



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

JOANA SHERYLYN NICODEMOS CORDEIRO

**EFEITOS DE CICLOS RECORRENTES DE SECA NA DINÂMICA DE CARBONO,
RELAÇÕES HÍDRICAS E A INFLUÊNCIA DA FOTOSÍNTESE CORTICULAR EM
UMA ESPÉCIE NATIVA DE FLORESTA SECA**

RECIFE

2024

JOANA SHERYLYN NICODEMOS CORDEIRO

**EFEITOS DE CICLOS RECORRENTES DE SECA NA DINÂMICA DE CARBONO,
RELAÇÕES HÍDRICAS E A INFLUÊNCIA DA FOTOSSÍNTESE CORTICULAR EM
UMA ESPÉCIE NATIVA DE FLORESTA SECA**

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

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientador (a): Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos

RECIFE

2024

Catálogo na Fonte:
Bibliotecária Natália Nascimento, CRB4/1743

Cordeiro, Joana Sherylyn Nicodemos.

Efeitos de ciclos recorrentes de seca na dinâmica de carbono, relações hídricas e a influência da fotossíntese corticular em uma espécie nativa de floresta seca / Recife. – 2024.

61f. : il., fig. tab.

Orientador: Mauro Guida dos Santos.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia vegetal, 2024.

1. Carboidratos. 2. Caule verde. 3. Fotossíntese não foliar - plantas jovens. I. Santos, Mauro Guida dos. (Orient.). II. Título.

JOANA SHERYLYN NICODEMOS CORDEIRO

**EFEITOS DE CICLOS RECORRENTES DE SECA NA DINÂMICA DE CARBONO,
RELAÇÕES HÍDRICAS E A INFLUÊNCIA DA FOTOSSÍNTESE CORTICULAR EM
UMA ESPÉCIE NATIVA DE FLORESTA SECA**

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

Aprovada em 27/02/2024.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos (Orientador)
UFPE

Prof. Dr. Gustavo Maia de Souza (Examinador Externo)
UFPEl

Dra. Camila Dias Barros Medeiros (Examinadora Externa)
Universidade da Califórnia

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por permitir que eu pudesse chegar até aqui e por ter concedido todas as graças necessárias para que eu pudesse alcançar todos os meus objetivos. Em seguida, agradeço profundamente a minha mãe e meu marido, que puderam acompanhar mais de perto toda minha trajetória, por todo apoio e confiança depositada em mim. Agradeço por cada conselho e por toda ajuda nos momentos mais difíceis.

Também gostaria de agradecer a quem não está mais presente entre nós, mas que com certeza estão orgulhosos sobre conclusão de mais uma etapa na minha vida, aos meus avós, meus exemplos de vida, eterna gratidão. Assim como agradeço aos familiares e amigos como um todo, que puderam me acompanhar em todo esse processo e que vibraram e torceram junto comigo todas as conquistas.

Agradeço ao meu professor orientador, Mauro Guida, que me apresentou ao laboratório ao qual faço parte até hoje e que foi responsável pelo meu crescimento acadêmico, esteve sempre disponível no que fosse necessário, obrigada por toda confiança, dedicação e paciência. Assim como agradeço as pessoas do laboratório LFV como um todo, em especial a Adglecianne Melo e Mariana Santos, que estiveram sempre presentes em todos os passos voltados a minha experiência acadêmica, sempre disponíveis para tirar todas as minhas dúvidas e dispostas a me fornecer o melhor conhecimento possível. Agradeço por toda paciência e disponibilidade.

Também agradeço pela oportunidade de ter orientado uma aluna de iniciação científica, Juliana Carvalho, sem dúvidas foi uma experiência única para mim, te agradeço por toda ajuda, dedicação e te parabeno pela pessoa que és. Não poderia deixar de agradecer à universidade como um todo, a qual me proporciona vivenciar todas essas experiências, agradecer por todo conhecimento adquirido, pelos professores que foram essenciais em meu processo de aprendizado e por todos os recursos e espaços cedidos para a realização deste trabalho.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior – Brasil (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa concedida e apoio financeiro para realização do projeto. Assim como agradeço o apoio logístico de instalação do experimento à base de pesquisa do PELD Catimbau (Projeto Ecológico de Longa Duração).

A todos que puderam me acompanhar ao longo dessa trajetória, de uma forma geral, minha sincera gratidão!

RESUMO

Ambientes secos podem exercer forte influência na sobrevivência e distribuição das espécies. Assim, ao longo da evolução, as plantas desenvolveram estratégias a fim de tolerar condições ambientais limitantes através de uma dinâmica de carbono eficiente, capacidade fotossintética em tecido não foliar, assim como capacidade de “memorizar” eventos de estresse prévios. O estudo investigou as estratégias ecofisiológicas adotadas por uma espécie de caule verde, em resposta a ciclos recorrentes de seca. Um experimento controlado foi realizado com plantas jovens da espécie, divididas em quatro tratamentos: controle (CO), controle + exclusão de luz no caule (CE), déficit hídrico (D) e déficit + exclusão de luz no caule (DE) e submetidas a dois ciclos de seca recorrente, intercalados por um período de reidratação. Foram avaliados parâmetros de crescimento, status hídrico, condutância estomática (g_s), atividade fotoquímica, pigmentos fotossintéticos e dosagem de carboidratos não estruturais (CNE). Dentre os parâmetros de crescimento avaliados, apenas o número de folhas foi 3x maior no tratamento CE em comparação com os tratamentos D e DE, durante o primeiro ciclo de seca. O conteúdo hídrico se manteve elevado em todos os tratamentos, mesmo quando a disponibilidade de água no solo reduziu em 90% no tratamento de déficit hídrico em relação ao controle durante o segundo ciclo. As plantas submetidas ao déficit hídrico, no ciclo 1, reduziram a g_s após três dias sem rega em relação ao tratamento controle, enquanto no segundo ciclo, essa redução ocorreu mais tardiamente (após nove dias de suspensão hídrica), indicando uma estratégia de memória ao estresse anterior. Há uma concentração considerável de clorofila *a* no caule, embora mais baixa que a observada na folha, porém os valores de fluorescência da clorofila pouco foram alterados sob déficit hídrico. A concentração de CNE durante o segundo ciclo foi 63% menor nos tratamentos D e DE quando comparados com os tratamentos CO e CE. Em contrapartida, o particionamento desses carboidratos entre os diferentes órgãos não muda durante todo experimento, sendo preferencialmente alocado para caule e raiz. Nossos resultados sugerem que a sobrevivência das plantas sob deficiência hídrica é mantida pela manutenção de um elevado status hídrico, por controle da g_s , redução do número de folhas e redução na biomassa subterrânea. E ainda, que a atividade fotossintética no caule pode ter um papel destacado na tolerância à seca desta espécie, não observado em indivíduos jovens, mas que pode ser destacado sob condições de campo em indivíduos adultos.

