

## **2 RESPOSTAS E ADAPTAÇÃO A DIFERENTES ESTRESSES ABIÓTICOS**

João Paulo Tadeu Dias

O significado etimológico da palavra “estresse” é coerção, derivada do latim *stringere*, ou forçando em uma direção. Na maioria das vezes, estresse é considerado um desvio significativo das condições ótimas para a vida, o que induz mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo, em princípio reversíveis, mas que podem se tornar permanentes. Mesmo se a condição de estresse é temporária, a vitalidade da planta torna-se cada vez menor conforme a duração do estresse. Quando o limite da capacidade de ajuste da planta é alcançado, os distúrbios que antes não se manifestavam aparecem na forma de doenças crônicas ou injúrias irreversíveis. Com o objetivo de evitar confusões, o significado do termo empregado deve ser claro em todos

os casos e, frequentemente, se usa o termo fator de estresse ou estressor. Fator de estresse ou estressor seria qualquer fator ambiental que retira energia de organismos, restringe o crescimento e a reprodução ou perturba o equilíbrio de um sistema, mobilizando seus recursos, além de aumentar seus ganhos energéticos, indicando um estímulo. A resposta ao estresse ou o estado de estresse denota a resposta ao estímulo, bem como o estado subsequente de adaptação (LARCHER, 2004).

O conhecimento das interações entre os fatores ambientais e a fisiologia vegetal facilita a identificação de mudanças ambientais (estresse abióticos) como deficiência de luz, alta temperatura ou déficit hídrico (RESTREPO-DÍAZ; MELGAR; LOMBARDINI, 2010). Respostas e adaptação à estresse abiótico foram amplamente estudadas por Taiz e Zeiger (2010), que dissertaram sobre diversos aspectos importantes relativos ao tema como a adaptação e plasticidade fenotípica, o ambiente abiótico e o impacto biológico nos vegetais, a influência do clima e solo no crescimento das plantas, déficit hídrico e resistência à seca, ajuste osmótico vegetal em solo seco para acumular solutos, estresse e choques térmicos, estresse pela salinidade e falta de oxigênio, dentre outros.

O fator ambiental clima, segundo Larcher (2004), determina as condições para o crescimento da planta e sua área de distribuição e impõe limites para sua sobrevivência. O clima pode ser entendido como as condições médias e rotineiras de tempo de uma determinada região, onde o macroclima – o qual é determinado por uma rede de estações meteorológicas – é a base para a caracterização de uma zona climática e de um clima regional. O termo recorrente é bioclima, que corresponde ao microclima ao redor de onde as plantas crescem: do limite das superfícies das partes aéreas até onde as raízes se estendem no solo. É um clima característico, determinado pela estrutura e pelo funcionamento da comunidade vegetal. Portanto, as plantas afetam as

características locais do ambiente onde se encontram e do qual fazem parte no amplo complexo ambiental.

Plantas crescem e se desenvolvem em um complexo ambiental que envolve múltiplos fatores abióticos (não vivos), químicos ou físicos, com grande variação de tempo e localização geográfica. Esses fatores abióticos incluem qualidade do ar, vento, intensidade e qualidade de luz, temperatura, água, concentração de elementos nutrientes, potencial hidrogeniônico (pH) e potencial redox, dentre outros. Flutuações nesses fatores ambientais fora de taxas normais têm consequências químicas e fisiológicas negativas para as plantas.

Conceitos como adaptação e plasticidade fenotípica ajudam a entender as relações vegetais com mais propriedade. As plantas têm vários mecanismos para sobreviver e, frequentemente, prosperam frente a um complexo ambiental em que estão expostas e que vivem. Adaptação ao ambiente é caracterizada como mudanças genéticas dentro a população em que foi exposta à seleção natural por muitas gerações.

Além disso, plantas individuais também podem responder às mudanças no ambiente por alterar diretamente sua fisiologia e morfologia para conseguir sobreviver melhor ao novo ambiente. Essas mudanças não requerem novas modificações genéticas e, se a resposta genética de um indivíduo melhora com repetidas exposições à nova condição ambiental, essa resposta é chamada de aclimação. As respostas são frequentemente referidas como plasticidade fenotípica e representa mudanças não permanente na fisiologia e morfologia de um indivíduo que pode ser reversa se prevalecer as condições ambientais. Ambas, adaptação e plasticidade fenotípica podem contribuir para as plantas desenvolverem tolerância aos extremos no ambiente abiótico.

