

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

HENARMMANY CRISTINA ALVES DE OLIVEIRA

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA SOBRE A PERFORMANCE DE
Cenostigma microphyllum EM SIMBIOSE COM FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

Recife

2022

HENARMMANY CRISTINA ALVES DE OLIVEIRA

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA SOBRE A PERFORMANCE DE
Cenostigma microphyllum EM SIMBIOSE COM FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

Dissertação desenvolvida no Programa de Pós
Graduação em Biologia Vegetal da Universidade
Federal de Pernambuco.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientador: Mauro Guida dos Santos

Recife

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Oliveira, Henarmmany Cristina Alves de
Efeito da disponibilidade hídrica sobre a performance de *Cenostigma microphyllum*
em simbiose com fungos micorrízicos arbusculares em uma floresta tropical seca /
Henarmmany Cristina Alves de Oliveira. - 2022.

54 f. : il.

Orientador: Mauro Guida dos Santos.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro
de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Recife,
2022.
Inclui referências e anexos.

1. Biologia vegetal. 2. Plantas da caatinga. 3. Fungos. I. Santos, Mauro Guida dos (orientador). II. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-057-2022

HENARMMANY CRISTINA ALVES DE OLIVEIRA

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA SOBRE A PERFORMANCE DE
Cenostigma microphyllum EM SIMBIOSE COM FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

APROVADA EM: 24 / 02 / 2022

Dissertação desenvolvida no Programa de Pós
Graduação em Biologia Vegetal da
Universidade Federal de Pernambuco.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos (1º membro titular)
(Universidade Federal de Pernambuco)

Dr. Luiz Palhares Neto (2º membro titular)
(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Prof. Dr. Hiram Marinho Falcão (3º membro titular)
(Universidade de Pernambuco)

Profa Dra. Emília Cristina Pereira de Arruda (1º membro suplente)
(Universidade Federal de Pernambuco)

Dra. Marciana Bizerra de Moraes (2º membro suplente)
(Faculdade Católica do Rio Grande do Norte)

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus que não me deixou esmorecer diante das dificuldades e a todos que participaram direta e indiretamente da execução deste trabalho:

A UFPE, especialmente ao Fisiologia Vegetal pela toda estrutura física. À Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos. Ao meu orientador, Professor Mauro dos Santos pela oportunidade, apoio, incentivo e paciência de sempre.

Gostaria de agradecer em especial a Sílvia Pereira que iniciou esse trabalho e me deu por todo suporte, atenção e ensinamentos.

A todos os colegas integrantes LFV e da UFPE em especial Gleyce, Rafaela, Mariana, David, Lúcia e Sandro que foram essenciais para realizações das coletas e análises em bancada.

Agradeço a minha família: meu esposo minha mãe, minha vó, tias e primos (meu pilar emocional) pelo amor e incentivo de sempre!

E meus amigos: Pamela, Larisse e Marcos, graças a eles eu nunca deixei de acreditar em mim.

O muito obrigada também é estendido a minha mãe científica, Professora Cláudia Ulisses que me apoiou, me instruiu, me aconselhou e por muitas vezes me inspirou a ser melhor, não só como pesquisadora, mas também como pessoa.

RESUMO

Este estudo investigou se a inoculação prévia com fungos micorrízicos arbusculares (FMA) promove melhor condicionamento morfofisiologia a espécie lenhosa *Cenostigma microphyllum* sob diferentes gradientes hídricos (úmidos e secos) em área de Caatinga. Sementes da espécie citada foi dividida em tratamentos: (1) pré-inoculadas e (2) não-inoculadas (controle). Após cinco meses da germinação, essas plantas foram levadas a campo e dispostas em parcelas úmidas e secas. Durante a estação chuvosa de 2019 foram avaliados os teores nutricionais (nitrogênio, fósforo e potássio) em folhas, caule e raízes e o custo de construção foliar. Na estação chuvosa de 2021, além dos parâmetros avaliados em 2019, também foram mensurados: biometria (altura, diâmetro caulinar e radicular e o peso da raiz principal), potencial hídrico, condutância estomática, além de carboidratos-não-estruturais (açúcares e amido) em folhas, caule e raízes. Após um ano em campo, as plantas de *C. microphyllum* pré-inoculadas apresentaram maiores teores de fósforo em todos os órgãos avaliados. Após dois anos, a inoculação artificial influenciou positivamente todos os parâmetros biométricos avaliados, além de promover o aumento do potencial hídrico e condutância estomática o que influenciou no incremento do amido foliar nas áreas úmidas. Além disso, o espectro econômico foliar revelou que plantas pré-inoculadas fazem melhor uso dos recursos. Esses resultados demonstram que a inoculação prévia com FMA proporciona a espécie *C. microphyllum* premissas para performance satisfatórias em campo.

Palavras-chave: FMA; Espécie lenhosa; CNE; Relações hídricas; Custo de construção foliar.

ABSTRACT

This study investigated whether previous inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) promotes better morphophysiological conditioning of the woody species *Cenostigma microphyllum* under different water gradients (wet and dry) in a Caatinga area. Seeds of the cited species were divided into treatments: (1) pre-inoculated and (2) non-inoculated (control). After five months of germination, these plants were taken to the field and arranged in wet and dry plots. During the rainy season of 2019, the nutritional contents (nitrogen, phosphorus and potassium) in leaves, stem and roots and the cost of leaf construction were evaluated. In the 2021 rainy season, in addition to the parameters evaluated in 2019, the following were also measured: biometry (height, stem and root diameter and taproot weight), water potential, stomatal conductance, in addition to non-structural carbohydrates (sugars and starch) in leaves, stems and roots. After one year in the field, pre-inoculated *C. microphyllum* plants showed higher phosphorus levels in all evaluated organs. After two years, artificial inoculation positively influenced all biometric parameters evaluated, in addition to promoting an increase in water potential and stomatal conductance, which influenced the increase of foliar starch in wetlands. In addition, the foliar economic spectrum revealed that pre-inoculated plants make better use of resources. These results demonstrate that the previous inoculation with AMF provides the *C. microphyllum* species with premises for satisfactory performance in the field.

Keywords: AMF; Woody species; NSC; Water relations; Leaf construction cost.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	8
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	9
2.1 CAATINGA	9
2.1.1 Mudanças climáticas	10
2.2 ASPECTOS DO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO VEGETAL	11
2.2.1 Estratégias de rustificação: Plantas–fungos micorrízicos arbusculares (FMA) ...	13
2.3 FAMÍLIA FABACEAE	15
3 AUMENTO DA CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA, TEOR DE FÓSFORO EM TODOS OS TECIDOS VEGETAIS E BIOMASSA RADICULAR EM MUDAS DE <i>Cenostigma microphyllum</i> SOB SIMBIOSE MICORRÍZICA ARBUSCULAR EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA	17
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	45
REFERÊNCIAS	46
ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO	53

1 INTRODUÇÃO

Ambientes de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) como a Caatinga no Brasil onde o fator limitante é a água, destinam-se a experimentarem temporadas chuvosas mais curtas, porém mais intensas ou com maior irregularidade média anual (IPCC 2021). Desta forma, é provável que essas ocorrências plurianuais as impactem de maneira aditivas ou multiplicativas (Allen et al. 2017; Pennington et al. 2018; Rivera et al. 2017).

Em função disso, estrategicamente para sobreviver a condições de restrições hídricas, residentes sésseis como as plantas lançam mão de ajustes morfofisiológicos (Bartlett et al. 2019; Pinho et al. 2019) e associações mutualistas com a microbiota edáfica (Mendes et al. 2013). Uma das principais associações que ocorrem em cerca de 80% das espécies vegetais são com os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) basicamente definidos por exibirem estruturas morfológicas como arbúsculos e hifas que surgem da infiltração nas células radiculares (Lü et al. 2018). Sob essa associação ambos desfrutam de benefícios, sendo a planta fornecedora de produtos do seu metabolismo fotossintético (exsudatos) relevantes para desenvolvimento e reprodução do hospedeiro, e o fungo através das hifas, ampliam a zona de captação para maior absorção e melhor êxito na transferência de nutrientes e água (Lü et al. 2018; McCutcheon e Lekberg, 2019).

Graças a relação com o FMA, as plantas conseguem melhores condicionamentos, o que significa maior rustificação, em comparação com as não micorrizadas (Remke et al. 2021). Isso ocorre porque, de forma natural ou artificial, a inoculação influencia diretamente mecanismos fisiológicos primordiais como respiração, fotossíntese e uso eficiente da água ao longo da planta (Augé et al. 2015; Barros et al. 2018; Frosi et al. 2016). As plantas quando micorrizadas nos primeiros estágios de vida podem desencadear capacidade de perceber pressões abióticas prematuramente e se protegerem, preservando seu equilíbrio hídrico (Augé et al. 2004). Isso se dá porque as estruturas dos FMA alcançam maiores extensões no solo e absorvem maior quantidade de água (Bahadur et al. 2019), promovendo maior condutância hidráulica e estomática da folha (Augé et al. 2015).

A dinâmica de carboidratos nas folhas é diretamente relacionada a maior entrada de CO₂ necessário para compor os carboidratos-não-estruturais (CNE) (Dietze et al. 2014). De forma geral os CNE agem no crescimento, desenvolvimento e resiliência frente a estresses (Rosado et al. 2019). O acúmulo ou destinação de CNE nas folhas, caules e raízes exprimem estratégias quanto a traços ecofisiológicos e *trade-offs* relacionados ao custo de

assimilação/gasto metabólico fonte-dreno de carbono (Furze et al. 2018) e esses podem ser mediados pela disponibilidade hídrica ambiental em florestas tropicais (Signori-Müller et al. 2021). Em função disso o CNE pode ter seu aumento relacionado a parceiros fúngicos (Wang et al. 2021), colaborando para melhor crescimento e proteção (Tisarum et al. 2019), o que demonstra o efeito benéfico da relação simbiótica sob o desenvolvimento, rustificação e tolerância das plantas a condições estressantes (Smith e Smith, 2011; Wang et al. 2021).

Estudos mostram que as relações simbióticas representam para as plantas favorável condicionamento para sobrevivência, isto é, melhoram sua performance fotossintética e hidráulica (Augé et al. 2015; Bahadur et al. 2019), contribuem para o balanço energético que serão úteis na confecção de estrutura para o crescimento, ajuste osmótico (Wang et al. 2021) e absorção nutricional (Juntahum et al. 2020; Yan et al. 2016; Zhao et al. 2020; Ziane et al. 2021). Desta forma, a presença de uma relação simbiótica pode exibir melhores vantagens adaptativas de forma a contribuir para persistência das espécies, sendo primordial para o estabelecimento inicial de plantas sob condições limitantes.

O sucesso da simbiose pode ainda revelar se custo/benefício da quantidade gasta de glicose para a construção de esqueletos foliares se relaciona com o hábito de crescimento, indicando se esses traços funcionais atestam a eficácia da relação mutualista entre planta-FMA em florestas sazonais secas como a Caatinga no Brasil (Barros et al. 2018). A conexão significa é algo ecologicamente imprescindível que está presente em 80% das plantas existentes, tratando-se de regiões semiáridas, são capazes de garantir riqueza e cooperar para a conservação de espécies (Brundrett e Tedersoo, 2018; Dos Passos et al. 2020).

Nesse contexto, este estudo investigou se em campo a inoculação prévia com FMA beneficia ecofisiologicamente plantas jovens de *Cenostigma microphyllum*, uma espécie nativa da FTSS brasileira, em regiões com diferente precipitação anual (úmidas e secas). Nós hipotetizamos que as plantas previamente inoculadas com FMA, apresentarão maior adaptação em regiões de menor precipitação quando comparadas as plantas sem a pré-inoculação com os FMA nas sementes, pois favoreceria o status hídrico e a aquisição de nutrientes.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 CAATINGA

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) compreendem quase um terço de todo o globo terrestre. Estão presentes nas Américas Central e Sul, Eurásia, Austrália, Ásia a sudeste e em porções na África (Hasnat e Hossain, 2019), englobando quase três milhões de

km² no mundo. Na América do Sul, uma das maiores FTSS é chamada de Caatinga, ocorre em quase todo o Nordeste e uma parte do Sudeste do Brasil, alcançando os estados: Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e Minas Gerais, ocupando aproximadamente 850 mil km², significando cerca de 10% da extensão territorial (Alves e Modesto Júnior 2019). As áreas de Caatinga possuem clima semiárido (BSh), intensa incidência luminosa, baixas umidades, longos períodos de secas, ciclos de precipitações erráticas distribuídas de forma irregular e sazonal (480 a 1100 mm/ano) (Allen et al. 2017; Pennington et al. 2018).

2.1.1 Mudanças climáticas

A biota juntamente com os atributos dispostos na Caatinga traz consigo certa vulnerabilidade, pois alterações climáticas associadas a ações antrópicas tendem a provocar consequências vigorosas para as áreas em questão. Modelos climáticos globais mostram que desde o período pré-industrial o mundo experimenta acréscimos na temperatura do ar quase duas vezes superiores à temperatura média mundial, a qual continuará a aumentar pelos próximos 85 anos, o que é especialmente significativo para regiões tropicais como o FTSS (IPCC 2021). Isso porque serão mais comuns temporadas chuvosas mais curtas, porém mais intensas ou com maior irregularidade média anual, desta forma, é provável que as ocorrências plurianuais impactem ainda mais a dinâmica hídrica das florestas sazonais secas (Allen et al. 2017). Estima-se que em regiões áridas e semi áridas como no FTSS, o incremento da temperatura média, intensa evapotranspiração combinados com reduções espaço temporal das chuvas fazem com que os solos estejam cada vez mais pobres ou áridos (IPCC, 2021; Pennington et al. 2018). Isso é ainda mais agravado com o uso extrativista de recursos minerais e/ou vegetais, que muitas vezes de formas insustentáveis, asseguram práticas agropecuárias de subsistência que cooperam com a retirada da cobertura vegetal, corte e queima de madeira, caça de carne, poluição e modificações físico-químicas no solo. Essas atividades historicamente vêm contribuindo com a aceleração de processos como desertificação (IPCC, 2021).