Palavras-chave: Carboidratos; Caule verde; Fotossíntese não foliar; Planta jovem.

ABSTRACT

Dry environments can have a strong influence on the survival and distribution of species. Thus, throughout evolution, plants have developed strategies to tolerate limiting environmental conditions through efficient carbon dynamics, photosynthetic capacity in non-leaf tissue, as well as the ability to “memorize” previous stress events. The study investigated the ecophysiological strategies adopted by a green-stemmed species in response to recurring drought cycles. A controlled experiment was carried out with young plants of the species, divided into four treatments: control (CO), control + exclusion of light in the stem (CE), water deficit (D) and deficit + exclusion of light in the stem (DE) and subjected to two cycles of recurrent drought, interspersed with a period of rehydration. Growth parameters, water status, stomatal conductance (g_s), photochemical activity, photosynthetic pigments and dosage of non-structural carbohydrates (NSC) were evaluated. Among the growth parameters evaluated, only the number of leaves was 3x greater in the CE treatment compared to the D and DE treatments, during the first drought cycle. Water content remained high in all treatments, even when water availability in the soil reduced by 90% in the water deficit treatment in relation to the control during the second cycle. Plants subjected to water deficit, in cycle 1, reduced g_s after three days without watering in relation to the control treatment, while in the second cycle, this reduction occurred later (after nine days of water suspension), indicating a memory strategy when previous stress. There is a considerable concentration of chlorophyll a in the stem, although lower than that observed in the leaf, but the chlorophyll fluorescence values were little changed under water deficit. The concentration of NSC during the second cycle was 63% lower in treatments D and DE when compared to treatments CO and CE. On the other hand, the partitioning of these carbohydrates between the different organs does not change throughout the experiment, being preferentially allocated to stem and root. Our results suggest that plant survival under water deficit is maintained by maintaining a high water status, controlling g_s , reducing the number of leaves and reducing underground biomass. Furthermore, photosynthetic activity in the stem may have a prominent role in the drought tolerance of this species, not observed in young individuals, but which can be highlighted under field conditions in adult individuals.

Keywords: Carbohydrates; Green stem; Non-leaf photosynthesis; Young plant.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO - TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E INFLUÊNCIA DO CAULE VERDE EM INDIVÍDUOS JOVENS DE UMA ESPÉCIE DE FLORESTA SECA

- Figura 1 – Desenho esquemático do experimento com os diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão da luz, Déficit e Déficit + Exclusão da luz com os dias das coletas durante todo o experimento. Para os tratamentos com exclusão da luz, os caules principais foram frouxamente cobertos com papel alumínio. Cada coleta foi destrutiva, de forma que as plantas do ciclo 1 não estavam mais presentes no período de reidratação e assim sucessivamente. 49
- Figura 2 – Medidas do conteúdo hídrico relativo (CHR - %) foliar (A-C) e medidas da umidade relativa do solo (URS - %) (D-F) em indivíduos de *C. leptophloeos* submetidos a dois ciclos de seca (ciclo 1 e ciclo 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: CO, CE, D e DE (Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz). 50
- Figura 3 – Medidas do déficit de pressão de vapor (DPV - KPa) durante os dias do experimento (a) e medidas da condutância estomática ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em indivíduos de *C. leptophloeos* submetidos a dois ciclos de seca (ciclo 1 e ciclo 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz ao longo dos dias do experimento (b). Cada ponto representa a média de quatro indivíduos por tratamento ($n = 4 \pm$ erro padrão). 51
- Figura 4 – Quantificação dos pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenoides) de plantas de *C. leptophloeos* durante o primeiro ciclo de seca (A-C) e segundo ciclo de seca (D-F) nos diferentes tratamentos: controle, controle + exclusão, déficit e déficit + exclusão. Os valores representam o valor médio das amostras experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão). 52

- Figura 5 – Razão AST/AMIDO ($\text{g.kg}^{-1}\text{MS}$) entre os órgãos (folha, caule, raiz e raiz secundária) nos diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz durante o ciclo 1 (A-D), período de reidratação (E - H) e ciclo 2 (I - L) em indivíduos de *C. leptophloeos*. 53
- Figura 6 – Concentração total ($\text{g.kg}^{-1}\text{MS}$) e particionamento (%) de CNE entre os órgãos (folha, caule, raiz e raiz secundária) nos diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz durante o ciclo 1 (A), período de reidratação (B) e ciclo 2 (C) em indivíduos de *C. leptophloeos*. 54

LISTA DE TABELAS

ARTIGO - TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E INFLUÊNCIA DO CAULE VERDE EM INDIVÍDUOS JOVENS DE UMA ESPÉCIE DE FLORESTA SECA

- Tabela 1 – Medidas de crescimento: Altura Relativa (altura final – altura inicial), número de folhas e DAS e de biomassa: Parte aérea (PA), parte subterrânea (PS) e razão parte aérea e parte subterrânea (PA/PS) dos indivíduos de *C. leptophloeos* em dois ciclos de seca (ciclo 1 e ciclo 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: controle, controle + exclusão, déficit e déficit + exclusão. 55
- Tabela 2 – Fluorescência da Clorofila *a* durante todo o experimento (ciclo 1, reidratação e ciclo 2). Parâmetros avaliados em quatro indivíduos *de C. leptophloeos* submetidos aos diferentes tratamentos: controle, controle + exclusão, déficit e déficit + exclusão. 57