Respostas a estresses podem ser explicadas por vários fatores ambientais abióticos, como encharcamento, seca, radiação ultravioleta (UV) elevada, salinidade, metais pesados e altas e baixas temperaturas. É comumente usado o termo resistência ao estresse ou tolerância ao estresse que são melhor entendidas como diferentes expressões da plasticidade fenotípica, ou seja, como uma determinada planta (genótipo) responde a mudanças nos ambientes abióticos.

O ambiente abiótico e o impacto biológico nas plantas pode ocorrer por meio do entendimento das relações entre os principais fatores abióticos que influenciam o crescimento e desenvolvimento vegetal como a água, os elementos minerais na solução do solo, temperatura e luz.

O clima e os fatores edáficos (relacionados ao solo) têm um enorme impacto nas plantas, que envolvem seu crescimento, desenvolvimento, reprodução e sobrevivência. Os fatores climáticos que afetam a homeostase fisiológica incluem gases atmosféricos, luz, temperatura, umidade, precipitação e vento. Os homens podem influenciar negativamente o clima de diferentes formas: por reduzir água disponível, pelo aumento do nível de gases de efeito estufa na atmosfera, e através de gases poluentes do ar, dentre outras. Os fatores abióticos podem também influenciar um ao outro. Por exemplo, alta luminosidade aumenta temperatura do ar, ventos modulam temperatura através da evaporação, e os oceanos normalmente regulam a temperatura atmosférica e tempestades. Os fatores climáticos podem variar, periodicamente, ou em escala de décadas ou mais, em determinado ecossistema. As variações podem ser graduais e previstas ou abruptas e intermitentes.

Os fatores edáficos são relacionados às condições do solo que afetam o crescimento, desenvolvimento e sobrevivência vegetal, dentre

os quais se destacam ar, mistura e a composição de elementos minerais. A composição orgânica e mineral do solo; condutividade hidráulica; capacidade de troca de íons; pH; além do micro, meso e macrofauna e flora, junto com o clima, determinam a viabilidade da planta ao ar, água e micronutrientes minerais do solo.

Os solos são classificados de acordo com o tamanho das partículas, sendo maiores (areia) a menores (argila). Em geral, solos com partículas grandes e alta porosidade têm menos água disponível que solos com pequenas partículas ou pouca porosidade. As raízes das plantas têm acesso ao O<sub>2</sub> e aeração maior em solos que são altamente porosos. Solos com material orgânico, derivado de decomposição de animais, plantas e microfauna e ou microflora podem ocorrer. Fisiologicamente, solos ancoram as plantas em um substrato e governam o desenvolvimento de raiz.

As plantas podem experimentar estresse fisiológico quando um fator abiótico é deficiente ou em excesso, referido como um desbalanço ou desequilíbrio. Além disso, plantas nativas que são adaptadas podem causar estresse fisiológico em plantas não nativas. Muitos cultivos agrícolas, por exemplo, são cultivados em regiões onde não são altamente adaptados. O rendimento das culturas foi estimado em produzir somente 22% do seu potencial genético para o rendimento por causa das condições de solo e clima subtópicos.

O desequilíbrio dos fatores abióticos do ambiente causam efeitos primários e secundários nas plantas. Efeitos primários, como redução do potencial hídrico e desidratação celular, diretamente afetam as propriedades físicas e químicas das células, como também causam efeitos secundários. Esses efeitos secundários, como redução da atividade metabólica, citotoxicidade de íons e produção das espécies reativas de oxigênio (também conhecidas pela sigla em inglês, ROS, *Reactive*

*Oxygen Species*), iniciação e aceleração da destruição da integridade celular e poderá levar, em última análise, à morte celular. Diferentes fatores abióticos podem causar efeitos primários semelhantes, porque eles afetam vários processos celulares. Esse é o caso da deficiência de água, salinidade e congelamento, todos causam redução do potencial de pressão (pressão de turgor,  $\Psi_p$ ) e desidratação celular. É evidente que o desequilíbrio em muitos fatores abióticos reduz a proliferação celular, fotossíntese, integridade de membrana e estabilidade de proteína, além de induzir a produção de Espécies Reativas de Oxigênio (ROS), dano oxidativo e morte celular.