Desertificação vem a ser a degradação do solo, ou seja, literal transição do solo para condições semelhantes às de deserto, no qual viabiliza a infertilidade da terra (Zhang et al. 2021). Em primeiro estágio, condições de empobrecimento do solo, como indício de pré desertificação, é descrito para áreas do semiárido da Caatinga como sinônimo de mudanças nas propriedades físico-químicas do solo e modificações características de nutrientes como (Fósforo) P, (Potássio) K⁺, Magnésio (Mg²⁺), Cobre (Cu²⁺), Ferro (Fe), Manganês (Mn), Zinco (Zn²⁺) e Calcio (Ca²⁺), indicando degradação do solo (Da Silva et al. 2021). O cenário que

compreendem aminguamento das chuvas, alterações nos padrões espaço-temporais dessas, temporadas sem precipitações, associado a degradação/empobrecimento do solo e combinado com incremento da temperatura indicando maior evapotranspiração nas florestas (Dinpashoh et al. 2019), é a conjuntura esperada em áreas de FTSS.

Naturalmente as florestas possuem a regulação hídrica mediada pela relação entre precipitação e evapotranspiração (Eagleson, 1982), por isso a escassez de chuvas afeta a mobilidade da água (D'odorico et al. 2019) e influencia a disponibilidade de nutrientes como N e P do solo (Campo e Merino, 2016). Como consequência as pressões hidroclimáticas muitas vezes significam condições de seca em estágio de vida limitante. Quando consideramos uma abrangência trófica a carência ou a baixa disponibilidade de chuvas (consequentemente baixo potencial hídrico), é capaz de provocar efeitos na biota, para que seja possível persistir, apesar das pressões abióticas (Carrenho e Krzyzanski 2020; Verslues et al. 2006).

2.2 ASPECTOS DO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO VEGETAL

Residentes sésseis como as plantas dependem de condições ambientais para sobreviver. A assimilação de carbono em forma de CO_2 serve como matéria prima para atividades metabólicas básicas como respiração, crescimento e defesa (Rosado et al. 2019). Uma parte é recolhida no formato de compostos que irão constituir o pool de carboidratos-não-estruturais (CNE), estes são didaticamente divididos em compartimentos: (1) açúcares simples ou solúveis representado por oligossacarídeos: glicose, sacarose, frutose, etc. (2) amido e em certas espécies (3) frutanos (Dietze et al. 2014; Signori-Müller et al. 2021), atuando em diferentes funções nas plantas. Os açúcares simples são oriundos do citosol e provêm energia rápida para respiração, condução de seiva, sinalização e resiliência a estresses (Martínez-Vilalta et al. 2016). Enquanto ao amido, pode ser de dois tipos principais (1) amido de armazenamento para custo energético futuro, sendo produzido no amiloplastos; e (2) amido transitório que é quebrado nos cloroplastos, o qual sustentam o crescimento e metabolismo quando a demanda de carbono supera o suprimento fotossintético, por exemplo durante a noite (Lloyd e Kossmann 2015). A dinâmica de gasto/custo de C nas plantas geralmente funciona baseado relação de quem produz mais C do que gasta, comportam-se como “fonte” (órgãos fotossinteticamente ativos como folhas e caules verdes), já os que utilizam mais C do que produzem são caracterizados de “sumidouros” ou “drenos” (ex. órgãos e tecidos jovens, raízes, órgãos sexuais, frutos e sementes) (Koch, 2004).

Devido à sua natureza química, os CNE agem na função de protetora, melhorando a resistência das plantas. Para tanto, esses necessitam amplificar a produção de solutos osmoprotetores

reduzindo fisiologicamente seu potencial osmótico para subsidiar suas necessidades fisiológicas, sem prejudicar os compartimentos celulares (Katuwal et al. 2020). Os compostos envolvidos no processo de ajuste osmótico abrangem as classes de solutos orgânicos (CNE, aminoácidos, glicina, betaína e prolina) e/ou inorgânicos (sódio, potássio e cloreto) (Wu et al. 2013). Em espécies lenhosas os solutos mais relevantes são os CNE (especialmente açúcares solúveis e amido), pois a síntese desses também promove rearranjos contra falhas hidráulicas. Nessas espécies, compostos de baixo peso molecular (sacarose, frutose e glicose) melhoram o estado da água no corpo das plantas auxiliando-as no escape as condições de estresses (Secchi e Zwieniecki 2016; Souden et al. 2020; Tomasella et al. 2019).

Nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) ocupam destaque entre os nutrientes primordiais absorvidos pelas plantas pois estão envolvidos em processos de desenvolvimento, expansão de crescimento (Elser 2000). N no metabolismo vegetal é útil em várias funções, uma delas é participando estreitamente da primeira fase de fixação de carbono, possibilitando a fotossíntese (Ciampitti e Vyn 2012). P destaca-se entre os nutrientes que exerce influência direta ou indiretamente sob quase todas as demandas metabólicas da planta (Management, 2005), incluindo conservação das estruturas membranosas ótimas, biossíntese de moléculas e constituinte energético químico como trifosfato de adenosina (ATP) e ácidos nucleicos (DNA e RNA) (Malhotra et al. 2018). Há indícios que FMA são capazes influenciar no incremento de N e P (Musyoka et al. 2020) e outros micronutrientes para as plantas (Evelin et al. 2019). O desenvolvimento e expansão radicular decorre basicamente de níveis de K (Sustr et al. 2019), ajuste do turgor por osmoregulação nas células vegetais, condução da sacarose via floema, manutenção do pH do citoplasma radicular, biossíntese proteica e diversas ações de enzimas são possíveis graças a teores ajustados de K (Jordan-Meille e Pellerin, 2004; Walker et al. 1998). A presença marcada de K em locais extremos, como no xilema radicular e nas células guarda, é capaz de favorecer a maior entrada de recursos do solo pelas raízes (Lynch e Läuchli 1984).

No entanto, condições de secas prolongadas induz modificações químico-físicas no solo (tornando-os pobres ou áridos), alto déficit de temperatura do ar e de pressão de vapor (Da Silva et al. 2021), estimula as plantas a realizarem *trade-offs* a fim de manter sua sobrevivência. Para tanto, é provável que necessitem exibir “sacrifícios” ou alterações morfológicas que possibilitem o melhor uso da energia como modificações na fenologia, atenuações no crescimento, contenção na biomassa, redução na quantidade, área e duração das folhas, sendo comum em algumas espécies, até se necessário a perda destas (caducifolia) (Mickky et al. 2018). Isso porque as folhas exercem função singular na captura de carbono,

dinâmica hídrica e equilíbrio energético (Ackerly et al. 2002). O comportamento de perda das folhas é necessário para possibilitar balancear o custo de carbono, em forma de glicose, exigido para a produção de arcabouços estruturais foliares que se sujeita a traços funcionais como fotossíntese líquida, teores de N e massa seca da folha por área, esses compõem o espectro da economia foliar e consequentemente se refletem no desenvolvimento das espécies e como essas se ajustam para persistir no ambiente (Falcão et al. 2015; Marino et al. 2010; Williams et al. 1987), indicando as diferentes estratégias de vida. Por exemplo, as essencialmente aquisitivas, ou seja, as chamadas de pioneiras, devido a sua perspicaz forma de adquirir recursos, crescem rapidamente, essas possuem baixo investimento em arcabouços foliares, por isso possuem folhas estruturalmente econômicas (Poorter e Bongers, 2006; Reich, 2014; Zhu et al. 2013). Em contrapartida, espécies de hábitos conservativos - as que crescem lentamente, necessitam ter alto custo esquelético foliares, essas também se dedicam à confecção de metabólitos de defesa (ex. fenóis), os quais possuem alto valor energético (Reich, 2014; Westoby et al. 2003).

No entanto, em ambientes de florestas sazonais secas as estratégias funcionais antagônicas podem convergir (Le Bagousse-Pinguet et al. 2017). A redução no padrão das chuvas associado ao empobrecimento do solo faz com que as plantas cresçam pouco e de forma vagarosa (estratégia conservativa) facilitando a sobrevivência diante de baixas demanda de nutrientes e água diretamente relacionado a baixa necessidade de substâncias metabólicas de defesa e reduzindo o custo por meio de tecidos de maior durabilidade (Reich, 2014). Contudo, folhas de baixo custo, usualmente moles e finas, relacionadas a traços aquisitivos são muitas vezes estratégias necessárias em áreas como FTSS pois para minimizar a perda de água essas serão destinadas a deciduidade na estação sem chuvas (Ramírez-Valiente e Cavender-Bares, 2017).

2.2.1 Estratégias de rustificação: Plantas–fungos micorrízicos arbusculares (FMA)

Condições limitantes fazem as plantas a realizarem ajustes morfofisiológicos e naturalmente associações ecológicas com fungos da microbiota edáfica. Este último, refere-se a microrganismos terrestres, como fungos micorrízicos arbusculares (FMA), incluídos no filo Glomeromycota (Lü et al. 2018) são tipos de fungos capazes de estabelecer relações com o órgão radicular das plantas, ocorrendo quando órgãos fúngicos infiltram as células corticais das raízes para instituir arcabouços estruturais em seus interiores como hifas, vesículas e arbúsculos, essa última é fisiologicamente fundamental para o sucesso da simbiose pois é a principal estrutura na troca de metabólitos (Bonfante-Fasolo e Grippiolo, 1984; Lü et al. 2018) e caracterizam os fungos micorrízicos arbusculares.

A relação simbiótica manifestou-se devido a transformações ambientais que levaram os FMA a estrategicamente direcionar a produção das extensões miceliais para absorção e contenção de recursos do solo antes limitantes para seu hospedeiro (Harris-Valle et al. 2018). A associação plantas-fungo torna-se mutualista e simbiótica concomitantemente pois ambos podem desfrutar de benefícios. A planta fornece ao fungo produtos do seu metabolismo fotossintético úteis para seu desenvolvimento e reprodução, enquanto o fungo desenvolve estruturas extraradiciais que ampliam a sua zona de captação para maior absorção e êxito na transferência de nutrientes e água no interior da planta, possibilitando melhores condições para resistência sob seca (Lü et al. 2018; Mccutcheon e Lekberg, 2019). Nutrientes essenciais como N, K e P podem ser viabilizados via conexão simbiótica (Sharif e Claassen, 2011; Birhane et al. 2012). A colonização radicular em conexão com o solo faz dos FMA importantes por aumentar a absorção de nutrientes para as plantas. Essa relação representa uma estratégia ecológica para melhor captura e alocação nutricional (Musyoka et al. 2020).

A benéfica relação micorrízica exibem respostas fisiológicas não só nutricional mas também relacionadas a relações hídricas, proporcionando-as resistência a seca (Augé et al. 2015; Yavaş et al. 2021). Devido a rede superfinas de hifas, essas têm capacidade de se ramificar no solo e assim podem explorar grandes áreas, ambicionando a captura também de água que serão úteis para a simbiose, via arbúsculo (Allen, 2011; Evelin et al. 2019; Smith e Smith 2011). Os fungos em questão aumentam a condutividade hidráulica ao se conectarem com o solo, impedindo qualquer perda desta (Smith et al. 2010). A consequência se reflete nos parâmetros fisiológicos relacionado na conexão planta-água (maior eficiência do uso da água) e trocas gasosas (fotossíntese, condutância estomática e taxas de transpiração) em plantas envolvidas na simbiose com FMA (Augé et al. 2016). Em função disso, é documentado que o FMA pode auxiliar as plantas na atenuação de impactos danosos sob os componentes fotossintéticos (Lima-Neto et al. 2015).

Plantas micorrizadas demonstram um melhor equilíbrio hídrico, esse auxílio associado as aquaporinas estimula as plantas a regularem os teores de CO₂ no interior das células, assegurando integridade do aparelho fotossintético (Chen et al. 2017), além disso essas plantas também exibem maior área foliar e condutância estomática possibilitando assimilar mais CO₂ ambiental (Augé et al. 2015; Chen et al. 2017). A presença de uma relação micorrízica induz ao aumento de CNE, já visto em todos os órgãos vegetais se comparado as plantas controle (Liu et al. 2021; Wang et al. 2021). O aumento do CNE é possível graças a íntima relação entre aumento do potencial hídrico e da condutância estomática, por isso que essas plantas suportam maiores taxas fotossintéticas (Woodruff et al. 2015). Estudos recentes

mostram que a inoculação de plantas jovens com FMA pode cooperar para o maior ganho e superior otimização de compostos osmoprotetores como sacarose, glicose, açúcares solúveis totais e prolina os quais auxiliam na tolerância e rustificação contra condições sequeiras (Tisarum et al. 2019).

É possível que plantas micorrizadas exibam habito aquisitivo, pois apoiadas pelo seu parceiro simbiote absorvem mais recursos do solo e conseguem crescer rápido, além disso essas possuem altas taxas de fotossintéticas, essa última característica reduz a longevidade das folhas, reduzindo também o custo de construção (Kikuzawa, 1991). Nesta perspectiva o custo relacionado aos esqueletos foliares pode significar um dos traços funcionais cruciais para atestar a eficácia da relação mutualista entre planta-FMA em florestas sazonais secas como o FTSS (Barros et al. 2018). A conexão planta-FMA sugere ser fundamental para a sobrevivência e permanência no ambiente terrestre já que está presente em 80% das plantas existentes, tratando-se de regiões semiáridas, são capazes de garantir riqueza e conservação de espécies (Brundrett e Tedersoo, 2018; Dos Passos et al. 2021).

2.3 FAMÍLIA FABACEAE

A Família Fabaceae (Leguminosae) é um dos exemplos de quem aprimorou seu sistema radicular de absorção para uma relação com microssimbiontes do solo (Castuera-Oliveira et al. 2020; Dovrat e Sheffer 2019). Essa evolução garantiu a esta família representar aproximadamente 5% de todas as plantas existentes descritas no mundo (Vasconcelos et al. 2020).

Na FTSS a Fabaceae é a família mais abundante em termos de gêneros e espécies (Castuera-Oliveira et al. 2020). Dentre as várias representantes está a *Cenostigma microphyllum* (Mart. Ex G. Don) E. Gagnon & GP Lewis, popularmente conhecida como “catingueira da folha miúda” é uma espécie lenhosa de habito arbustivo e endêmica da Caatinga (Flora do Brasil, 2020). Seus atributos a fazer ter alta relevância, pois tem importância econômica devido ao uso da sua madeira (Gomes et al. 2019). É afamada por suas propriedades medicamentosas (de Albergaria et al. 2021). Devido a sua célebre conexão simbiótica é espécie-chave em áreas de sucessão, pois possui característica de “planta enfermeira” (Paterno et al. 2016), isto é, auxiliam a germinação/desenvolvimento de outras espécies no seu dossel. A presença de plantas enfermeiras em regiões com baixos/irregulares teores de chuvas, pode oportunizar a ampliação da diversidade de plantas locais, dando a espécie exímia importância ecológica (Pugnaire et al. 1996).