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AST	Açúcar Solúvel Total
C	Carbono
CO	Controle
CE	Controle + Exclusão de luz no caule
CHR	Conteúdo Hídrico Relativo
CNE	Carboidratos Não Estruturais
D	Déficit
DE	Déficit + Exclusão de luz no caule
DPV	Déficit de Pressão de Vapor
ETR	Electron Transport Rate
FTSS	Florestas Tropicais Sazonalmente Secas
F_v/F_m	Eficiência máxima do fotossistema
F_v'/F_m'	Eficiência efetiva do fotossistema
g_s	Condutância estomática
ME	Máximo Estresse
NPQ	Non-Photochemical Quenching
PSII	Fotossistema II
QP	Quenching Photochemical
URS	Umidade Relativa do Solo

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	14
2.1	DÉFICIT HÍDRICO E CICLOS DE SECA	14
2.1.1	Fenômeno do <i>stress imprint</i>	14
2.2	IMPACTOS DO DÉFICIT HÍDRICO E ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS DE FLORESTA SECA	15
2.3	FOTOSSÍNTESE CORTICULAR	16
2.4	ESPÉCIE MODELO	17
3	OBJETIVOS	18
3.1	GERAL	18
3.2	ESPECÍFICOS	18
4	ARTIGO – TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E INFLUÊNCIA DO CAULE VERDE EM INDIVÍDUOS JOVENS DE UMA ESPÉCIE DE FLORESTA SECA	20
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	37
	REFERÊNCIAS	38
	APÊNDICE A – FOTOS COMPLEMENTARES DO EXPERIMENTO	
	APÊNDICE B – CONTEÚDO HÍDRICO RELATIVO DO CAULE	
	ANEXO A – NORMAS PARA SUBMISSÃO	

1 INTRODUÇÃO

As florestas secas são regiões que apresentam condições capazes de limitar o desenvolvimento e a distribuição de espécies vegetais, visto que a disponibilidade de água é um fator limitante na performance dos indivíduos (Chaves et al 2016). O estresse devido à falta de água afeta as relações hídricas, fazendo com que as plantas alterem seu metabolismo, gerando inicialmente, respostas bioquímicas e fisiológicas (Pimentel 2005, Falcão et al 2015), a fim de minimizar os danos causados pelo déficit hídrico (Nascimento et al 2011). Sendo assim, ao longo da evolução, as espécies desenvolveram uma série de estratégias que puderam conferir uma maior tolerância/sobrevivência frente a esses ambientes com condições limitantes.

Em regiões semiáridas os ciclos de seca são recorrentes, com períodos bem marcados de seca com chuvas intermitentes (Santos et al 2021), e tem sido visto que as plantas guardam “memórias” dos estresses que sofreram, alteram suas respostas fisiológicas e mostram uma maior eficiência na tolerância à seca em estresses futuros (Rivas et al 2013). Entretanto, alguns estudos que observam as respostas das plantas ao déficit hídrico, foram realizados com apenas um único ciclo de seca (Tomasselha et al 2019, Santos et al 2022), o que muitas vezes foge a realidade da planta do semiárido em condição natural. Portanto, entender como se dá o comportamento ecofisiológico das plantas quando expostas a mais de um período de seca torna-se crucial para descrever suas estratégias de tolerância em ambientes secos.

Uma das estratégias mais documentadas adotadas por espécies vegetais nativas de florestas secas é a redução da sua abertura estomática ou até mesmo a queda foliar (caducifolia) a fim de evitar a perda de água para o ambiente (Lima et al 2021). E ainda, algumas espécies apresentam a capacidade de realizar fotossíntese através do caule, considerada uma importante estratégia, visto que a caducifolia é uma característica bem marcante em plantas presentes nessa região (De Roo et al 2020). Nesse sentido, a presença de uma fonte adicional de carbono na planta é crucial para sua sobrevivência, entretanto, não há estudos que evidenciem o real papel dessa característica especialmente em indivíduos jovens.

A presença de um caule fotossintetizante é capaz de auxiliar na captura de CO₂ do ambiente (Ávila et al 2014), assim como desempenha um papel importante na regulação da segurança hidráulica da planta (Simkin et al 2019). E ainda, essa capacidade adicional de realizar fotossíntese pode estar diretamente relacionada com a eficiência na produção de carboidratos. Os açúcares solúveis e amido formam o pool de carboidratos não-estruturais (CNE), que são as reservas de carbono mais importante em árvores decíduas e perenes, e podem ser usados para satisfazer a demanda do metabolismo, defesa e crescimento (Hoch et al 2003).

Esses carboidratos podem desempenhar um papel essencial na tolerância à seca, devido à sua capacidade de agir como moléculas sinalizadoras, protetoras e eliminadoras de espécies reativas de oxigênio (Rolland et al 2006, Regier et al 2009).

Dessa forma, o presente estudo objetivou entender como uma espécie jovem com ampla distribuição na Caatinga, uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca no Brasil, responde ecofisiologicamente a ciclos recorrentes de seca e como a posse da característica de caule verde pode contribuir para maior tolerância e sobrevivência frente a ambientes com condições hídricas limitantes.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 DÉFICIT HÍDRICO E CICLOS DE SECA

A seca é um fenômeno natural complexo, sendo um dos principais fenômenos estudados na literatura devido à intensidade e gravidade de seus impactos nos sistemas florestais (Fu et al 2022, Santos et al 2022). Essa condição é resultante da combinação de fatores, incluindo precipitação, temperatura, demanda e uso da água e umidade do solo (Vicente-Serrano et al 2015). Por esses motivos, a seca é um dos fatores mais limitantes do desenvolvimento vegetal, afetando significativamente sua produtividade sendo uma das principais causas de mortalidade de árvores no mundo (Tang et al 2023), influenciando a distribuição e a diversidade de espécies (Flexas et al 2002, Chaves et al 2016).

A mortalidade de árvores no mundo é um dos efeitos mais evidentes e preocupantes da seca associada às mudanças climáticas, visto que, estudos revelam que as estações secas se tornarão mais longas nos últimos anos (Piper 2011, Santos et al 2021, IPCC 2023). Especialmente em regiões como Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (Marengo et al 2015), através do aumento das temperaturas globais e das alterações nos padrões de precipitação (IPCC 2023), submetendo as plantas a eventos recorrentes e mais intensos de déficit hídrico.