No déficit hídrico pode-se estabelecer uma distinção entre retardo de desidratação (a capacidade de manter a hidratação do tecido) e a tolerância à desidratação (a capacidade de funcionar enquanto desidrata), que são, às vezes, referidas como tolerância à seca sob potenciais hídricos alto e baixo, respectivamente. O escape da seca engloba as plantas que completam seu ciclo durante a estação úmida, antes do início da seca.

A produtividade de plantas, limitada pela água, depende da quantidade disponível deste recurso e da eficiência do seu uso pelo organismo. Uma planta capaz de obter mais água ou que tem maior eficiência no seu uso resistirá melhor à seca. Algumas plantas possuem adaptações, como os tipos fotossintéticos  $C_4$  (também conhecida como via fotossintética de Hatch-Slack) e CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas), que lhes permitem explorar ambientes mais áridos. Essas plantas exibem mecanismos de aclimação que são ativados em resposta ao estresse hídrico. Além disso, o déficit hídrico pode ser definido como todo o conteúdo de água de um tecido ou célula, que está abaixo do conteúdo de água mais alto exibido no seu estado de maior hidratação.

A expansão foliar é afetada muito precocemente, quando a absorção de água é reduzida. No entanto, a atividade fotossintética é muito menos reduzida. A inibição da expansão foliar reduz o consumo de carbono e energia, e uma proporção maior de fotoassimilados vegetais pode ser distribuída ao sistema subterrâneo, onde eles podem sustentar o crescimento posterior de raízes. Tudo isto leva a um crescimento preferencial das raízes em direção a zonas do solo que permanecem úmidas. Com o avanço do déficit hídrico as camadas superficiais do solo são, em geral, as primeiras a secar. Desse modo, as plantas exibem um sistema de raízes predominantemente superficial. Quando todas as camadas do solo estão umedecidas, há perda de raízes superficiais e ocorre proliferação de raízes profundas, quando a água é esgotada nas camadas superficiais do solo. O crescimento acentuado de raízes em direção às zonas úmidas do solo durante o estresse exige alocação de assimilados para as extremidades das raízes em crescimento.

O ajuste osmótico vegetal em solo seco, ou seja, em condição de déficit hídrico, pode ocorrer para acumular solutos. A água pode mover através do “*continuum*” solo-planta-atmosfera somente se o potencial hídrico diminuir ao longo do caminho.  $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$ , onde  $\Psi_w$  = potencial hídrico (w, referente à água, *Water*, em inglês);  $\Psi_s$  = potencial de solutos e;  $\Psi_p$  = pressão hidrostática. Quando o potencial hídrico da rizosfera (um microclima entorno da raiz) diminui devido ao déficit hídrico ou salinidade, as plantas podem continuar a absorver água somente enquanto o  $\Psi_w$  é baixo (mais negativo) que a água no solo. Considerando que o  $\Psi_p$  poderia diminuir o  $\Psi_w$ , mas poderia também resultar na perda de turgor e diminuição do crescimento. Por outro lado, a diminuição do  $\Psi_s$  pode manter o potencial hídrico (gradiente) entre células, o solo e a planta, ou entre a planta e a atmosfera, sem diminuir o turgor ou o crescimento. O ajuste osmótico é a capacidade das células

vegetais em acumular solutos e usar durante o estresse osmótico em baixo  $\Psi_w$ .

Quando íons são compartimentalizados no vacúolo, outros solutos são acumulados no citoplasma para manter o potencial hídrico equilibrado na célula. Esses solutos são chamados de solutos compatíveis ou osmolitos compatíveis. Solutos compatíveis são compostos orgânicos que são ativos osmoticamente na célula, mas não desestabilizam a membrana ou interferem com as funções enzimáticas, devido à grande concentração de íons, sem detrimento ao metabolismo. Solutos compatíveis comuns incluem aminoácidos como a prolina, açúcares/álcool como o manitol e compostos com amônia quaternária com glicina betaína.