Nesta perspectiva esse estudo visa à compreensão sobre como diferentes gradientes hídricos (úmidos e secos) na FTSS (Caatinga), afetam parâmetros ecofisiológicos e morfológicos de plantas jovens de *Cenostigma microphyllum* submetidas a pré-inoculação (ou não) após um e dois anos em campo. O trabalho tem como objetivo (i) analisar parâmetros biométricos e fisiológicos das plantas (ii) avaliar se a pré-inoculação beneficia as plantas de forma a cooperar com melhores condições de sobrevivência nos ambientes estudados.

ARTIGO A SER SUBMETIDO À NEW FOREST

AUMENTO DA CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA, TEOR DE FÓSFORO EM TODOS OS TECIDOS VEGETAIS E BIOMASSA RADICULAR EM MUDAS DE *Cenostigma microphyllum* SOB SIMBIOSE MICORRÍZICA ARBUSCULAR EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA

Increases stomatal conductance, phosphorus content in all plant tissues and root biomass in *Cenostigma microphyllum* seedlings under arbuscular mycorrhizal symbiose in a tropical dry forest

Henarmmany Oliveira, Sílvia Pereira, Mauro G. Santos*

Plant Physiology Laboratory, Botany Department, Federal University of Pernambuco, Recife-PE 50670-901, Brazil

RESUMO

O reflorestamento de florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) tem vários desafios que precisam ser superados, como sobrevivência de mudas, rápido ganho de biomassa e tolerância ao déficit hídrico na primeira estação seca. Este estudo avaliou o desempenho de mudas de *Cenostigma microphyllum* inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares (plantas de FMAs) por 2 anos após o transplante para o campo. Foram medidos o potencial hídrico do xilema (Ψ_x), condutância estomática (g_s), ganho de biomassa, distribuição de macronutrientes e carboidratos não estruturais e custo de construção foliar. Ψ_x foi maior em ambos os tratamentos nas parcelas úmidas. Na mesma parcela as plantas de FMA apresentaram os maiores valores de g_s entre todas as plantas em ambas as parcelas. As plantas de FMA em parcelas úmidas armazenaram mais açúcares solúveis em seus caules e raízes, enquanto o tecido radicular foi escolhido sob a parcela seca. Os tecidos medidos das plantas FMA tinham mais fósforo do que os das plantas controle nas parcelas secas. Além disso, as plantas FMA foram 24% e 27% maiores que as plantas controle nas parcelas úmidas e secas, respectivamente. O diâmetro das raízes das plantas FMA foi 25% e 18% maior nas parcelas úmidas e secas, respectivamente, do que nas plantas controle. Assim, as plantas FMA apresentaram maior biomassa radicular em ambas as parcelas do que as plantas controle. Os resultados deste estudo confirmam que a inoculação de plântulas de *C. microphyllum* durante a germinação confere vantagem a essas plantas em condições de campo após o transplante, independentemente da disponibilidade hídrica da parcela. Esta pode ser uma ferramenta valiosa para a recuperação de áreas desmatadas em regiões semiáridas sazonais.

Palavras-chave: simbiose de FMA; Caatinga; Restauração ecológica; Custo de construção foliar

57 **Introdução**

58 As florestas tropicais secas (FTS) representam 42% das florestas do mundo (Santos et al.
59 2011). A FTS brasileira é uma das regiões mais densamente povoadas e depende de recursos
60 naturais para sobreviver (Rito et al. 2017). Além disso, devido à forte pressão antrópica sobre
61 a FTS, as mudanças climáticas previstas nesta região semiárida ao longo do século (Marengo e
62 Bernasconi 2015) podem estar ocorrendo em um ritmo mais rápido do que o previsto (IPCC
63 2021). Se essa tendência continuar, a modificação florestal pode se tornar cada vez mais severa
64 e difícil de recuperar (Allen et al. 2017; Pennington et al. 2018b). Portanto, são necessários
65 métodos que mitiguem e promovam a recuperação de áreas degradadas nessas florestas
66 (Chazdon 2003; Bustamante et al. 2019).

67 Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) estão presentes em 80% das plantas terrestres
68 e sua simbiose natural (McCutcheon e Lekberg 2019) é um caminho eficiente e de baixo custo
69 (Pereira et al. 2020; Frosi et al. 2016a,b; Pereira et al. 2021; Barros et al. 2018). A influência
70 das redes de FMA no estabelecimento, sobrevivência, crescimento e tolerância das plantas a
71 vários estressores valida a viabilidade da simbiose (Simard et al. 2012), especialmente entre
72 plantas perenes e ambientes com recursos limitados (Pereira et al. 2020).

73 Estudos demonstraram que várias espécies de plantas em relações simbióticas com FMA
74 apresentam melhor desempenho e maior tolerância a fatores ambientais do que plantas não
75 micorrízicas (Frosi et al. 2016a,b). A inoculação natural ou artificial influencia diretamente
76 mecanismos fisiológicos primordiais como respiração, fotossíntese e uso eficiente da água em
77 toda a planta (Augé et al. 2015; Barros et al. 2018; Frosi et al. 2016b). Plantas com associação
78 micorrízica desde a germinação desenvolvem habilidades para perceber pressões abióticas
79 precocemente e se proteger, preservando seu equilíbrio hídrico (Augé et al. 2004). Estruturas
80 de FMA atingem maiores extensões no solo e absorvem mais água (Bahadur et al. 2019)
81 promovendo maior condutância hidráulica e estomática foliar (Augé et al. 2015).

82 Embora a relação entre plantas lenhosas e FMA traga benefícios para as espécies vegetais,
83 FMA também se beneficiará ao receber grandes quantidades de carboidratos das folhas (Smith
84 et al. 2010; Wang et al. 2021). Além disso, espécies lenhosas precisam compartilhar seu NSC
85 entre diferentes partes, como folhas, caules, cascas e raízes (Santos et al. 2021; 2022; Rosell et
86 al. 2020). A deficiência hídrica é uma característica importante que modifica a relação dinâmica
87 entre os tecidos (Santos et al. 2022) e os custos de construção foliar em espécies lenhosas

(Falcão et al. 2017; Barros et al. 2018). A intensidade e a severidade do efeito da seca dependem do nível de tolerância da espécie e do grau de adaptação ao novo cenário (Choat et al. 2018; Santos et al. 2021). O acúmulo ou distribuição de NSC entre folhas, caules e raízes expressa estratégias quanto a características ecofisiológicas e trade-offs relacionados ao custo de assimilação/gasto metabólico fonte-dreno de carbono (Furze et al. 2018) e a disponibilidade de água em florestas tropicais pode mediar essa condição (Signori-Müller et al. 2021).

Estudos relatam que a relação simbiótica fornece condições favoráveis para a sobrevivência das plantas, incluindo melhor desempenho fotossintético e hidráulico (Augé et al. 2015; Bahadur et al. 2019), contribuição do balanço energético para o desenvolvimento de estruturas de crescimento, ajuste osmótico (Wang et al. 2021) e absorção nutricional (Yan et al. 2016; Zhao et al. 2020). No entanto, esses importantes estudos geralmente são realizados em solos totalmente esterilizados e sob condições controladas, o que demanda bastante tempo e infraestrutura sofisticada. Nos últimos anos, nosso grupo desenvolveu uma estratégia de engenharia ecológica para produzir mudas de alto desempenho, com altas taxas de sobrevivência e ganhos de biomassa, após o transplante para condições de campo em uma região semiárida (veja detalhes em Pereira et al. 2020, 2021).

Este estudo avaliou mudas em simbiose com FMA nativos de uma região semiárida estabelecida no campo por 2 anos. O objetivo principal foi avaliar a distribuição de NSC e NPK entre diferentes tecidos e crescimento de plantas estabelecidas em duas áreas com precipitação média anual diferente durante a estação chuvosa. Espera-se que plantas previamente inoculadas apresentem melhor desempenho em termos de NSC, crescimento, custo de construção foliar e equilíbrio nutricional em uma área com baixa disponibilidade hídrica.

Material e métodos

Site de estudo

O experimento foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (Parna Catimbau – Pernambuco, Brasil), localizado a 8°24'0" e 8°36'35" S; 37°0'30" e 37°10'40" W, totalizando uma área de 62.300 ha. O Parque possui vegetação típica de floresta tropical seca. Devido a sua fisionomia na estação seca, é chamada no Brasil de Caatinga (mata branca na língua indígena Tupi-Guarani), com altitude em torno de 600 metros em média, clima semiárido do tipo BSh com temperatura média anual de 23,7 °C e precipitação anual variando de 480 a 1100 mm. Apresentando um mosaico de plantas, sendo as mais comuns encontradas as das famílias

119 botânicas Fabaceae, Euphorbiaceae e Cactaceae (Rito et al. 2017), e para este estudo foram
 120 escolhidas áreas denominadas cercadas, que possuem 20 × 20 metros.

121 ***Material vegetal***

122 A espécie arbustiva lenhosa utilizada como modelo para este estudo é *Cenostigma*
 123 *microphyllum* (Mart. Ex G. Don) E. Gagnon & GP Lewis (Fabaceae), sendo endêmica da
 124 Caatinga, ocorre nos estados do Piauí, Pernambuco e Bahia (Flora do Brasil, 2020). *C.*
 125 *microphyllum* também é descrita como uma espécie nutridora, pois facilita a germinação das
 126 plantas ao seu redor, o que em geral possibilita reestruturar as comunidades vegetais em uma
 127 área de sucessão (Paterno et al. 2016). A espécie em questão foi escolhida para este estudo
 128 porque (1) pertence a uma das famílias mais abundantes da Caatinga; (2) Fabaceae tem alta
 129 frequência em associação com FMA (Córdula et al. 2014).

130 ***Tratamentos***

131 A metodologia foi a mesma utilizada por Pereira et al. (2021). Sementes de *C.*
 132 *microphyllum* aptas para plantio, doadas pelo Projeto de Integração do São Francisco da
 133 Universidade Federal do Vale do São Francisco (NEMA/UNIVASF), foram hidratadas por uma
 134 hora antes de serem colocadas para germinação. Para a produção das plantas foi utilizado o
 135 método OmniVerdi Riza®, que envolve o plantio em sacos de tecido permeável e
 136 semidegradável (0,75 m de comprimento e 0,045 m de diâmetro), o saco foi instalado em tubos
 137 de PVC (1 metro de comprimento) conforme descrito em Pereira et al. (2021). Em outubro de
 138 2018, pelo método acima, as sementes de *C. microphyllum* foram inseridas nos sacos contendo
 139 o tubo de PVC, de modo que foram divididas em dois grandes grupos: (1) 150 intitulado
 140 'controle', receberam em seus sacos apenas solo comum de regiões da Caatinga; (2) 150
 141 beneficiados anteriormente com FMA intitulados 'plantas de FMA' receberam manualmente
 142 solo + inóculo fúngico em suas sacolas, adquirindo 300 plantas. Os propágulos fúngicos
 143 utilizados foram *Acaulospora longula* Spain & N.C. Schenck e *Claroideoglossum etunicatum*
 144 (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler, pois são amplamente encontrados em áreas
 145 áridas e semiáridas (Silva et al. 2014). As plantas receberam rega diária de acordo com a
 146 capacidade do vaso (cerca de 350 mL) e solução nutritiva Hoagland modificada mensalmente
 147 (10 mL), permanecendo nestas condições por cinco meses antes de serem levadas a campo. As
 148 plantas beneficiadas com FMA receberam 1000 esporos/saco, cerca de 400 de *A. longula* e 600
 149 de *C. etunicatum*.

Condições de estudo

Seis parcelas foram previamente estabelecidas, considerando gradientes médios anuais de precipitação. Três estão relacionados a ambientes úmidos ou com maior pluviosidade (média histórica: 850 mm) e três são ambientes secos ou com menor pluviosidade (média histórica: 608 mm) (Figura 1) (ver detalhes Pereira et al. (2021)). As parcelas foram protegidas para suprimir a presença de grandes herbívoros. Em março de 2019, as plantas adquiridas conforme descrito acima tiveram seus sacos permeáveis retirados dos tubos de PVC e foram colocados em covas de um metro de profundidade no campo, de acordo com suas respectivas áreas, dois litros de água foram adicionados antes de preenchê-los com o solo, esquema detalhado em Pereira et al. (2021). Quinze plantas de cada grupo foram transplantadas, ou seja, 30 plantas por parcela separadas umas das outras por pelo menos 75 cm de intervalo (Pereira et al. 2021). As plantas permaneceram nessas condições por dois anos, foram anotadas as condições de ambas as áreas de cultivo na data da coleta das plantas (Tabela 1). Amostras compostas de solo das áreas úmidas e secas foram coletadas para análise (Tabela 2).

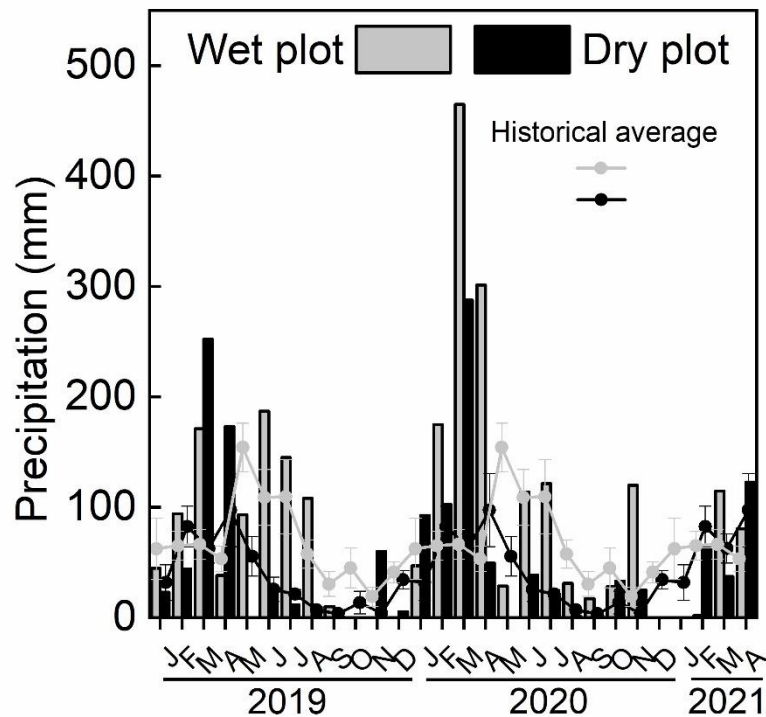


Fig. 1 Precipitação histórica e durante o período experimental em parcelas úmidas vs. secas do Parque Nacional do Catimbau, Brasil (fonte: APAC e IPA).