Em FTSS, o regime de chuvas é caracterizado pela alternância entre períodos prolongados de seca, com duração de seis meses ou mais, e períodos de chuva mais intensa, que ocorrem de forma mais rápida e intercalada entre as estações secas (Allen et al 2010). Por isso, na região do semiárido brasileiro, as espécies vegetais experimentam ciclos recorrentes de seca, devido a irregularidade de chuvas e alta evapotranspiração (Santos et al 2014). Nesse sentido, espécies lenhosas nativas de ambientes com forte limitação hídrica têm apresentado estratégias de tolerância e sobrevivência frente à condição limitante de água no solo.

2.1.1 Fenômeno do *stress imprint*

Em resposta às condições ambientais adversas, espécies de plantas adaptadas a FTSS podem desenvolver mecanismos de aclimação denominados de “*stress imprint*” ou “*priming*”. Em ciclos recorrentes de seca, foi observado que as plantas guardam “memórias” dos estresses que sofreram anteriormente (Rivas et al 2013, Mauch-Mani et al 2017). Este *stress imprint* permite que a planta esteja mais tolerante ao estresse na próxima exposição, de forma que

plantas preparadas exibem ativação mais rápida da resposta fisiológica (Conrath et al 2006). Independentemente do futuro da planta, a primeira exposição ao estresse deixará uma marca na planta que afetará como ela responderá a estresses posteriores (Liu et al 2019, Haider et al 2021).

Os mecanismos de *stress imprint* podem ser descritos em diferentes níveis: o nível epigenético, que pode ocorrer através de modificações de DNA e histonas (Schwachtje et al 2019), a nível metabólico, devido a rápida resposta de metabólitos primários tais como os açúcares (Abdallah et al 2017, Tomasella et al 2017, Santos et al 2022), ou a nível fisiológico através da modificação de respostas e estratégias a estresses futuros (Ingram et al 1996, Walling et al 2000, Kreps et al 2002, Tardif et al 2007). Considerando que grande parte do metabolismo é alterado durante um estresse, é sugerido que mudanças persistentes à nível metabólico, induzidas por um estresse, representam uma memória metabólica frente a impactos ambientais (Schwachtje et al 2019).

2.2 IMPACTOS DO DÉFICIT HÍDRICO E ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS DE FLORESTA SECA

O déficit hídrico pode afetar todos os estágios de desenvolvimento de uma planta, podendo comprometer seu crescimento e sobrevivência (Li et al 2014, Muscolo et al 2015). Desde o momento da germinação das sementes, emergência das plântulas e seu estabelecimento inicial, essas fases requerem uma disponibilidade adequada de água e nutrientes para garantir um desenvolvimento saudável (Gholami et al 2010, Finch-Savage and Bassel 2016). Assim como nas etapas subsequentes, como o investimento em crescimento vegetativo (número de folhas, exploração radicular), a floração e a maturação, a disponibilidade de água desempenha um papel crucial no destino da planta, influenciando diretamente sua produtividade e qualidade (Gholami et al 2010, Schönbeck et al 2020).

Devido a essas condições, as plantas precisam desenvolver mecanismos de tolerância aos estresses quando expostas a condições naturais. Por isso, pesquisadores têm relatado a capacidade das plantas de ajustar os mecanismos de respostas em um ambiente em constante mudança (Fleta-Soriano e Munné-Bosch 2016). Uma das consequências mais documentadas como efeito do déficit hídrico é a redução da produtividade e do crescimento das plantas (McDowell et al 2008, Poorter et al 2019). Isso se dá devido à mudança no metabolismo do carbono, como efeito da restrição de CO₂ pelo fechamento estomático, o que reduz a transpiração e a taxa fotossintética (McDowell et al 2008, Scalon et al 2011). Sendo assim, a

seca limita o fechamento estomático durante a fotossíntese, diminuindo o nível de fotoassimilados (carboidratos), incapazes de suprir a demanda metabólica da planta (Mcdowell et al 2008). Isso pode levar à depleção de carbono e, eventualmente, à morte da planta.

A fim de atender essa demanda metabólica, os carboidratos não estruturais (CNE), representados principalmente por açúcares solúveis e amido, apresentam um papel fundamental na sobrevivência da planta (Sala et al 2010, Dietze et al 2014, Chuste et al 2019). Os CNE são capazes de atuar como intermediários no transporte e armazenamento de energia na planta (Jensen et al 2014), sendo capaz de agir como moléculas sinalizadoras de estresse e agentes osmorreguladores do sistema condutor da planta (Secchi and Zwieniecki 2011, Martínez-Vilata et al 2016). As espécies vegetais realizam a alocação de carboidratos para diferentes órgãos (folha, caule e raiz) como um processo fundamental de aclimatação a seca (Liu et al 2019).

Dentro dessa fração dos carboidratos, os açúcares solúveis totais (AST) funcionam para o uso imediato da planta em atividades fisiológicas, particularmente a manutenção de turgor para resistência à seca e prevenção contra embolia (Hummel et al 2010, Nardini et al 2011). Em contrapartida, o amido é a principal forma como as plantas armazenam energia produzida durante a fotossíntese, serve como uma fonte de energia que pode ser mobilizada quando necessário (Sala et al 2012, Jiménez-Castillo et al 2022). O acúmulo de amido em conjunto com outra estratégia comum em plantas de florestas secas como a capacidade de realizar fotossíntese através do caule, pode fornecer às plantas uma fonte de energia adicional para ajudar a mitigar os efeitos de estresses ambientais (Pfan et al 2002, Simkin et al 2019, Natale et al 2023), como períodos de seca, e sustentar processos metabólicos vitais e manter a sobrevivência até que as condições melhorem.

2.3 FOTOSSÍNTESE CORTICULAR

Algumas espécies vegetais apresentam a capacidade de realizar fotossíntese através do caule, o que promove significativamente o acúmulo de CNE, que auxiliam no reabastecimento dos vasos embolizados e na recuperação da condutividade hidráulica da planta (Liu et al. 2019). As primeiras observações da existência de fotossíntese na casca tiveram início no século XIX com estudos que foram feitos para quantificar as taxas de assimilação de carbono (Schmidt et al 2000), desde então, grandes esforços têm sido feitos para compreender a fotossíntese da casca do ponto de vista ecofisiológico.

A fotossíntese no tecido lenhoso é uma importante fonte local de carbono para o funcionamento da planta, principalmente durante o déficit hídrico, quando a fotossíntese foliar

é limitada após o fechamento estomático (De Roo et al. 2020, Natale et al. 2023). E ainda, a fotossíntese corticular pode representar uma fonte de açúcares que satisfaz a criação de um gradiente osmótico necessário para o reabastecimento de vasos embolizados (Pfanz et al 2002).