A quelação é a junção de um íon com ao menos dois ligantes (átomos) com uma molécula quelante. A molécula quelante pode ter diferentes átomos disponíveis para a ligação, como o enxofre (S), nitrogênio (N) ou oxigênio (O), e diferentes átomos com diferentes afinidades do íon com o quelante. Em torno do íon forma um complexo, a molécula quelante prende o íon menos ativo quimicamente e, por isso, reduz o potencial de toxicidade. O complexo é normalmente translocado para outras partes das plantas ou armazenado no citoplasma (normalmente no vacúolo). O transporte a longas distâncias do íon quelado, das raízes para os ramos, é também um processo crítico de hiperacumulação de metais nos ramos. A nicotianamina quelante do ferro e o aminoácido livre histidina têm sido implicados na quelação de metais durante o processo de transporte. Além do mais, as plantas também sintetizam outros ligantes de quelação de íons, como os fitoquelantes.

Fitoquelantes são moléculas de pequeno tamanho, tíois consistindo do aminoácido glutamato, cisteína e glicina. Os fitoque-



lantes são sintetizados pela enzima fitoquelante sintase. Além disso, a quelação ativa o transporte para dentro do vacúolo e para fora da célula por contribuir para a tolerância interna ao metal.

Estresses e choques térmicos frequentemente podem ocorrer no ambiente seco. Além disso, a maior parte dos tecidos das plantas superiores é incapaz de sobreviver a uma prolongada exposição a temperaturas acima de 45 °C. Entretanto, sementes secas e grãos de pólen de algumas plantas podem suportar 120 °C e 70 °C, respectivamente.

Uma exposição breve e periódica a estresses térmicos subletais frequentes induz tolerância a temperaturas letais, um fenômeno que recebe a denominação de termotolerância induzida.

Muitas plantas superiores CAM, suculentas, como as dos gêneros *Opuntia* e *Sempervivum* estão adaptadas a altas temperaturas. Elas podem tolerar temperaturas internas de 60 a 65° C, sob condições de radiação solar intensa no verão. Por manterem seus estômatos fechados durante o dia, as plantas CAM não podem diminuir a temperatura por transpiração. Em vez disso, elas dissipam o calor da radiação solar incidente por reemissão da radiação solar de onda longa (infravermelho) e perda de calor por condução e convecção.

Por outro lado, plantas C<sub>3</sub> (via metabólica fotossintética conhecida como ciclo de Calvin/Benson) e C<sub>4</sub> típicas, não irrigadas, contam com resfriamento pela transpiração para reduzir sua temperatura foliar.

A fotossíntese e a respiração são inibidas sob temperaturas altas, mas com o aumento da temperatura as taxas fotossintéticas caem antes das taxas respiratórias. A temperatura na qual a quantidade de CO<sub>2</sub> fixado pela fotossíntese iguala-se a quantidade de CO<sub>2</sub> liberado por respiração, em um determinado intervalo de tempo, é denominado ponto de compensação da temperatura.

Sob temperaturas acima do ponto de compensação da temperatura, a fotossíntese não pode repor o carbono usado como substrato para a respiração. Como consequência, as reservas de carboidratos diminuem e os frutos e verduras perdem açúcares. Tal desequilíbrio entre fotossíntese e respiração é uma das principais razões do efeito deletério de temperaturas altas.

Em resposta a elevações repentinas de temperatura de 5 a 10° C, as plantas produzem um conjunto único de proteínas, identificado como proteínas de choque térmico (HSP, do inglês, *Heat Shock Proteins*). A maior parte das HSPs auxilia as células a suportar o estresse térmico, funcionando como chaperonas moleculares. O estresse térmico faz com que muitas proteínas, que funcionam como enzimas ou componentes estruturais, tornem-se estendidas ou maldobradas, levando, assim, à perda da estrutura e da atividade enzimática.