168

169 ***Análise de crescimento***

170 Foram utilizados dez indivíduos de cada tratamento (controle vs. plantas de FMA) por área
171 (úmida vs. seca) com folhas saudáveis, totalmente expandidas e sem senescência. A altura (cm) foi
172 verificada com uma fita métrica, o diâmetro do caule (mm) e o diâmetro da raiz principal (mm)
173 foram medidos com um paquímetro digital e a raiz principal (g) foi considerada por pesagem
174 em balança de precisão, todas foram realizadas na estação chuvosa de 2021 (abril) entre 7:30h-
175 10h da manhã.

176 ***Análise bioquímica***

177 Carboidratos-não-estruturais foram medidos em folhas, caules e raízes usando seis
178 repetições por órgão de cada tratamento (controle vs. plantas de FMA) por área (úmido vs.
179 seco). As amostras foram coletadas na estação chuvosa de 2021 (abril) entre 7:30h-10h da
180 manhã. As amostras foram colocadas em um forno de micro-ondas a 700 W por 30 segundos
181 para cessar toda a atividade enzimática (Quentin et al. 2015) e posteriormente armazenadas em
182 freezer a -20 °C. Para a extração, foram utilizados 15 mg de massa seca de folhas padronizadas
183 (saudáveis, totalmente expandidas e sem senescência), 25 mg de caule (com espessura semelhante)
184 e 25 mg de raízes (finas ou auxiliares) para preparar o extrato etanólico. A quantificação do teor
185 de amido foi realizada a partir do resíduo insolúvel do extrato de açúcares solúveis (SS). O
186 material foi imerso em banho quente por 1h a 100°C com 10 unidades de amiloglicosidase e os
187 açúcares resultantes foram analisados (DuBois et al. 2002). O conteúdo foi lido em
188 espectrofotômetro (Genesys 10 S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, MA, EUA), de acordo
189 com o comprimento de onda específico para cada análise.

190 ***Análise do teor de nitrogênio, fósforo e potássio em tecidos vegetais***

191 Nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K⁺) foram medidos em raízes, caule e folha,
192 material vegetal foi coletado na estação chuvosa de 2019 e 2021. Usando cinco plantas de cada
193 tratamento (controle vs. plantas de FMA) por (úmido vs. seco), estes foram submetidos a
194 secagem forçada a 60 °C por 72 h, o material foi moído. Para o extrato foram utilizados 100
195 mg de massa seca, o material foi digerido com ácido sulfúrico concentrado (H₂SO₄) (Thomas
196 et al. 1967). O teor total de N foi estabelecido pela titulação do extrato com HCl com adição de
197 ácido bórico e um indicador colorimétrico (Thomas et al. 1967). Os teores de P foram medidos,

seguindo a metodologia de (Murphy e Riley 1962) e posteriormente lidos em espectrofotômetro (Genesys 10 S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, MA, EUA) medidos em absorbância, através da curva de concentração de 5ppm como padrão P. O teor de K⁺ foi determinado por fotometria de chama (DM-64-4E, Digimed, São Paulo, BR) usando uma solução de K⁺ 100 ppm como padrão.

Condutância estomática

A condutância estomática (g_s) foi medida em folhas saudáveis, totalmente expandidas e não senescentes de cinco indivíduos de cada tratamento (controle vs. plantas de FMA) por área (úmida vs. seca). As medições foram feitas em um Porômetro portátil (SC - 1 Leaf Porometer, Grupo METER) na estação chuvosa de 2021 entre 7:30-10h da manhã.

O déficit de pressão de vapor (DVP) (Tabela 1) foi calculado após a coleta usando a fórmula Es-Ea, onde Es é a pressão de vapor saturante e Ea é a pressão de vapor ambiente (Campbell e Norman 1988), usando dados de temperatura e umidade. O DVP médio de áreas úmidas e secas foi de 1,82 e 1,93 kPa respectivamente.

A intensidade luminosa média presente nas áreas úmidas e secas foi de 1021 e 1050 lux respectivamente.

Tabela 1 Condições ambientais ao final do experimento na estação chuvosa, quando as plantas foram coletadas e os parâmetros (potencial hídrico e condutância estomática) foram avaliados, considerando as diferentes áreas avaliadas: úmida vs. seca (n = 3 ± EP).

Área / Variável	Temperatura (° C)	Umidade relativa (%)	Umidade do solo (%)	DPV (kPa)
Úmida	28,43±5,68	66,66±13,34	4,41±0,31	1,82±1,2
Seca	31,86±5,46	68,66±9,95	3,30±0,52	1,93±1,1

Potencial da água do xilema e umidade do solo

O potencial hídrico foliar (Ψ_x) das plantas foi avaliado em cinco indivíduos de cada tratamento (controle vs. plantas de FMA) por área (úmida vs. seca). Ramos saudáveis com folhas

totalmente expandidas foram coletados, acondicionados em embalagens impermeáveis e lacradas (tipo ziplock), em seguida acondicionados em caixa de isopor. O Ψ_w nos ramos foi realizado utilizando uma câmara de pressão portátil PMS Scholander (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, EUA). As medições foram feitas na estação chuvosa de 2021 entre 7:30h-10h da manhã.

O teor de umidade do solo (Tabela 1) foi obtido pelo método de umidade gravimétrica (Ug). As amostras de solo foram coletadas e transportadas em embalagens impermeáveis e lacradas (tipo ziplock). O conteúdo foi pesado e seco a 105-110 °C em estufa, deixado nesta condição por 24 horas. Após o resfriamento da amostra de solo, tiveram seu peso novamente aferido. A umidade foi determinada calculando-se: $U_g = 100 (\text{peso úmido} - \text{peso seco}) / \text{peso seco}$.

Custo de construção foliar

As folhas foram coletadas na estação chuvosa de 2019 e 2021. O teor de cinzas (g. kg⁻¹) realizado a partir de 100 mg de matéria seca de folhas sadias e totalmente expandidas de cada tratamento (controle vs. plantas de FMA) por área (úmida vs. seca) foi obtido em forno mufla a 500°C por seis horas. O teor de cinzas foi determinado pela diferença entre a pesagem pré e pós-mufla (Li et al. 2011). A medida calorífica (ΔHC kJ g⁻¹) foi obtida queimando 100 mg de matéria seca em um calorímetro bomba (IKA C-200), conforme (Villar e Merino 2001), utilizando a fórmula: $\Delta HC = \text{calorias} / (1 - \text{cinzas})$. O custo de construção das folhas por fração de massa (massa CC) (g glicose MS⁻¹) foi medido levando-se em consideração os resultados de cinzas, concentração de nitrogênio e ΔHC consoante Williams et al. (1987): CC massa = $[(0,06968 \Delta HC - 0,065) (1 - \text{Cinza}) + 7,5 (\text{kN} / 14,0067)]$, onde k é o estado de oxidação do nitrogênio para nitrato (+5) e amônio (-3) (Vries et al. 1974).

Análise química do solo

As amostras de solo foram avaliadas por um laboratório agronômico privado de acordo com os métodos padrão brasileiro para avaliações agronômicas químicas (Embrapa, 1997) (Tabela 2).

248

Tabela 2 Análise química do solo no momento da coleta das plantas, considerando as diferentes áreas avaliadas: úmida vs. seca.

Área / Variável	pH (H ₂ O)	P (mg/dm ³)	K ⁺	Al ³	Ca ²⁺	Mg ²⁺
Úmida	3	4,60	0,02	0,20	0,80	0,70
Seca	4	4,80	0,01	0,25	0,40	0,50

251

252 ***Análise estatística***

253 Os dados foram submetidos a ANOVA fatorial considerando as premissas apropriadas
 254 (normalidade e homogeneidade), as variáveis independentes foram: (1) área (úmida vs. seca) e
 255 (2) plantas Controle vs. plantas de FMA. Além dos citados acima, foram consideradas as
 256 análises de nutrientes e custo de construção foliar no período de um (2019) e dois anos (2021)
 257 das plantas em campo. Diferenças significativas foram comparadas pelo teste de Newman
 258 Keuls ($P < 0,05$). Os dados foram examinados usando o software Statistica 8.0 (StatSoft. Inc,
 259 Tulsa, Oklahoma, EUA).

260 **Resultados**

261 Com base em estudo anterior realizado por Pereira et al. (2021) verificou-se que após 365
 262 dias de crescimento em campo todas as plantas estudadas estavam estabelecendo associações
 263 simbióticas com FMAs, inclusive as plantas controle, que não foram inoculadas previamente.
 264 Ambos os grupos apresentaram 99% de colonização, apresentando vesículas, hifas e micélios
 265 nos órgãos radiculares amostrados. O presente estudo se concentra em avaliar se a pré-
 266 inoculação promove vantagens competitivas de longo prazo.

267 ***Estado da água e condutância estomática***

268 Após dois anos de crescimento, o Ψ_x das parcelas úmidas foi superior ao encontrado nas
 269 parcelas secas, em ambos os tratamentos. Plantas de FMA de áreas úmidas têm maior g_s , sendo
 270 77% maior do que plantas de controle de sua área. As plantas FMA não apresentaram maiores
 271 g_s em áreas secas (Fig. 2).

272

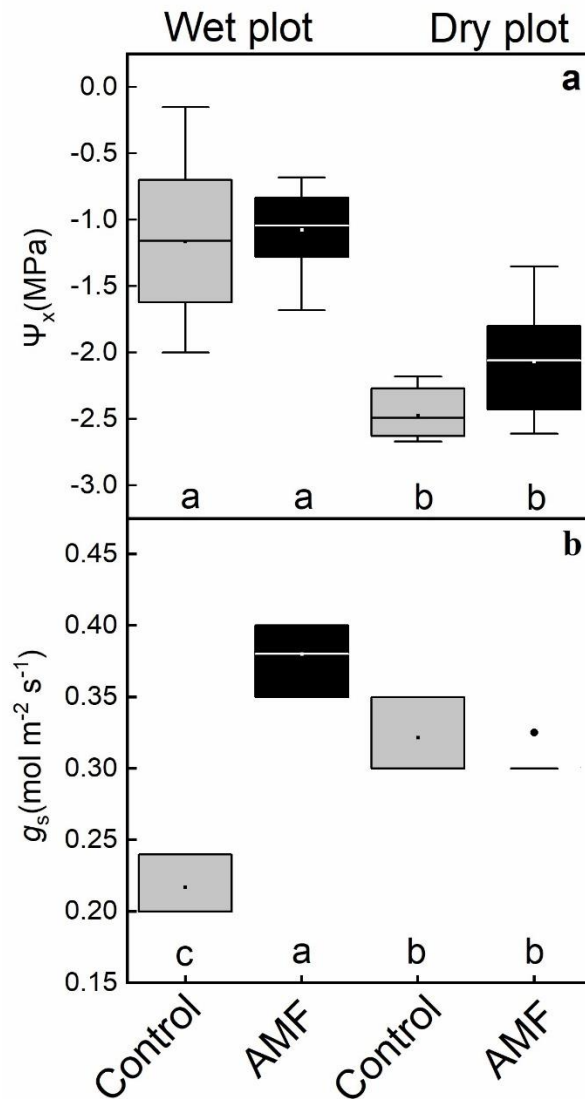
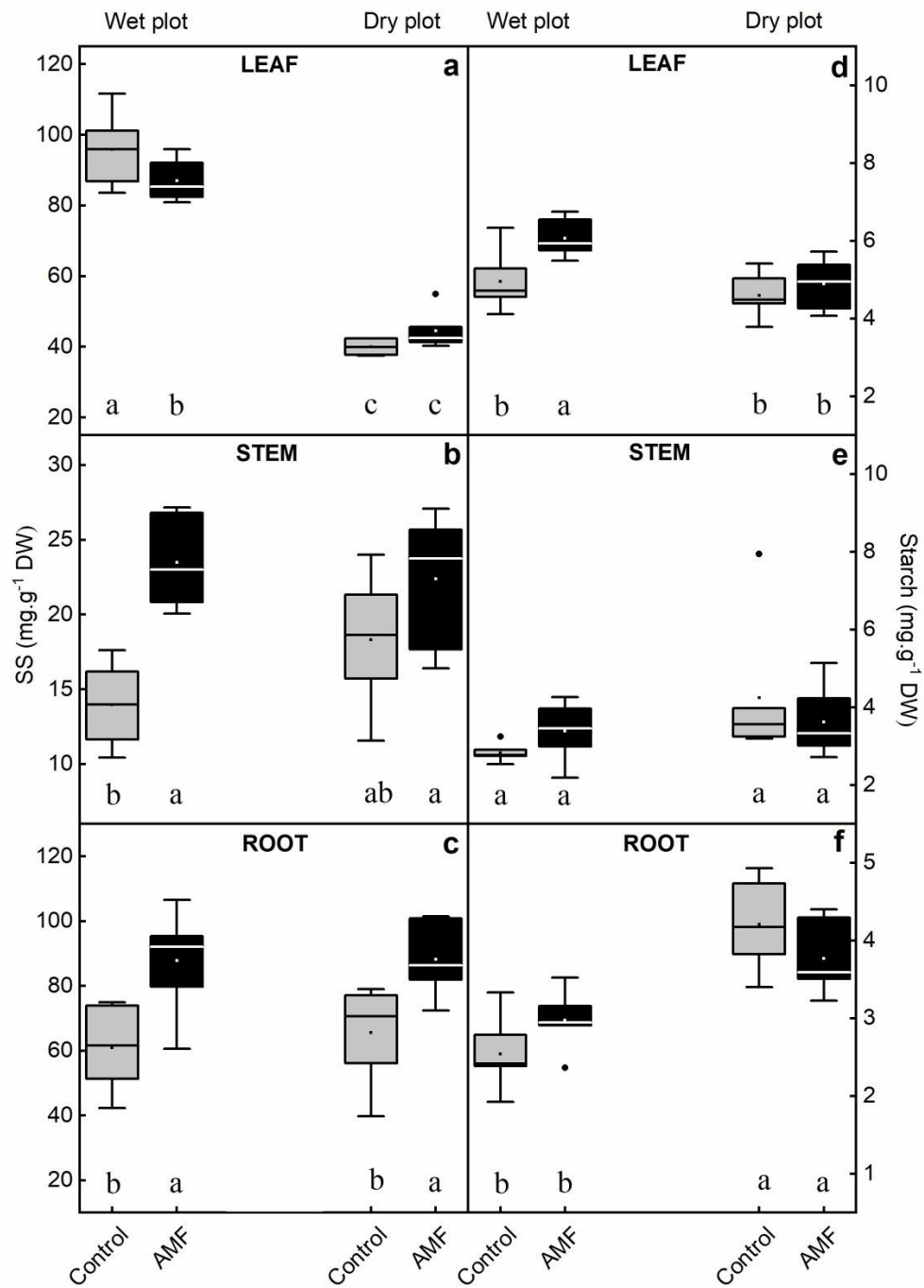


Fig. 2 Potencial de água do xilema **a** e condutância estomática **b** de *Cenostigma microphyllum* sob dois tratamentos (controle vs. plantas de FMAs) em duas áreas (úmida vs. seca) sob condições de campo em floresta tropical seca após 2 anos. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente entre plantas de FMA e amostras de controle nas diferentes zonas usando o teste de Newman-Keuls. $P < 0,05$, $n = 7$ ($\pm$ EP)

Distribuição de carboidratos não estruturais entre os tecidos

Em geral, o armazenamento de SS é maior que o teor de amido. O teor de SS é maior nas folhas das zonas úmidas (Fig. 3a). O caule e as raízes das plantas FMA armazenaram maior teor de SS quando comparados às plantas controle (Fig. 3 b e c). O teor de amido nas folhas foi maior nas plantas FMA de áreas úmidas (Fig. 3d), no caule não foram encontradas diferenças

significativas (Fig. 3e), porém nas raízes, plantas de áreas secas têm maior teor de amido em
comparação com plantas de áreas secas. de zonas húmidas com os mesmos valores entre os
tratamentos (Fig. 3f).