Nesse sentido, espécies decíduas com essa capacidade fotossintética podem apresentar uma maior resiliência à seca em razão dessa fonte adicional de carboidratos devido ao potencial de assimilação de carbono em outro tecido verde não foliar fornecendo fontes significativas e alternativas de fotoassimilados, essenciais para um rendimento ideal (Simkin 2019, De Roo et al 2020).

2.4 ESPÉCIE MODELO

A espécie vegetal escolhida para realização do presente estudo é a *Commiphora leptophloeos* (Mart.) JB Gillett, pertencente à família Burseraceae. É popularmente conhecida como amburana, amburana-de-cambão, emburana, imburana, imburana-braba, imburana-de-espinho, imburana-fêmea, imburana-vermelha, jamburana (Carvalho 2009). A amburana-de-cambão se destaca no ecossistema da Caatinga pela sua representatividade, sendo uma espécie nativa, porém, não endêmica da região, possuindo distribuição ampla e descontínua em todo o Brasil, sendo encontrada também na Mata Atlântica e Cerrado (Carvalho 2009, Medeiros et al 2022). É uma planta caducifólia, que perde as folhas durante o período seco, e em paralelo descarta porções do ritidoma expondo uma camada clorofilada do caule (Araújo et al 2007). Além disso, é considerada uma espécie de baixa densidade de madeira, sendo capaz de apresentar alta capacidade de armazenamento de água no caule (Brito et al 2022), uma importante característica frente a um cenário de seca.

Ademais, é uma espécie que se destaca quanto aos seus diversos usos madeireiros e não madeireiros, dentre eles usos comprovados como ração animal, energia, medicina, artesanato, paisagismo, carpintaria e construção (Silva et al 2017). É ainda capaz de fornecer abrigo em seus troncos ocos para as abelhas nativas, além de pólen e néctar, sendo também indicada para a primeira fase de recuperação de áreas degradadas e para enriquecimento das matas devastadas (Carvalho 2009, Medeiros et al 2022).

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

- Avaliar as estratégias de investimento de carbono e as relações hídricas em *Commiphora leptophloeos* submetida a ciclos recorrentes de déficit hídrico.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Avaliar os parâmetros de crescimento e trocas gasosas de *C. leptophloeos* ao longo dos diferentes ciclos de seca;
- Mensurar o conteúdo hídrico relativo da folha e do caule de *C. leptophloeos*, assim como medir a umidade relativa do solo nos diferentes ciclos de seca;
- Quantificar os carboidratos não estruturais presentes em folha, caule e raiz de *C. leptophloeos* nos diferentes ciclos de seca;
- Relacionar as condições de conteúdo hídrico e a concentração de carboidratos nos tecidos de *C. leptophloeos* ao longo dos ciclos recorrentes de seca;
- Investigar o padrão de alocação de carboidratos adotados por *C. leptophloeos* entre os diferentes tecidos folha, caule e raiz quando submetida a ciclos de seca;
- Avaliar os parâmetros de crescimento em *C. leptophloeos* e relacionar com o padrão de alocação de carboidratos nos diferentes ciclos de seca;
- Elucidar a contribuição da fotossíntese cortical para o pool de carboidratos em *C. leptophloeos*.

ARTIGO A SER SUBMETIDO AO JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY

Tolerância ao déficit hídrico e influência do caule verde em indivíduos jovens de uma espécie de floresta seca

Tolerância ao déficit hídrico e influência do caule verde em indivíduos jovens de uma espécie de floresta seca

Joana Nicodemos¹, Juliana Barreto¹, Adglecianne Melo¹, Mariana Santos¹, Mauro G. Santos^{1*}

¹Laboratório de Fisiologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife – PE 50670-901, Brasil

*Endereço de e-mail e número de telefone do autor correspondente: mauro.gsantos@ufpe.br;
+55 81 21268844

Resumo

Ao longo da evolução, as plantas desenvolveram estratégias que promovem sua sobrevivência frente a condições ambientais limitantes, tais como as encontradas em regiões semiáridas, como dinâmica de carboidratos eficiente, capacidade fotossintética em tecido não foliar, assim como capacidade de “memorizar” eventos de estresse prévios. O estudo investigou as estratégias ecofisiológicas adotadas por *Commiphora leptophloeos* (Mart.) JB Gillett, uma espécie de caule verde, em resposta a ciclos recorrentes de seca. Um experimento controlado foi realizado com indivíduos jovens da espécie, divididos em quatro tratamentos: controle (CO), controle + exclusão de luz no caule (CE), déficit hídrico (D) e déficit + exclusão de luz no caule (DE) e submetidos a dois ciclos de seca recorrente, intercalados por um período de reidratação. Foram avaliados parâmetros de crescimento, status hídrico, condutância estomática (g_s), atividade fotoquímica, pigmentos fotossintéticos e dosagem de carboidratos não estruturais (CNE). Dentre os parâmetros de crescimento avaliados, apenas o número de folhas foi 3x maior no tratamento CE em comparação com os tratamentos D e DE, durante o primeiro ciclo de seca. O conteúdo hídrico se manteve elevado em todos os tratamentos, mesmo quando a disponibilidade de água no solo reduziu em 90% no tratamento de déficit hídrico em relação ao controle durante o segundo ciclo. As plantas submetidas ao déficit hídrico, no ciclo 1, reduziram a g_s após três dias sem rega em relação ao tratamento controle, enquanto no segundo ciclo, essa redução ocorreu mais tardiamente (após nove dias de suspensão hídrica), indicando uma estratégia de memória ao estresse anterior. Além disso, há uma concentração considerável de clorofila *a* no caule, embora mais baixa que a observada na folha, porém os valores de fluorescência da clorofila foram pouco alterados sob déficit hídrico. A concentração de CNE durante o segundo ciclo foi 63% menor nos tratamentos D e DE quando comparados com os tratamentos CO e CE. Em contrapartida, o particionamento desses carboidratos entre os diferentes órgãos não muda durante todo experimento, sendo preferencialmente alocado para caule e raiz. Nossos resultados sugerem que a sobrevivência das plantas sob deficiência hídrica é mantida pela manutenção de um elevado status hídrico, por controle da g_s , redução do número de folhas e redução na biomassa subterrânea. A atividade fotossintética do caule pode ter um papel destacado na tolerância à seca desta espécie, que não foi destaque em indivíduos jovens, mas que pode ser crucial sob condições de campo em indivíduos adultos.

