatingas**: o único bioma exclusivamente brasileiro. 1. ed. Recife: Editora Massangana, 2018. 200p.

GANEM, Roseli S. **Caatinga**: estratégias de conservação. Brasília: Consultoria Legislativa, 2017. Disponível em: <https://bd.camara.leg.br/bd/handle/bdcamara/34479>. Acesso em: 31 ago 2021.

GUERFEL, M. *et al.* Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. **Sci Hort**, v. 119, n. 3, p. 257-263, 2009.

GUERRA, A.; SCREMIN DIAS, E. Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. **Braz J Bot**, v. 41, n.1, p. 131-144, 2018.

IBGE. **Biomass e sistema costeiro-marinho do Brasil**. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/apps/biomass/>. Acesso em: 31 ago 2021.

IZAGUIRRE, M. *et al.* Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. **Ann Bot**, v. 99, n.1, p. 103-109, 2007.

JORDAAN, A.; KRUGER, H. Notes on the cuticular ultrastructure of six xerophytes from southern Africa. **S Afr J Bot**, v. 64, n.1, p. 82-85, 1998.

KIM, G. T. *et al.* Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation of sun and shade leaves. **Photochem Photobiol Sci**, v. 4, n. 9, p. 770-774, 2005.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e conservação da Caatinga**. 1. ed. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. 822p.

MAITI, R. Leaf surface anatomy in some woody plants from northeastern Mexico. **Pak J Bot**, v. 48, n. 5, p. 1825-1831, 2016.

MANETAS, Y. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. **New Phytol**, v. 158, n.3, p. 503-508, 2003.

MATTOS FILHO, A. Estudo comparativo de duas espécies de leguminosae latescentes do Cerrado e da Caatinga. **Rodriguésia**, v. 26, n.38, pp. 9-35, 1971.

MENEZES, N.; SILVA, D. C. ; PINNA, G. F. A. M., 2006. Folha. In: APPEZZATO DA GLÓRIA, B.; CARMELLO GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. Viçosa: Editora UFV, Viçosa. 2006. cap. 12, p. 303-311.

NEVO, E. *et al.* Drought and light anatomical adaptive leaf strategies in three woody species caused By microclimatic selection at “evolution Canyon”, Israel. **Isr J Plant Sci**, v. 48, n.1, p. 33-46, 2000.

OLIVEIRA, A. *et al.* The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. **Sci Total Environ**, v. 747, p. 1-7, 2020.

OLIVEIRA, D. *et al.* Ecophysiological leaf traits of native and exotic palm tree species under semi-arid conditions. **Bragantia**, v. 75, n. 2, p.128-134, 2016.

OLIVEIRA, G. C. *et al.* Climate and soils at the Brazilian semiarid and the forest-Caatinga problem: new insights and implications for conservation. **Environ Res Lett**, v. 14, n.10, p. 1-10, 2019.

OLIVEIRA, G. C. *et al.* Soil predictors are crucial for modelling vegetation distribution and its responses to climate change. **Sci Total Environ**, v. 780, p. 1-14, 2021.

PARKHURST, David F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **J Ecol**, v. 66, n.2, p. 367-383, 1978.

PRADO, D. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Editora Universitária da UFPE, 2003, cap. 1, p. 3-74.

QUEIROZ, L. P. *et al.* Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Springer International Publishing, 2018, cap. 2, p. 23-63.

REICH, P. B. *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **Int J Plant Sci**, v. 164, n. 3, p. 143-164, 2003.

RIBEIRO, I. M. C. *et al.* Physical and chemical defenses of *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae): a pioneer species in successional caatinga areas. **Rev Caatinga**, v. 34, n. 2, p. 398 – 409, 2021.

RIEDERER, M.; SCHREIBER, L. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. **J Exp Bot**, v. 52, n. 363, p. 2023–2032, 2001.

ROSSATTO, D. R.; KOLB, R. M.; FRANCO, A. C. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. **Botany**, v. 93, n. 8, p. 1-12, 2015.

SILVA, J. O.; ESPIRÍTO-SANTO, M. M.; MORAIS, H.C. Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. **Basic Appl Ecol**, v.16, n.3, p. 210–219, 2015.

TABARELLI, M. *et al.* Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. **Cien Cult**, v. 70, n. 4, p. 25-28, 2018.

VIEIRA, R. D. M. S. P. *et al.* Desertification risk assessment in Northeast Brazil: current trends and future scenarios. **Land Degrad Dev**, v. 32, n.1, p. 224-240, 2020.

XAVIER, L. P.; ARRUDA, E. C. P. Leaf anatomy of *Senna cana* (Fabaceae) in a seasonally dry tropical forest. **Rev Caatinga**, v. 34, n.1, p. 155-165, 2021.

ANEXO A – MATERIAL SUPLEMENTAR

SIGLAS DA FIGURA 1

CC - Cutícula Conspícua

PAEAR - Parede anticlinal da epiderme adaxial reta

PAEAS - Parede anticlinal da epiderme adaxial sinuosa

PAEAC - Parede anticlinal da epiderme adaxial curva

PAEASR - Parede anticlinal da epiderme adaxial sinuosa ou reta

PAEAbR - Parede anticlinal da epiderme abaxial reta

PAEAbS - Parede anticlinal da epiderme abaxial sinuosa

PAEAbC - Parede anticlinal da epiderme abaxial curva

PAEAbO - Parede anticlinal da epiderme abaxial ondulada

PAEAbSR - Parede anticlinal da epiderme abaxial sinuosa ou reta

FAM - Folhas anfiestomáticas

FHM - Folhas hipoestomáticas

TR - Tricomas

TT - Tricoma tector

TG - Tricoma glandular

TTG - Tricoma tector e glandular

MD - Mesofilo dorsiventral

MI - Mesofilo isobilateral

MH - Mesofilo homogêneo

PPU - Parênquima paliçádico uniestratificado

PPB - Parênquima paliçádico biestratificado

PPM - Parênquima paliçádico multiestratificado

PPUB - Parênquima paliçádico uniestratificado ou biestratificado

PPUM - Parênquima paliçádico uniestratificado ou multiestratificado

PPBM - Parênquima paliçádico biestratificado ou multiestratificado

PLU - Parênquima lacunoso uniestratificado

PLB - Parênquima lacunoso biestratificado

PLM - Parênquima lacunoso multiestratificado

PLUB - Parênquima lacunoso uniestratificado ou biestratificado

PLUM - Parênquima lacunoso uniestratificado ou multiestratificado

PLBM - Parênquima lacunoso biestratificado ou multiestratificado

COL - Colênquima

ERA - Aerênquima

ESC - Esclerênquima

CRI - Cristais

ANEXO B – REGRAS DO PERIÓDICO THE BOTANICAL REVIEW

Link: <https://www.springer.com/journal/12229/submission-guidelines>

Manuscript Submission

Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

Online Submission

Please follow the hyperlink "Submit manuscript" and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.