289

Fig. 3 Teor de açúcares solúveis (SS): folhas **a**; haste **b**; e raízes **c** e amido: folhas **d**; caule **e**; e raízes **f**
em *Cenostigma microphyllum* sob dois tratamentos (controle vs. plantas de FMAs) em duas áreas

291

(úmida vs. seca) sob condições de campo em floresta tropical seca após 2 anos. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente entre plantas de FMA e amostras de controle nas diferentes zonas usando o teste de Newman–Keuls. $P < 0,05$, $n = 6$ ($\pm$ EP).

Custo de construção da folha

Os tratamentos avaliados neste estudo não apresentaram diferença de desempenho em relação à quantidade de carbono utilizada para construir o tecido foliar, independentemente da variação pluviométrica ao longo dos anos e nas duas áreas (Fig. 4).

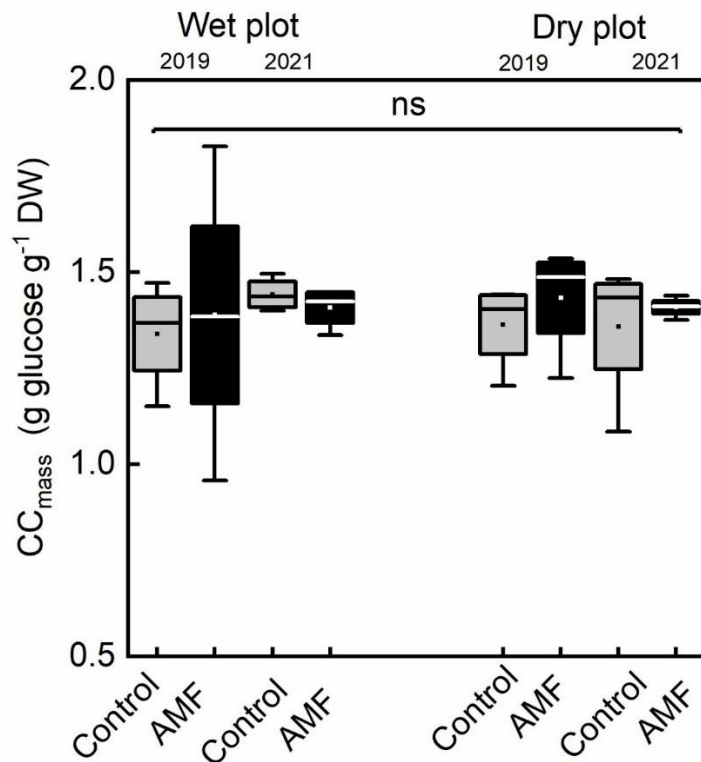


Fig. 4 Custo de construção de folhas em *Cenostigma microphyllum* sob dois tratamentos (controle vs. plantas de FMAs) em duas áreas (úmida vs. seca) sob condições de campo em floresta tropical seca após 1 e 2 anos. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente entre plantas de FMA e amostras de controle nas diferentes zonas usando o teste de Newman–Keuls. $P < 0,05$, $n = 4$ ($\pm$ EP).

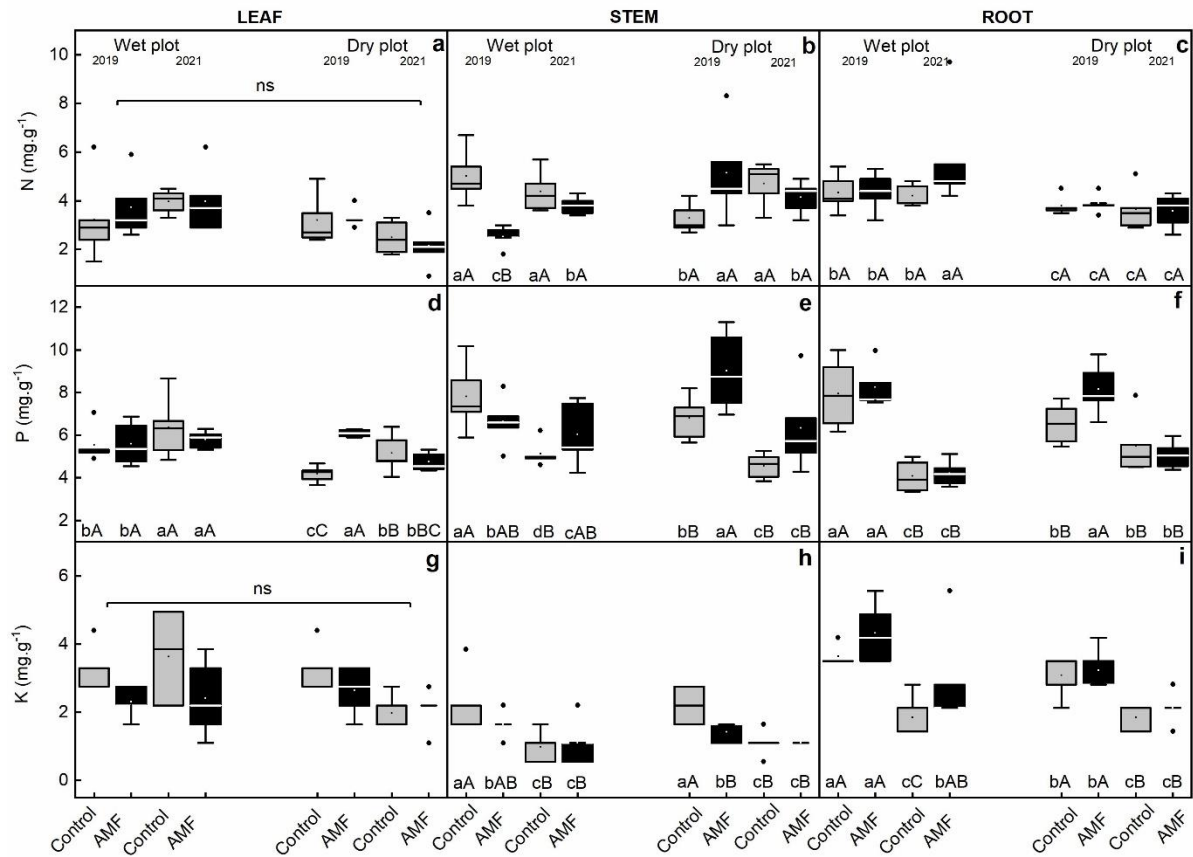
Conteúdo NPK

Não há variação no teor de N foliar entre áreas, tratamentos ou anos. Por outro lado, o N do caule em áreas úmidas aumentou 51% nas plantas de FMA em 2021, em comparação com o mesmo tratamento em 2019. As plantas de FMA (2019) em áreas secas têm N no caule 56% maior em relação ao controle de sua área. Nas raízes das plantas de controle em áreas úmidas não há mudanças significativas entre os tratamentos e anos, porém as plantas de FMAs se destacam pelo aumento de 37% em relação às plantas de controle em 2021 (Fig. 5a-c).

Os teores de P nos tecidos foliares foram maiores nas áreas úmidas em 2021, enquanto nas áreas secas, as plantas FMA (2019) tiveram 45% mais P do que os controles no mesmo ano (Fig. 5d-f). As plantas controle apresentaram 17% mais P nas áreas úmidas, enquanto as plantas FMA nas áreas secas apresentaram teor de P 32% maior. O teor de P na raiz é sempre maior nas áreas úmidas em 2019, em comparação com os mesmos tratamentos em 2021, mas nas áreas secas, ao comparar plantas controle versus plantas FMA, estas últimas apresentaram maior teor de P radicular (24%) no mesmo ano.

O teor de K nas folhas não indicou diferenças significativas entre áreas, tratamentos ou anos (Fig. 5g). No entanto, as plantas de controle apresentaram maior teor de K no caule em 2019, independentemente da área (Fig 5h). O mesmo ocorre com o K do tecido radicular (Fig. 5i) que é maior em 2019, principalmente nas áreas úmidas, que apresentam maior teor desse nutriente em relação aos anos.

326



327

Fig. 5 Concentrações nutricionais de nitrogênio: folhas **a**, caule **b** e raízes **c**; fósforo: folhas **d**, caule **e** e raízes **f**; e potássio: folhas **g**, caule **h** e raízes **i** em *Cenostigma microphyllum* sob dois tratamentos (controle vs. plantas de FMAs) em duas áreas (úmida vs. seca) sob condições de campo em floresta tropical seca após 1 e 2 anos do transplante de plântulas 5 meses após a germinação. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente entre plantas de FMA e amostras de controle nas diferentes zonas usando o teste de Newman-Keuls. $P < 0,05$, $n = 5 (\pm EP)$.

334

335 *Crescimento*

Plantas de FMA aumentaram todas as variáveis de crescimento analisadas (Tabela 3). As plantas de FMA são 24% e 27% maiores que as plantas de controle em áreas úmidas e secas, respectivamente. As plantas FMA também têm diâmetro de caule 24% e 41% maior do que as plantas controle, em áreas úmidas e secas, respectivamente. Em comparação com as plantas controle, o diâmetro da raiz principal das plantas FMA é de 25% e 18% em áreas úmidas e

secas, respectivamente. Plantas de FMA em áreas úmidas têm 35% mais biomassa de raízes do que plantas de controle, enquanto em áreas secas as plantas tratadas tiveram 26% mais biomassa de raízes do que plantas de controle.

Tabela 3 Biometria de *Cenostigma microphyllum* sob dois tratamentos (controle vs. plantas de FMA) cultivadas em duas áreas em condições de campo em Floresta Tropical Seca (úmida vs. seca) por dois anos, a partir de transplante de mudas cinco meses depois. a germinação. As médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre as amostras pré-inoculadas e controle nas diferentes zonas de acordo com o teste de Newman-Keuls. $P < 0,05$, $n = 10 (\pm EP)$.

Área	Úmida			Seca		
Tratamento	Controle	FMA	%	Controle	FMA	%
Altura (cm)	14,75±1,40 bc	19,30±0,9 a	24 ↑	11,91±0,62 c	16,11±1,33 ab	27 ↑
Diâmetro do caule (mm)	3,77±0,27 b	4,95±0,24 a	24 ↑	2,00±0,16 c	3,38±0,29 b	41 ↑
Diâmetro da raiz (mm)	4,89±0,38 b	6,49±0,2 a	25 ↑	4,55±0,1 b	5,58±0,35 b	18 ↑
Peso da raiz (g)	13,44±1,38 b	20,82±0,28 a	35 ↑	8,85±0,21 d	11,98±1,19 c	26 ↑

Discussão

Os resultados sugerem que plantas de *C. microphyllum* apresentam aumento de biomassa, condutância estomática e teor de fósforo quando inoculadas com FMA. O rápido ganho de biomassa em mudas de espécies lenhosas é provavelmente o maior desafio na recuperação de áreas desmatadas por FTSS. O presente estudo encontrou resultados diferentes dois anos após

o transplante em comparação aos resultados do primeiro ano publicados anteriormente. Todas as características estruturais da planta mudaram sob as condições do estudo (Fig. 6).