Tais proteínas maldobradas muitas vezes agregam-se e se precipitam, criando sérios problemas nas células. As HSPs atuam como chaperonas moleculares e servem para alcançar um dobramento correto de proteínas maldobradas e agregadas para evitar a deformação das células submetidas a temperaturas elevadas.

As proteínas de choque térmico foram descobertas na mosca-das-frutas (*Drosophila melanogaster*) e, desde então, têm sido identificadas em outros animais, em humanos, bem como plantas, fungos e microrganismos.

As HSPs também são induzidas por estresses ou condições ambientais bem diferentes, incluindo déficit hídrico, tratamento por Ácido Abscísico (ABA), lesão, temperatura baixa e salinidade. Assim, células anteriormente expostas a um estresse podem se tornar protegidas contra outro estresse. É o caso dos frutos de tomateiro, nos quais o choque térmico (48 horas a 38°C) promove

acumulação de HSP e protege as células do resfriamento a 2°C por 21 dias.

O estresse pela salinidade e falta de oxigênio também são problemas bastante sérios para as plantas. O estresse pela salinidade resulta da acumulação de sal no solo. Algumas espécies halófitas são altamente tolerantes ao sal (beterraba e tamareira são altamente tolerantes e, algodoeiro e cevada são moderadamente tolerantes), mas a salinidade reduz o crescimento e a fotossíntese em espécies sensíveis (milho, cebola, citros, alface e feijoeiro). O dano por sal decorre de um decréscimo do potencial hídrico do solo, que torna a água menos disponível, assim como a toxicidade de íons específicos acumulados em concentrações prejudiciais. As plantas evitam o dano provocado pelo sal por meio da exclusão do excesso de íons das folhas ou por compartimentalização de íons em vacúolos. Tem sido estabelecida uma rota de sinalização, a rota *Salt Overly Sensitive* (SOS), que regula a expressão dos genes envolvidos na homeostase iônica.

As respostas de plantas a estresses abióticos, assinalados por Beltrão e Oliveira (2011), resultam em efeitos gerais e específicos sobre o crescimento. Assim, plantas que crescem sob condições limitantes de água apresentam crescimento limitado por causa do declínio da fotossíntese e da interferência na disponibilidade de nutrientes que resulta do processo de secagem do solo. A salinidade interfere no crescimento bem como conduz a seca fisiológica e a toxidez de íons. A salinidade e a seca do solo são um enorme problema mundial para agricultura, horticultura e silvicultura. As respostas iniciais das plantas à seca e à salinidade são semelhantes; ambos são atribuídos ao déficit hídrico que afeta o metabolismo e inibe o crescimento e o desenvolvimento das plantas (FORNI; DUCA; GLICK; 2017).

A deficiência de oxigênio é típica de solos inundados. Ela reduz o crescimento e a sobrevivência de muitas espécies. Por outro lado, plantas de pântanos e de cultivos como o arroz estão bem adaptadas a resistir a deficiência de oxigênio no ambiente de suas raízes. A maioria dos tecidos de plantas não pode sobreviver anaerobicamente, mas alguns órgãos, como o embrião e o coleóptilo do arroz, podem sobreviver por semanas sob condições anóxicas (ausência de oxigênio).

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Avanços referentes ao conhecimento e entendimento dos processos ecofisiológicos, metabólicos e os mecanismos envolvidos com a resposta de plantas a estresses abióticos estão direcionando e reforçando estudos para compreender, de forma ampla, a complexa rede de interação planta-ambiente.

## REFERÊNCIAS

- BELTRÃO, N. E. M.; OLIVEIRA, M. I. P. **Ecofisiologia das culturas de algodão, amendoim, gergelim, mamona, pinhão-manso e sisal**. Ed. Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão, Maria Isaura Pereira de Oliveira. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2011, p. 322.
- FORNI, C.; DUCA, D.; GLICK, B. Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. **Plant Soil**, v. 410, 2017, p. 335–356.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos, SP: RiMa, 2004, p. 531.
- RESTREPO-DÍAZ, H.; MELGAR, J. C.; LOMBARDINI, L. Ecophysiology of horticultural crops: an overview. **Agronomía Colombiana**, v. 28, n. 1, 2010, p. 71–79.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 5th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010.