Palavras-chave: carboidratos; caule verde; déficit hídrico recorrente; fotossíntese não foliar.

Introdução

A seca é um dos fatores mais limitantes do desenvolvimento vegetal, sendo uma das principais causas de mortalidade de árvores no mundo, influenciando a distribuição e a diversidade de espécies (Chaves et al 2016). A mortalidade de árvores é um dos efeitos mais evidentes e preocupantes da seca associada às mudanças climáticas, visto que, estudos revelam que as estações secas se tornarão mais longas (Mcdowell et al 2022). Além disso, previsões sobre o efeito das mudanças climáticas apontam que essas condições se tornarão ainda mais graves, através de secas mais intensas e temperaturas mais altas, principalmente em regiões do semiárido (IPCC 2023).

Uma das consequências mais documentadas como efeito da seca nas espécies vegetais é a redução da sua produtividade e crescimento, devido à mudança no metabolismo do carbono, como efeito da restrição de CO₂ pelo fechamento estomático, que reduz a transpiração e a taxa fotossintética (McDowell et al 2008, Scalon et al 2011). Nesse sentido, espécies lenhosas nativas de Florestas Tropicais Secas (FTS), têm apresentado uma dinâmica específica de carboidratos, bem como alta resiliência em fixar carbono como estratégia de tolerância e sobrevivência frente à limitação hídrica (Santos et al 2014, Frosi et al 2017, Santos et al 2021). Por outro lado, mecanismos fisiológicos que induz mortalidade de árvores quando sob seca ainda estão distantes de serem conhecidos em sua totalidade (Sala et al. 2010).

Em áreas de FTS, como a região do semiárido brasileiro, as espécies vegetais experimentam ciclos recorrentes de seca, devido a irregularidade de chuvas e alta evapotranspiração (Santos et al 2014). Tal característica do ambiente, leva espécies lenhosas a adotarem estratégias que são influenciadas por eventos estressantes anteriores (Rivas et al 2013, Santos et al 2022), apresentando uma maior eficiência na tolerância à seca nas próximas perturbações. Estudos sugerem que essa memória pode se dar a nível metabólico, devido a rápida resposta de metabólitos primários tais como os açúcares (Abdallah et al 2017, Tomasella et al 2017, Schwachtje et al 2019, Santos et al 2022).

Uma outra resposta ao estresse é a rápida redução no crescimento, devido à diminuição da atividade fotossintética e produção de compostos de carbono (C), que é preferencialmente alocado para o armazenamento em detrimento do crescimento (Chuste et al 2019). O armazenamento de C em espécies arbóreas consiste em acumular carboidratos em tecidos especializados, principalmente na forma de açúcares solúveis e amido, formando o pool de carboidratos não-estruturais (CNE) (Dietze et al 2014, Chuste et al 2019). Esses, podem desempenhar papel essencial na tolerância à seca, contribuindo para a manutenção das funções

metabólicas essenciais, atuando também na rede de sinalização (Secchi e Zwieniecki 2011) e auxiliando o sistema hidráulico da planta na prevenção de embolia (Nardini et al 2011).

Além disso, algumas espécies apresentam a capacidade de realizar fotossíntese através do caule, o que promoveria o acúmulo de CNE, que auxiliam no reabastecimento dos vasos embolizados e na recuperação da condutividade hidráulica (Liu et al 2019). A fotossíntese no tecido lenhoso é uma importante fonte local de carbono para o funcionamento da planta (Cernusak and Hutley 2010, Simkin et al 2019), principalmente durante o déficit hídrico, quando a fotossíntese foliar é limitada após a redução da abertura estomática (De Roo et al 2020, Natale et al 2023). Nesse sentido, espécies decíduas com essa capacidade fotossintética, podem apresentar uma maior resiliência à seca em razão dessa fonte adicional de carboidratos, fornecendo fontes significativas e alternativas de fotoassimilados (Hibberd e Quick 2002, Simkin et al 2019, De Roo et al 2020). Entretanto, ainda é pouco conhecido como essa característica pode favorecer a tolerância de espécies nativas de FTS frente a redução da disponibilidade hídrica. Porém, é conhecido que a exclusão da luz no tecido caulinar verde pode impactar na vulnerabilidade à cavitação em espécie lenhosa (Baerdemaeker et al 2017), bem como reduz a produção de sementes entorno de 16% em plantas de algodoeiro mantidas com o caule no escuro (Hu et al., 2012).

Esse pode ser o caso de *Commiphora leptophloeos*, uma espécie nativa de floresta seca, caducifólia que perde as folhas durante os períodos de seca e em paralelo descarta porções do ritidoma expondo uma camada clorofilada do caule (Araújo et al 2007). Nesse contexto, essa espécie se constitui como um importante modelo para estudos que buscam entender as respostas e estratégias adotadas pelas plantas em ambientes secos. Nós hipotetizamos que plantas dessa espécie submetidas a ciclos recorrentes de seca adotarão estratégias mais eficientes no investimento de carbono, como maior armazenamento de amido nos tecidos lenhosos; plantas com o caule encoberto teria menor partição de carboidratos entre caule e raízes. Com base nisso, o presente estudo se propõe (1) compreender como a seca recorrente influencia as estratégias de partição de carboidratos na espécie estudada e (2) como a característica de caule verde pode influenciar essa dinâmica dos CNE.

Materiais e Métodos

Área de estudo e desenho experimental

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, localizado no município de Buíque, no agreste Pernambucano. O parque é uma área de conservação da Caatinga, uma das mais importantes Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS). Um experimento controlado em casa de vegetação foi instalado na base de pesquisa do PELD (Pesquisa Ecológica de Longa Duração) com o cultivo de plantas jovens de *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillet (Burseraceae) com apenas a precipitação sendo controlada. Devido a rápida ação dos dispersores no solo, as sementes foram coletadas ainda na planta mãe, na fase de maturação pré-dispersão (após abertura do fruto) na área de ocorrência da espécie ao longo do parque. Contudo, as sementes de *C. leptophloeos* apresentam germinação intermitente com porcentagens reduzidas (Affonso et al. 2013). Assim, após a coleta, as sementes foram enterradas no solo da área de ocorrência, onde permaneceram por um período de três meses a fim de aumentar a porcentagem de germinação, conforme sugerido por Affonso et al (2013). Após os três meses enterradas, as sementes foram colocadas para germinar em tubos de PVC (0,75 m de comprimento, 0,045 m de diâmetro) evitando limitar o crescimento da raiz.