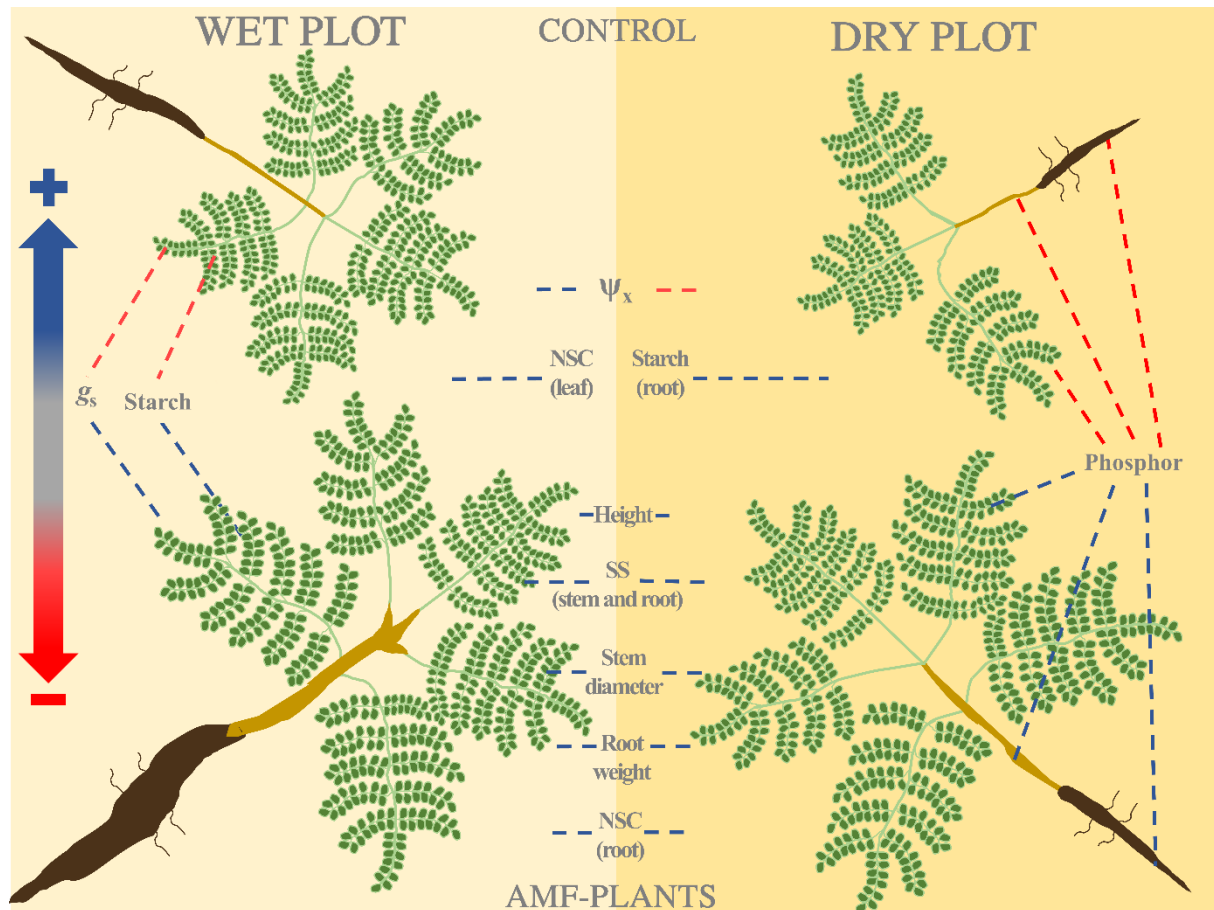


Fig. 6 Principais características que suportam o desempenho de *Cenostigma microphyllum* sob dois tratamentos (controle vs. plantas de FMAs) em duas áreas (úmida vs. seca) sob condições de campo em uma floresta tropical seca após 2 anos.

Em um cenário de regiões tropicais, onde as mudanças nos padrões de chuva são vistas como um forte filtro ambiental e as previsões para este século já são uma realidade (Allen et al. 2017; Pennington et al. 2018; Sfair et al. 2018), especialmente em ambientes semiáridos (IPCC 2021), estudos como este podem auxiliar estrategicamente na recuperação de áreas desmatadas (Bustamante et al. 2019). A restrição de recursos naturais, como a água, pode limitar o crescimento e desenvolvimento das plantas, levando-as a estabelecer simbiose com

microrganismos presentes no solo (Bahadur et al. 2019; Pereira et al. 2020). Antes deste estudo, nosso grupo observou plantas um ano após o transplante e revelou que as plantas de controle naturalmente infectam e mantêm relações simbióticas com FMA, incluindo plantas inoculadas manualmente, pois ambos os tratamentos exibem estruturas fúngicas como vesículas, hifas e micélios nos tecidos radiculares. Pereira et al. 2021). Isso sugere que os FTS expressam uma aptidão nativa para relações simbióticas (Pereira et al. 2020). No entanto, não está claro se o investimento na inoculação de mudas antes do transplante em campo traria benefícios a longo prazo, uma vez que a simbiose é uma tendência natural nesse ambiente semiárido (Pereira et al. 2020).

O presente estudo mostrou que o tratamento de pré-inoculação (plantas de FMA) antes de submeter as plantas a condições de campo pode proporcionar vantagens a longo prazo para o crescimento das plantas, quando comparadas àquelas que não foram previamente inoculadas (Controle). Isso foi observado em todos os parâmetros de crescimento. Assim, a primeira expectativa (se as plantas de FMA, antes de serem levadas a campo, teriam maior desempenho de crescimento na área seca) foi parcialmente sustentada, não apenas no menor gradiente de precipitação, mas também em ambas as áreas pluviométricas.

As plantas de FMA deste estudo foram capazes de apresentar um aumento nos parâmetros morfofisiológicos, mesmo após serem submetidas a solos ácidos. Solos ácidos são conhecidos por afetar plantas e FMA (Liu et al. 2020). Assim, o crescimento e o desenvolvimento da área radicular podem ser inibidos pela exposição a íons tóxicos, como o alumínio (Al) (Kochian et al. 2004). AMF pode alcançar uma nova estrutura morfológica que afeta a infecção da raiz (Miransari 2014). Embora as consequências da acidez do solo possam diferir entre as espécies de plantas e os FMA, estudos anteriores mostraram que os FMA aliviam o estresse da toxicidade do solo (Alotaibi et al. 2021; Yang et al. 2016). Aqui, mesmo com alumínio presente no solo e plantas FMA de baixo pH, o ganho de biomassa foi mais rápido do que nas plantas controle. Esses resultados reafirmam o efeito da inoculação micorrízica em plantas em florestas secas (Frosi et al. 2016a,b; Pereira et al. 2020).

As trocas gasosas de plantas previamente submetidas à micorrização também podem ser favorecidas pela relação planta-FMA, pois foram capazes de suportar uma condutância estomática aproximadamente 80% maior do que os controles na parcela úmida avaliada neste estudo, o que levaria a uma menor emissão de CO₂ resistência à absorção (Liu et al. 2015). Os FMA estão entre os fungos simbióticos que mantêm associações com os tecidos radiculares das

plantas, o que se reflete em melhores condições sob parâmetros fisiológicos e de crescimento (Allen et al. 2017; Smith e Smith 2011). Sob simbiose, as plantas podem ter um melhor estado hídrico na parte aérea, o que beneficiará a condutância estomática (Frosi et al. 2016b; Liu et al. 2021).

Maior g_s está relacionado à entrada e dinâmica de carbono (Martínez-Vilalta et al. 2016) e pode se beneficiar da relação micorrízica (Wang et al. 2021) ou, como visto neste estudo, é fortemente influenciado pela sazonalidade, especialmente a disponibilidade de água (Signori-Müller et al. 2021). Assim, plantas de FMA apresentam maior teor de amido foliar em áreas com maior precipitação, o que pode sugerir maior assimilação de CO_2 (Santos et al. 2021). O carbono assimilado pode ser armazenado como amido nos cloroplastos ou como sacarose no vacúolo para posterior remobilização (Martínez-Vilalta et al. 2016). Por outro lado, plantas em áreas secas apresentaram maior teor de amido nas raízes, sugerindo uma estratégia diferente talvez de reativação do metabolismo radicular durante um período de recursos favoráveis (Santos et al. 2022). É comum entre plantas lenhosas em regiões semiáridas, e também o acúmulo de NSC nas raízes em condições de baixa disponibilidade hídrica (Santos et al. 2021; 2022). Além disso, as plantas de FMA armazenaram maior teor de SS nos tecidos do caule e da raiz, independentemente da disponibilidade de água no ambiente, do que as plantas controle, indicando que essas plantas podem ter assimilado maior quantidade de CO_2 (Santos et al. 2022).

A relação planta-FMA é baseada na facilitação de recursos como água e nutrientes para a planta, o que é relevante sob baixa disponibilidade hídrica (Zhao et al. 2020), além disso as restrições de recursos podem incentivar o estabelecimento de simbiose (Pereira et al. 2020). Além disso, a rede formada entre raízes por meio de hifas FMA pode beneficiar indivíduos vizinhos a partir da troca de várias moléculas (Simard et al. 2012). A mobilização nutricional entre os órgãos se reflete na estratégia específica da espécie diante das mudanças ambientais. No presente estudo, houve maior exigência de N, P e K nas hastes entre os tratamentos e os anos de estudo, sugerindo que as plantas testemunhas em áreas com maior precipitação apresentaram hábito conservador de uso dos recursos, visando o armazenamento para a seca e subsequente rebrota das folhas na próxima estação chuvosa. As plantas de FMA em áreas secas apresentaram maiores teores de P em todos os tecidos medidos. Os benefícios do aumento da disponibilidade de P em espécies lenhosas semiáridas em simbiose foram demonstrados em estudos anteriores (Frosi et al. 2016a,b).

Este estudo de mudas lenhosas em condições de campo em uma região semiárida nos trouxe outra novidade, ainda não encontrada em estudos anteriores em condições controladas. Outra expectativa inicial era que as plantas de FMA teriam melhor absorção de NPK e carbono (Frosi et al. 2016b) e, assim, poderiam reduzir o custo de construção foliar em áreas secas quando comparadas às plantas controle (Barros et al. 2018). Como *C. microphyllum* é uma espécie decídua que passa toda a estação seca sem folhas, espera-se um baixo investimento neste tecido; folhas que entrarão em senescência rapidamente, ou seja, uma vida de folha curta não deve ter um aparato de defesa robusto, indicando um hábito foliar estrategicamente aquisitivo (Westoby et al. 2002; Yang et al. 2016). Em contraste, o custo da folha é fortemente determinado pelas características químicas das folhas, que, quando têm uma longa vida útil, são essencialmente caras; pois além do alto custo da glicose para sua construção, demandam investimento em substâncias de proteção metabólica (Westoby et al. 2002), representando espécies de hábito conservador. A construção de folhas baratas com tecidos moles caracteriza um hábito aquisitivo, que seria estratégico em FTSS devido à abscisão foliar durante a estação seca. Ao contrário de um estudo anterior com mudas de espécies lenhosas em condições controladas, os tratamentos relacionados a FMAs não reduziram o custo das folhas (Barros et al. 2018). Falcão et al. (2017) não encontraram correlação entre custo foliar e precipitação em *Cenostigma* spp. em condições de campo. No entanto, o custo foliar de *C. microphyllum* não diferiu entre áreas, tratamentos ou anos, o que é favorável para esta espécie ao sinalizar estabilidade. As plantas FMA têm incrementos em seus parâmetros biométricos; além disso, essas plantas apresentam maior potencial hídrico e g_s do que as testemunhas. Esse comportamento sugere que essas plantas possuem o mesmo custo folha que as plantas controle, mas apresentam maior eficiência energética dos recursos adquiridos.

Conclusão

Este estudo mostrou que inocular plantas de *C. microphyllum* com FMA antes de serem submetidas a condições de campo foi benéfica. Assim, encorajar a relação simbiótica nos estágios iniciais de crescimento proporciona melhores habilidades de sobrevivência às plantas do que as plantas micorrízicas de ocorrência natural, como mostrado em um estudo de um ano de plantas transplantadas por Pereira et al. (2021). As plantas tratadas apresentaram melhores características fisiológicas, como aumento do potencial hídrico, condutância estomática e características biométricas e nutricionais (incluindo maiores teores de P nos tecidos vegetais). Consequentemente, as plantas de FMA fizeram uso mais eficiente dos recursos ambientais do que as plantas de controle.

467

468 **Reconhecimentos**

469 H. O. agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)
 470 pela bolsa e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)
 471 (CAPES - 001). Os autores agradecem a Pieter Vranckx e OmniVerdi® pelo apoio ao
 472 desenvolvimento da técnica de cultivo e plantio, bem como à Rede de Sementes do Projeto de
 473 Integração do São Francisco – Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental
 474 (NEMA/UNIVASF) pelo fornecimento de sementes da espécie *Cenostigma microphyllum*
 475 usadas neste estudo. Este trabalho foi financiado pelo CNPq (PELD 403770/2012-2) e
 476 Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE-
 477 APQ/Pronem – 0336-2.03/14). M.G.S. agradece ao CNPq pelas bolsas de produtividade.

478

479 **Referências**

- 480 Allen K, Dupuy JM, Gei MG, Hulshof C, Medvigy D, Pizano C, Salgado-Negret B et al (2017)
 481 Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall
 482 regimes? Environmental Research Letters 12 (2): 023001. [https://doi.org/10.1088/1748-](https://doi.org/10.1088/1748-9326/AA5968)
 483 [9326/AA5968](https://doi.org/10.1088/1748-9326/AA5968).
- 484 Alotaibi, MO, Saleh AM, Sobrinho RL, Sheteiwy MS, El-sawah AM, Mohammed AE,
 485 Abdelgawad H (2021) Arbuscular mycorrhizae mitigate aluminum toxicity and regulate
 486 proline metabolism in plants grown in acidic soil. Journal of Fungi 7 (7).
 487 <https://doi.org/10.3390/jof7070531>.
- 488 Augé RM, Moore JL, Sylvia DM, Cho K (2004) Mycorrhizal promotion of host stomatal
 489 conductance in relation to irradiance and temperature. Mycorrhiza 14 (2): 85–92.
 490 <https://doi.org/10.1007/S00572-003-0241-X/FIGURES/5>.
- 491 Augé RM, Toler HD, Saxton AM (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal
 492 conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a
 493 meta-analysis. Mycorrhiza 25 (1): 13–24. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0585-4>.
- 494 Bahadur A, Batool A, Nasir F, Jiang S, Mingsen Q, Zhang Q, Pan J, Liu Y, Feng H (2019)

- 495 Mechanistic Insights into Arbuscular Mycorrhizal Fungi-Mediated Drought Stress
 496 Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences* Vol. 20, Page 4199 20
 497 (17): 4199. <https://doi.org/10.3390/IJMS20174199>.
- 498 Barros V, Frosi G, Santos M, Ramos DG, Falcão HM, Santos MG (2018) Arbuscular
 499 mycorrhizal fungi improve photosynthetic energy use efficiency and decrease foliar
 500 construction cost under recurrent water deficit in woody evergreen species. *Plant*
 501 *Physiology and Biochemistry* 127 (june): 469–77.
 502 <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.04.016>.
- 503 Bown HE, Watt MS, Clinton PW, Mason EG (2010) Influence of ammonium and nitrate supply
 504 on growth, dry matter partitioning, N uptake and photosynthetic capacity of *Pinus radiata*
 505 seedlings. *Trees - Structure and Function* 24 (6): 1097–1107.
 506 <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0482-1>.
- 507 Bustamante MMC, Silva JS, Scariot A, Sampaio AB, Mascia DL, Garcia E, Sano E et al. (2019)
 508 Ecological restoration as a strategy for mitigating and adapting to climate change: lessons
 509 and challenges from Brazil. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 24
 510 (7): 1249–70. <https://doi.org/10.1007/s11027-018-9837-5>.
- 511 Campbell G, Norman J (1988) *Introduction to environmental biophysics.* Second Edi.
 512 https://books.google.com/books/about/An_Introduction_to_Environmental_Biophys.htm
 513 [l?hl=pt-BR&id=v6UpE6lThCwC](https://books.google.com/books/about/An_Introduction_to_Environmental_Biophys.htm?hl=pt-BR&id=v6UpE6lThCwC).
- 514 Chazdon RL (2003) Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural
 515 disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6 (1–2): 51–71.
 516 <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>.
- 517 Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR., Duursma RA, Lopez R, Medlyn BE (2018) Triggers of
 518 tree mortality under drought. *Nature*, 558, 531–539. [https://doi.org/10.1038/s41586-018-](https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x)
 519 [0240-x](https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x).
- 520 DuBois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (2002) Colorimetric Method for
 521 Determination of Sugars and Related Substances. *Microbial cell factories* 8: 59.
 522 <https://doi.org/10.1021/AC60111A017>.
- 523 Embrapa (1997). <https://www.embrapa.br>. Accessed February 20, 2022.

- 524 Falcão HM, Medeiros CD, Almeida-Cortez J, Santos MG (2017) Leaf construction cost is
525 related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian
526 tropical dry forest. *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 29 (2): 95–108.
527 <https://doi.org/10.1007/S40626-017-0087-9>.
- 528 Frosi G, Barros VA, Oliveira MT, Cavalcante UMT, Maia LC, Santos MG (2016a) Increase in
529 biomass of two woody species from a seasonal dry tropical forest in association with AMF
530 with different phosphorus levels. *Applied Soil Ecology* 102 (june): 46–52.
- 531 Frosi G, Barros VA, Oliveira MT, Santos M, Ramos DG, Maia LC, Santos MG (2016b)
532 Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species
533 from seasonal dry tropical forest. *Journal of Plant Physiology* 207 (december): 84–93.
534 <https://doi.org/10.1016/J.JPLPH.2016.11.002>.
- 535 Furze ME, Trumbore S, Hartmann H (2018) Detours on the phloem sugar highway: stem carbon
536 storage and remobilization. *Current Opinion in Plant Biology* 43 (june): 89–95.
537 <https://doi.org/10.1016/J.PBI.2018.02.005>.
- 538 Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC (2021) Bulletin of the Chinese Academy
539 of Sciences 34 (2): F0003–F0003. <https://doi.org/10.3724/sp.j.7103161536>.
- 540 Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros MA (2004) How do crop plants tolerate acid soils?
541 Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant*
542 *Biology* 55: 459–93. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655>.
- 543 Lambers H (2021) Phosphorus Acquisition and Utilization in Plants.
544 <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102720>.
- 545 Li F, Yang Q, Zan Q, Tam NFY, Shin PKS, Vrijmoed LLP, Cheung SG (2011) Differences in
546 leaf construction cost between alien and native mangrove species in Futian, Shenzhen,
547 China: Implications for invasiveness of alien species. *Marine Pollution Bulletin* 62 (9):
548 1957–62. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.06.032>.
- 549 Liu L, Li D, Ma Y, Shen H, Zhao S, Wang Y (2021) Combined Application of Arbuscular
550 Mycorrhizal Fungi and Exogenous Melatonin Alleviates Drought Stress and Improves
551 Plant Growth in Tobacco Seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation* 40 (3): 1074–87.
552 <https://doi.org/10.1007/S00344-020-10165-6>.

- 553 Liu T, Sheng M, Wang CY, Chen H, Li Z, Tang M (2015) Impact of arbuscular mycorrhizal
554 fungi on the growth, water status, and photosynthesis of hybrid poplar under drought stress
555 and recovery. *Photosynthetica* 2015 53:2 53 (2): 250–58. [https://doi.org/10.1007/S11099-](https://doi.org/10.1007/S11099-015-0100-Y)
556 015-0100-Y.
- 557 Liu X, Feng Z, Zhao Z, Zhu H, Yao Q (2020) Acidic soil inhibits the functionality of arbuscular
558 mycorrhizal fungi by reducing arbuscule formation in tomato roots. *Soil Science and Plant*
559 *Nutrition* 66 (2): 275–84. <https://doi.org/10.1080/00380768.2020.1721320>.
- 560 Marengo JA, Bernasconie M (2015) Regional differences in aridity/drought conditions over
561 Northeast Brazil: present state and future projections. *Climatic Change* 129 (1–2): 103–
562 15. <https://doi.org/10.1007/S10584-014-1310-1>.
- 563 Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper FI, Lloret F (2016)
564 Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis.
565 *Ecological Monographs* 86 (4): 495–516. <https://doi.org/10.1002/ECM.1231>.
- 566 McCutcheon JP, Lekberg Y (2019) Symbiosis: Fungi as Shrewd Trade Negotiators. *Current*
567 *Biology* 29 (12): R570–72. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2019.05.002>.
- 568 Miransari M (2014) Use of microbes for the alleviation of soil stresses, volume 1. Use of
569 Microbes for the Alleviation of Soil Stresses, Volume 1 1: 1–162.
570 <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9466-9>.
- 571 Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of
572 phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27 (C): 31–36.
573 [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5).
- 574 Paterno GB, Siqueira-Filho JA, Ganade G (2016) Species-specific facilitation, ontogenetic
575 shifts and consequences for plant community succession. *Journal of Vegetation Science*
576 27 (3): 606–15. <https://doi.org/10.1111/JVS.12382>.
- 577 Penn CJ, Camberato JJ (2019) A Critical Review on Soil Chemical Processes that Control How
578 Soil pH Affects Phosphorus Availability to Plants.
579 <https://doi.org/10.3390/agriculture9060120>.
- 580 Pennington RT, Lehmann CER, Rowland LM (2018) Tropical savannas and dry forests.

- 581 Current Biology 28 (9): R541–45. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2018.03.014>.
- 582 Pereira S, Leal IR, Tabarelli M, Santos MG (2020) Intense mycorrhizal root colonization in a
583 human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management*
584 462 (abril): 117970. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2020.117970>.
- 585 Pereira S, Santos M, Leal I, Tabarelli M, Santos MG (2021) Arbuscular mycorrhizal inoculation
586 increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in a
587 seasonally dry tropical forest”. *Forest Ecology and Management* 492 (june): 119213.
588 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119213>.
- 589 Pugnaire FI, Armas C, Maestre FT (2011) Positive plant interactions in the Iberian Southeast:
590 Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid*
591 *Environments* 75 (12): 1310–20. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2011.01.016>.
- 592 Quentin AG, Pinkard EA, Ryan MG, Tissue DT, Baggett LS, Adams HD et al. (2015) Non-
593 structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. *Tree Physiology*,
594 35 (11): 1146–1165. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv073>.
- 595 Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT, Leal IR, Tabarelli M (2017) Precipitation mediates
596 the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*
597 105 (3): 828–38. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>.
- 598 Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M (2011) Caatinga: The
599 Scientific Negligence Experienced by a Dry Tropical Forest. *Tropical Conservation*
600 *Science*. <https://doi.org/10.1177/194008291100400306>.
- 601 Santos M, Barros V, Lima L, Frosi G., Santos MG (2021) Whole plant water status and non-
602 structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody
603 species. *Trees*, 35, 1257–1266. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02113-y>.
- 604 Santos M, Nicodemos J, Santos MG (2022) Dynamics of nonstructural carbohydrates in a
605 deciduous woody species from tropical dry forests under recurrent water deficit.
606 *Physiologia Plantarum*. <https://doi.org/10.1111/ppl.13632>.
- 607 Santos MG, Oliveira MT, Figueiredo KV, Falcão HM, Arruda ECP, Almeida-Cortez J,
608 Sampaio EVSB et al. (2014) Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: Can it tolerate

- 609 climate changes? Theoretical and Experimental Plant Physiology 26 (1): 83–99.
610 <https://doi.org/10.1007/S40626-014-0008-0>.
- 611 Sfair JC, Bello F, Frana TQ, Baldauf C, Tabarelli M (2018) Chronic human disturbance affects
612 plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. Environmental Research Letters
613 13 (2): 025005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/AA9F5E>.
- 614 Signori-Müller C, Oliveira RS, Barros FV, Tavares JV, Gilpin M, Diniz FC, Zevallos MJM et
615 al. (2021) Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon
616 forests. Nature Communications 12 (1): 1–9. [https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-](https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-8)
617 8.
- 618 Silva IR, Mello CMA, Ferreira-Neto RA, Silva DKA, Melo AL, Oehl F, Maia LC (2014)
619 Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along an environmental gradient in the Brazilian
620 semiarid. Applied Soil Ecology 84: 166–75. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.07.008>.
- 621 Simard SW, Beiler KJ, Bingham MA, Deslippe JR, Philip LJ, Teste FP (2012) Mycorrhizal
622 networks: Mechanisms, ecology and modelling. Fungal Biology Reviews 26 (January):
623 39-60. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.01.001>.
- 624 Smith SE, Facelli E, Pope S, Smith FA (2010) Plant performance in stressful environments:
625 Interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. Plant
626 and Soil 326 (1): 3–20. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9981-5>.
- 627 Smith SE, Smith FA (2011) Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth:
628 New Paradigms from Cellular to Ecosystem Scales. Annual review of plant biology.
629 <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846>.
- 630 Tawarayama K, Naito M, Wagatsuma T (2006) Solubilization of Insoluble Inorganic Phosphate
631 by Hyphal Exudates of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Solubilization of Insoluble
632 Inorganic Phosphate by Hyphal Exudates of Arbuscular Mycorrhizal Fungi 4167.
633 <https://doi.org/10.1080/01904160600564428>.
- 634 Thomas RL, Sheard RW, Moyer JR (1967) Comparison of Conventional and Automated
635 Procedures for Nitrogen, Phosphorus, and Potassium Analysis of Plant Material Using a
636 Single Digestion1. Agronomy Journal 59 (3): 240–43.
637 <https://doi.org/10.2134/agronj1967.00021962005900030010x>.

- 638 Villar R, Merino J (2001) Comparison of leaf construction costs in woody species with differing
 639 leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151 (1): 213–26.
 640 <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00147.x>.
- 641 Walker DJ, Black CR, Miller AJ (1998) The Role of Cytosolic Potassium and pH in the Growth
 642 of Barley Roots. *Plant Physiology* 118 (3): 957–64. <https://doi.org/10.1104/PP.118.3.957>.
- 643 Wang J, Zhang H, Gao J, Zhang Y, Liu Y, Tang M (2021) Effects of ectomycorrhizal fungi
 644 (*Suillus variegatus*) on the growth, hydraulic function, and non-structural carbohydrates
 645 of *Pinus tabulaeformis* under drought stress. *BMC Plant Biology* 21 (1): 1–13.
 646 <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02945-3>.
- 647 Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant Ecological Strategies:
 648 Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review Ecology*
 649 *System* 33 (November): 125–59.
 650 <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452> 33.
- 651 Williams KF, Merino PJ, Mooney HA (1987) Estimation of Tissue Construction Cost from
 652 Heat of Combustion and Organic Nitrogen Content. *Plant, Cell & Environment* 10 (9):
 653 725–34. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11604754>.
- 654 Yan Z, Li P, Chen Y, Han W, Fang J (2016) Nutrient allocation strategies of woody plants: an
 655 approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves.
 656 *Scientific Reports* 2016 6:1 6 (1): 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep20099>.
- 657 Zhang J, He N, Liu C, Xu L, Yu Q, Yu G (2018) Allocation strategies for nitrogen and
 658 phosphorus in forest plants. *Oikos* 127 (10): 1506–14. <https://doi.org/10.1111/OIK.05517>.
- 659 Zhao N, Yu G, Wang Q, Wang R, Zhang J, Liu C, He N (2020) Conservative allocation strategy
 660 of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of*
 661 *Ecology* 108 (1): 267–78. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13256>.
- 662

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estratégias ecológicas visando o câmbio de recursos é a principal relação entre plantas e FMA. Fundamentando-se na cooperação que promova melhor estabelecimento, crescimento e sobrevivência dos envolvidos.

Após um ano da exposição ao FMA as plantas exibem mais rápida recuperação ao estresse hídrico e após dois anos melhores característica morfofisiológicas, uso mais eficiente dos recursos e isso reflete num melhor estabelecimento em área de sucessão. As áreas de sucessão em questão possuem vestígios de perturbações antropogênicas crônicas e que são constantemente submetidas a transformações nos padrões de temperatura e teores pluviométricos, em função das mudanças climáticas.

Desta forma são necessárias mais pesquisas relacionadas a estratégias de engenharia ecológicas que forneçam bases estruturais para meios sustentáveis que visem o resgate da biodiversidade na Caatinga.

REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D. D. et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. **Oecologia**, v. 130, n. 3, p. 449–457, 2002.
- ALLEN, K. et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, 3 fev. 2017.
- ALLEN, M. F. Linking water and nutrients through the vadose zone: A fungal interface between the soil and plant systems. **Journal of Arid Land**, v. 3, n. 3, p. 155–163, 2011.
- AUGÉ, R. M. et al. Mycorrhizal promotion of host stomatal conductance in relation to irradiance and temperature. **Mycorrhiza**, v. 14, n. 2, p. 85–92, 13 abr. 2004.
- AUGÉ, R. M. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. <https://doi.org/10.4141/S04-002>, v. 84, n. 4, p. 373–381, 2011.
- AUGÉ, R. M.; TOLER, H. D.; SAXTON, A. M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. **Mycorrhiza**, v. 25, n. 1, p. 13–24, 2015.
- AUGÉ, R. M.; TOLER, H. D.; SAXTON, A. M. Mycorrhizal stimulation of leaf gas exchange in relation to root colonization, shoot size, leaf phosphorus and nitrogen: A quantitative analysis of the literature using meta-regression. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. JULY2016, p. 1084, 29 jul. 2016.
- BAHADUR, A. et al. Mechanistic Insights into Arbuscular Mycorrhizal Fungi-Mediated Drought Stress Tolerance in Plants. **International Journal of Molecular Sciences** 2019, Vol. 20, Page 4199, v. 20, n. 17, p. 4199, 27 ago. 2019.
- BARROS, V. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi improve photosynthetic energy use efficiency and decrease foliar construction cost under recurrent water deficit in woody evergreen species. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 127, p. 469–477, 1 jun. 2018.
- BARTLETT, M. K.; DETTO, M.; PACALA, S. W. Predicting shifts in the functional composition of tropical forests under increased drought and CO₂ from trade-offs among plant hydraulic traits. **Ecology Letters**, v. 22, n. 1, p. 67–77, 1 jan. 2019.
- BONFANTE-FASOLO, P.; GRIPPIOLO, R. Cytochemical and Biochemical Observations on the Cell Wall of the Spore of *Glomus epigaeum*. **Protoplasma**, v. 123, p. 140–151, 1984.
- BRUNDRETT, M. C.; TEDERSOO, L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. **New Phytologist**, v. 220, n. 4, p. 1108–1115, 1 dez. 2018.
- CAMPO, J.; MERINO, A. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. **Global Change Biology**, v. 22, n. 5, p. 1942–1956, 1 maio 2016.