Ao longo de um período de 5 meses, foram produzidas e cultivadas 60 mudas de *C. leptophloeos*, após o qual os tratamentos foram implementados. A fim de avaliar o efeito da característica do caule verde sobre as variáveis avaliadas sob seca no presente trabalho, estabelecemos tratamentos que excluam a atividade fotossintética do caule nas plantas, seguindo a metodologia de De Roo et al (2020), em que o caule principal das plantas foi frouxamente coberto com papel alumínio, impedindo a entrada de luz. Sendo assim, o experimento foi dividido em quatro tratamentos com 15 réplicas cada: 1 - controle (CO): rega a cada 2 dias com 80% da capacidade de pote (465 ml), 2 - controle + exclusão de luz (CE): rega a cada 2 dias com 80% da capacidade de pote + exclusão de luz no caule; 3 - déficit hídrico (D): suspensão total da rega; e 4 - déficit hídrico + exclusão de luz (DE): suspensão total da rega + exclusão da luz no caule (Figura 1).

Para avaliar o efeito da seca recorrente, as plantas passaram por dois ciclos de seca com um período de reidratação entre eles. Ao final de cada ciclo de seca e do período de reidratação, foram realizadas avaliações e coletas de quatro plantas por tratamento, nas quais foram avaliados todos os parâmetros descritos nas próximas seções. Ao final do experimento foram realizadas um total de três coletas: primeiro ciclo de seca (coleta 1), final do período de reidratação (coleta 2) e segundo ciclo de seca (coleta 3) (Figura 1). O período máximo de cada ciclo de seca (máximo estresse - ME) foi determinado através das mensurações de condutância estomática (quando a g_s das plantas do tratamento de déficit atingiu valores 90% menores que o tratamento controle) e aspectos físicos da planta (abscisão e/ou amarelamento das folhas).

Conteúdo Hídrico Relativo (CHR) e Umidade Relativa do Solo (URS)

Para acompanhar o status hídrico da planta, foi mensurado o CHR na folha e no caule. Nos dias de coleta, discos foliares de três indivíduos por tratamento foram coletados. E apenas no ME do ciclo 2 (coleta 3), o caule principal de três indivíduos por tratamento foi coletado. Os folíolos foram coletados às 5:00 da manhã (antes do amanhecer – pré-dawn) e em seguida, foram pesados em balança semi-analítica (modelo AND - HR-200) para obtenção da massa fresca. Após isso, os folíolos foram colocados em potes com água deionizada para um período de embebição de 24h, e posteriormente pesados para obtenção da massa túrgida. Por fim, os folíolos foram mantidos em estufa de ventilação forçada a 80°C por 48 horas, e pesados para obtenção da massa seca. O mesmo procedimento foi realizado para o caule, que foi coletado às 10:00 da manhã e em seguida pesados para obtenção da massa fresca, túrgida e seca. Ao final, o CHR foi dado em porcentagem pela fórmula: $CHR = ((\text{massa fresca} - \text{massa seca}) / (\text{massa túrgida} - \text{massa seca})) \times 100$.

Para mensurar a URS, nos dias de coleta, amostras de solo de cinco indivíduos por tratamento foram coletadas e pesadas em balança semi-analítica (modelo AND - HR-200) para obtenção da massa seca. Posteriormente as amostras foram levadas a estufa de ventilação forçada a 80°C durante 24, 48 e 72 horas, até a obtenção da massa seca constante. Ao final, a URS foi dada em porcentagem pela fórmula: $URS = ((\text{massa fresca} - \text{massa seca constante}) / (\text{massa seca constante})) \times 100$.

Medidas de crescimento

Para acompanhar as taxas de crescimento das plantas nos diferentes tratamentos, medidas biométricas foram realizadas nos dias de coleta. Foram considerados os seguintes parâmetros: taxa de crescimento relativo em altura, número de folhas e diâmetro do caule a nível do solo (DAS), em quatro indivíduos por tratamento. A altura dos indivíduos foi mensurada com auxílio de uma régua e o DAS com um paquímetro digital. O crescimento relativo foi dado através da fórmula: $\text{Altura (ciclo 1)} = \text{altura final (dia 29)} - \text{altura inicial (dia 0)}$.

Também foi coletado material de quatro indivíduos por tratamento para avaliar a biomassa final das plantas que passaram pelos ciclos de seca e período de reidratação. As partes aéreas e subterrâneas foram pesadas e posteriormente separadas e colocadas em estufa de ventilação forçada a 70°C até atingirem o peso constante. O material foi pesado em balança de

precisão (AND H200, Tóquio, JP), obtendo-se o peso seco de cada parte individualmente e o peso total. A partir desses dados, foi calculada a razão parte aérea e subterrânea (PA/PS).

Condutância estomática e Déficit de Pressão de Vapor (DPV)

A fim de acompanhar as trocas gasosas dos indivíduos, a cada dois dias, a condutância estomática (g_s) foi mensurada em folíolos saudáveis, completamente expandidos, às nove horas da manhã através do porômetro (SC – 1 Leaf Porometer, METER Group) em quatro indivíduos por tratamento durante os ciclos de seca e período de reidratação. Em paralelo as medidas de trocas gasosas, a umidade relativa do ar (UR%) e temperatura (T) foram medidas através de um termo-higrômetro digital (Termo-Higro SH 122, J. Prolab, São José dos Pinhais, BR).

A partir das medidas obtidas pelo termo-higrômetro para cada dia, o déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado através da fórmula: ($e_s - e_a$), onde e_s é a pressão de vapor saturante ($0,6108 * \text{EXP}((17,3 * T) / (237,3 + T))$) e e_a é a pressão de vapor ambiente ($\text{UR} \% * e_s / 100$) de acordo com Campbell e Norman (1998).