CARRENHO, R.; DE CESARO KRZYZANSKI, H. The effect of climate change on mycorrhizae. **Climate Change and Soil Interactions**, p. 555–581, 1 jan. 2020.

CASTUERA-OLIVEIRA, L.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T.; EISENLOHR, P. V. Emerging hotspots of tree richness in Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 1, p. 117–134, 2020.

CHEN, J. et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates salt stress in black locust through improved photosynthesis, water status, and K⁺/Na⁺ homeostasis. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1739, 10 out. 2017.

CIAMPITTI, I. A.; VYN, T. J. Field Crops Research Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies : A review. **Field Crops Research**, v. 133, p. 48–67, 2012.

D'ODORICO, P. et al. Global virtual water trade and the hydrological cycle: patterns, drivers, and socio-environmental impacts. **Environmental Research Letters**, v. 14, n. 5, p. 053001, 26 abr. 2019.

DA SILVA, T. G. F. et al. Soil properties and microclimate of two predominant landscapes in the Brazilian semiarid region: Comparison between a seasonally dry tropical forest and a deforested area. **Soil and Tillage Research**, v. 207, p. 104852, 1 mar. 2021.

DE ALBERGARIA, E. T.; DE OLIVEIRA, A. F. M.; ALBUQUERQUE, U. P. Effect of rainfall and soil fertility on total phenol and tannin contents in *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G. Don) E. Gagnon & G.P. Lewis (Fabaceae). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 43, n. 4, 1 abr. 2021.

DIETZE, M. C. et al. Nonstructural Carbon in Woody Plants. <http://dx-doi.ez19.periodicos.capes.gov.br/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>, v. 65, p. 667–687, 29 abr. 2014.

DINPASHOH, Y. et al. Impact of climate change on potential evapotranspiration (case study: west and NW of Iran). **Theoretical and Applied Climatology**, v. 136, n. 1–2, p. 185–201, 12 abr. 2019.

DOS PASSOS, J. H. et al. Arbuscular Mycorrhizal Fungal Community Structure in the Rhizosphere of Three Plant Species of Crystalline and Sedimentary Areas in the Brazilian Dry Forest. **Microbial Ecology**, v. 82, n. 1, p. 104–121, 1 jul. 2021.

DOVRAT, G.; SHEFFER, E. Symbiotic dinitrogen fixation is seasonal and strongly regulated in water-limited environments. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 1866–1877, 1 mar. 2019.

EAGLESON, P. S. Ecological optimality in water-limited natural soil-vegetation systems: 1. Theory and hypothesis. **Water Resources Research**, v. 18, n. 2, p. 325–340, 1 abr. 1982.

ELSER, J. J. et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. **Ecology Letters**, v.

3, n. 6, p. 540–550, 2000.

EVELIN, H. et al. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: Current understanding and new challenges. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 470, 22 mar. 2019.

FALCÃO, H. M. et al. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, v. 340, p. 62–69, 2015.

Flora do Brasil - *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G.Don) Gagnon & G.P.Lewis. Disponível em:

<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/FichaPublicaTaxonUC/FichaPublicaTaxonUC.do?id=FB605752>>. Acesso em: 9 ago. 2021.

FROSI, G. et al. Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. **Journal of Plant Physiology**, v. 207, p. 84–93, 1 dez. 2016.

FURZE, M. E.; TRUMBORE, S.; HARTMANN, H. Detours on the phloem sugar highway: stem carbon storage and remobilization. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 43, p. 89–95, 1 jun. 2018.

GOMES, S. E. V. et al. Influence of current and future climate on the seed germination of *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G. Don) E. Gagnon & G. P. Lewis. **Folia Geobotanica**, v. 54, n. 1–2, p. 19–28, 1 jun. 2019.

HARRIS-VALLE, C. et al. Physiological response of *Cucurbita pepo* var. *pepo* mycorrhized by Sonoran desert native arbuscular fungi to drought and salinity stresses. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 49, n. 1, p. 45–53, 1 jan. 2018.

HASNAT, G. N. T.; HOSSAIN, M. K. Global Overview of Tropical Dry Forests. n. May, p. 1–23, 2019.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE - IPCC (2021) Bulletin of the Chinese Academy of Sciences 34 (2): F0003–F0003. <https://doi.org/10.3724/sp.j.7103161536>.

JORDAN-MEILLE, L.; PELLERIN, S. Leaf area establishment of a maize (*Zea*). **Plant and Soil**, p. 75–92, 2004.

JUNTAHUM, S. et al. Impact of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth and Productivity of Sugarcane Under Field Conditions. **Sugar Tech**, v. 22, n. 3, p. 451–459, 1 jun. 2020.

KATUWAL, K. B.; XIAO, B.; JESPERSEN, D. Physiological responses and tolerance mechanisms of seashore paspalum and centipedegrass exposed to osmotic and iso-osmotic salt stresses. **Journal of Plant Physiology**, v. 248, p. 153154, 1 maio 2020.

- KIKUZAWA, K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. **American Naturalist**, v. 138, n. 5, p. 1250–1263, 1991.
- KOCH, K. Sucrose metabolism: Regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 7, n. 3, p. 235–246, 2004.
- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y. et al. Testing the environmental filtering concept in global drylands. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 4, p. 1058–1069, 2017.
- LIU, L. et al. Combined Application of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Exogenous Melatonin Alleviates Drought Stress and Improves Plant Growth in Tobacco Seedlings. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 40, n. 3, p. 1074–1087, 1 jun. 2021.
- LLOYD, J. R.; KOSSMANN, J. Transitory and storage starch metabolism: two sides of the same coin? **Current Opinion in Biotechnology**, v. 32, p. 143–148, 1 abr. 2015.
- LÜ, L.-H.; ZOU, Y.-N.; WU, Q.-S. Relationship Between Arbuscular Mycorrhizas and Plant Growth: Improvement or Depression? p. 451–464, 2018.
- LYNCH, J.; LÄUCHLI, A. Potassium transport in salt-stressed barley roots. **Planta**, v. 161, n. 4, p. 295–301, 1984.
- MALHOTRA, H. et al. Phosphorus Nutrition: Plant Growth in Response to Deficiency and Excess. **Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance**, p. 171–190, 20 ago. 2018.
- MANAGEMENT, C. Phosphorus : Plant Nutrition. 2005.
- MARINO, G.; AQIL, M.; SHIPLEY, B. The leaf economics spectrum and the prediction of photosynthetic light–response curves. **Functional Ecology**, v. 24, n. 2, p. 263–272, 1 abr. 2010.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J. et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 4, p. 495–516, 1 nov. 2016.
- MCCUTCHEON, J. P.; LEKBERG, Y. Symbiosis: Fungi as Shrewd Trade Negotiators. **Current Biology**, v. 29, n. 12, p. R570–R572, 17 jun. 2019.
- MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 37, n. 5, p. 634–663, 1 set. 2013.
- MICKKY, B. M.; ABBAS, M. A.; EL-SHHABY, O. A. Alterations in photosynthetic capacity and morpho-histological features of leaf in alfalfa plants subjected to water deficit-stress in different soil types. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 23, n. 3, p. 426–443, 1 set. 2018.
- MUSYOKA, D. M. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and Bradyrhizobium co-inoculation enhances nitrogen fixation and growth of green grams (*Vigna radiata* L.) under water stress. **Journal of Plant Nutrition**, v. 43, n. 7, p. 1036–1047, 2020.

- PATERNO, G. B.; FILHO, J. A. S.; GANADE, G. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 606–615, 1 maio 2016.
- PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R.; ROWLAND, L. M. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, v. 28, n. 9, p. R541–R545, 7 maio 2018.
- PEREIRA, S. et al. Intense mycorrhizal root colonization in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 462, p. 117970, 15 abr. 2020.
- PEREIRA, S. et al. Arbuscular mycorrhizal inoculation increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in a seasonally dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 492, 15 jul. 2021.
- PINHO, B. X. et al. Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 40, p. 1–11, 1 nov. 2019.
- POORTER, L.; BONGERS, F. LEAF TRAITS ARE GOOD PREDICTORS OF PLANT PERFORMANCE ACROSS 53 RAIN FOREST SPECIES. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.
- PUGNAIRE, F. I.; HAASE, P.; PUIGDEFÁBREGAS, J. Facilitation between Higher Plant Species in a Semiarid Environment. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1420–1426, 1 jul. 1996.
- RAMÍREZ-VALIENTE, J. A.; CAVENDER-BARES, J. Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). **Tree physiology**, v. 37, n. 7, p. 889–901, 2017.
- REICH, P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 1 mar. 2014.
- REMKE, M. J. et al. Sympatric pairings of dryland grass populations, mycorrhizal fungi and associated soil biota enhance mutualism and ameliorate drought stress. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 3, p. 1210–1223, 1 mar. 2021.
- RIVERA, A.; BRAVO, C.; BUOB, G. **Climate Change and Land Ice**. 2017.
- ROSADO, L. R. et al. Near infrared spectroscopy: rapid and accurate analytical tool for prediction of non-structural carbohydrates in wood. **CERNE**, v. 25, n. 1, p. 84–92, 20 maio 2019.
- SECCHI, F.; ZWIENIECKI, M. A. Accumulation of sugars in the xylem apoplast observed under water stress conditions is controlled by xylem pH. **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 11, p. 2350–2360, 1 nov. 2016.
- SIGNORI-MÜLLER, C. et al. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 1–9, 2021.

SMITH, S. E. et al. Plant performance in stressful environments: Interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. **Plant and Soil**, v. 326, n. 1, p. 3–20, 19 jan. 2010.

SMITH, S. E.; SMITH, F. A. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth: New Paradigms from Cellular to Ecosystem Scales. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846>, v. 62, p. 227–250, 28 abr. 2011.

SOUDEN, S. et al. Water relations, photosynthesis, xylem embolism and accumulation of carbohydrates and cyclitols in two Eucalyptus species (*E. camaldulensis* and *E. torquata*) subjected to dehydration–rehydration cycle. **Trees** **2020** **34:6**, v. 34, n. 6, p. 1439–1452, 1 ago. 2020.

SUSTR, M.; SOUKUP, A.; TYLOVA, E. Potassium in root growth and development. **Plants**, v. 8, n. 10, 2019.

TISARUM, R. et al. Promoting water deficit tolerance and anthocyanin fortification in pigmented rice cultivar (*Oryza sativa* L. subsp. *indica*) using arbuscular mycorrhizal fungi inoculation. **Physiology and Molecular Biology of Plants** **2019** **25:4**, v. 25, n. 4, p. 821–835, 22 mar. 2019.

TOMASELLA, M. et al. The Possible Role of Non-Structural Carbohydrates in the Regulation of Tree Hydraulics. **International Journal of Molecular Sciences** **2020**, Vol. **21**, Page **144**, v. 21, n. 1, p. 144, 24 dez. 2019.

VASCONCELOS, M. W. et al. The Biology of Legumes and Their Agronomic, Economic, and Social Impact. **The Plant Family Fabaceae**, p. 3–25, 2020.

VERSLUES, P. E. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **The Plant Journal**, v. 45, n. 4, p. 523–539, 1 fev. 2006.

WALKER, D. J.; BLACK, C. R.; MILLER, A. J. The Role of Cytosolic Potassium and pH in the Growth of Barley Roots. **Plant Physiology**, v. 118, n. 3, p. 957–964, 1 nov. 1998.

WANG, J. et al. Effects of ectomycorrhizal fungi (*Suillus variegatus*) on the growth, hydraulic function, and non-structural carbohydrates of *Pinus tabulaeformis* under drought stress. **BMC Plant Biology**, v. 21, n. 1, p. 1–13, 1 dez. 2021.

WESTOBY, M. et al. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>, v. 33, p. 125–159, 28 nov. 2003.

WILLIAMS, K. et al. Estimation of Tissue Construction Cost from Heat of Combustion and Organic Nitrogen Content. **Plant, Cell & Environment**, v. 10, n. 9, p. 725–734, 1987.

WOODRUFF, D. R. et al. Linking nonstructural carbohydrate dynamics to gas exchange

and leaf hydraulic behavior in *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 411–421, 1 abr. 2015.

WU, Q. S.; SRIVASTAVA, A. K.; ZOU, Y. N. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. **Scientia Horticulturae**, v. 164, p. 77–87, 17 dez. 2013.

YAN, Z. et al. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. **Scientific Reports** **2016 6:1**, v. 6, n. 1, p. 1–9, 5 fev. 2016.

YAVAŞ, İ. et al. The Positive Influence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Wheat Growth and Physiology under Drought Conditions. **European Journal of Science and Technology**, v. 31, n. 31, p. 409–419, 2021.

ZHANG, N. et al. Change of soil physicochemical properties, bacterial community and aggregation during desertification of grasslands in the Tibetan Plateau. **European Journal of Soil Science**, v. 72, n. 1, p. 274–288, 1 jan. 2021.

ZHAO, N. et al. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 1, p. 267–278, 2020.

ZHU, S. D. et al. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 4, p. 879–891, 1 abr. 2013.

ZIANE, H.; HAMZA, N.; MEDDAD-HAMZA, A. Arbuscular mycorrhizal fungi and fertilization rates optimize tomato (*Solanum lycopersicum* L.) growth and yield in a Mediterranean agroecosystem. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 20, n. 7, p. 454–458, 1 out. 2021.

ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO

Periódico New Forest:

Disponível em: <https://www.springer.com/journal/11056/submission-guidelines>