Fluorescência da clorofila

Para avaliação da saúde do aparato fotossintético das plantas, foram realizadas medidas de fluorescência apenas nos dias de coleta, em folíolos e caules verdes de quatro indivíduos por tratamento através de fluorômetro portátil (Fluor Pen 100 - Photon Systems Instruments, Brno, Czech Republic). As medidas foram avaliadas sempre em folhas saudáveis, evitando as nervuras e bordas. As pinças para medições no caule foram adaptadas com fitas de papel emborrachado envolvendo o caule com abertura no centro para encaixe do leitor do fluorômetro (Apêndice A).

Foram avaliados os parâmetros: F_v/F_m (eficiência máxima do fotossistema), F_v'/F_m' (eficiência efetiva), NPQ (Non-Photochemical Quenching), QP (Quenching Photochemical), PSII (eficiência do fotossistema II) e ETR (Electron Transport Rate). Foram feitas medições em folhas adaptadas ao escuro (30 min) e em folhas adaptadas à luz (van Kooten and Snel 1990). A variação na fluorescência da clorofila foi determinada em ambos estados, adaptados ao escuro ($F_v/F_m = F_v - F_m$) e adaptados à luz ($F_v'/F_m' = F_v' - F_m'$). Os valores de NPQ, QP e ETR são calculados de acordo com Schreiber et al (1994) e obtidos através das fórmulas: $[\text{NPQ} = (F_m - F_m') / F_m']$, $[\text{QP} = (F_m' - F_j') / (F_m' - F_o')]$ e $(\text{ETR} = \text{PSII} * 0,5 * 0,87 * \text{PPFD})$.

Quantificação dos pigmentos fotossintéticos

Para quantificação do teor dos pigmentos fotossintéticos, 100 mg de tecido foliar e caulinar foram macerados em 10 mL de acetona (80%) com CaCO_3 (para prevenir a atividade da clorofilase) (Lichtenthaler e Buschmann 2001). A absorvância foi medida em comprimentos de onda específicos para cada tipo de clorofila usando um espectrofotômetro de feixe duplo (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Scientific, Madison, Wisconsin, EUA). A quantificação espectrofotométrica das clorofilas *a* e *b* e carotenóides foi determinada por análises de sua absorvância nos comprimentos de onda de 470, 646 e 663 nm, respectivamente. A quantidade de cada pigmento fotossintético foi expressa em grama por kilograma.

Concentração de carboidratos não estruturais em diferentes tecidos

Amostras de tecidos foliares, caulinares e radiculares foram coletadas nos dias de coleta. Sendo priorizadas folhas totalmente expandidas e saudáveis, caule principal e raízes principais e finas (auxiliares). As coletas foram realizadas entre as 15h e 15h30 em quatro indivíduos por tratamento. Posteriormente, foram colocadas em forno micro-ondas a 700w (3 minutos para cada 100g de amostra), para cessar qualquer tipo de atividade enzimática (Quentin et al, 2015) e armazenadas em freezer a -20°C . Foram quantificados os açúcares solúveis totais (AST), utilizando 5 mg para folha e caule e 10 mg para raízes, através do extrato etanólico de cada tecido, utilizando etanol 80% (Farrar 1995). Para quantificação do amido foi utilizada a fração insolúvel da extração de carboidratos, onde o pellet foi hidrolisado por 1h com 10 unidades da enzima amiloglucosidase (Código – Sigma-Aldrich) em banho térmico a 95°C . As concentrações de AST e amido (medidas como equivalentes de glicose) foram medidas a 487 nm utilizando um espectrofotômetro de feixe duplo (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, EUA), de acordo com a metodologia de Dubois et al (1956).

A quantificação de CNE nas folhas, caule e raízes de cada planta foi obtida somando as concentrações de AST e amido. O valor foi aplicado para calcular a razão entre a concentração do composto na amostra (mmol) e a massa seca (g).

Análise de dados

As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R (versão 4.3.1). Os dados foram previamente testados quanto aos requisitos de normalidade e homocedasticidade

usando os testes de Shapiro e Levene, respectivamente. O conjunto de dados que não atenderam os requisitos foram transformados em log. Todos os parâmetros do estudo foram realizados em quatro plantas por tratamento, em cada ciclo de seca e o período de reidratação, com exceção das medidas de CHR (n=3). Usamos um modelo de Regressão Linear (`modelo_lm <- lm (chr ~ tratamento)`) para avaliar o efeito das variáveis (CHR, URS, biometria e biomassa) em função dos tratamentos (CO, CE, D e DE) para cada ciclo de seca e para o período de reidratação. Para as variáveis g_s , pigmentos fotossintéticos, fluorescência da clorofila e dosagem dos CNE, rodamos um Modelo Linear Geral para avaliar o efeito de cada variável em função dos tratamentos e diferentes tecidos (folha, caule, raiz e raiz secundária) para cada ciclo de seca e o período de reidratação (ex.: `modelo_glm <- glm (CNE ~ tratamentos * órgão)`).

Resultados

Conteúdo Hídrico Relativo (CHR) foliar e Umidade Relativa do Solo (URS)

Durante todo o experimento (ciclo 1, período de reidratação e ciclo 2), as plantas apresentaram altas taxas de conteúdo hídrico relativo (CHR) foliar, sempre acima de 70% e não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos para esse parâmetro (Figura 2 A-C). Mesmo quando a umidade relativa do solo (URS) reduziu 88% (29 dias de suspensão de rega) e 90% (32 dias de suspensão de rega) nos tratamentos de déficit (D e DE) com relação aos controles (CO e CE) durante o ciclo 1 e ciclo 2 ($p < 0,0001$), respectivamente (Figura 2 - D e F). Ainda, é possível observar que o período de reidratação foi suficiente para recuperação da URS para as plantas submetidas aos tratamentos de déficit hídrico ao nível das plantas controles após 6 dias de rega (Figura 2 - E).

No último dia do experimento (após 32 dias de suspensão de rega), o CHR do caule também não apresentou oscilação no status hídrico da planta, apresentando valores acima de 90% em todos os tratamentos (Apêndice B).

Medidas de crescimento

Os indivíduos da espécie não apresentaram diferenças significativas em nenhum dos parâmetros de crescimento avaliados, independente dos tratamentos que estavam submetidos durante todo o experimento. Com exceção do número de folhas das plantas do tratamento CE durante o ciclo 1, que foi 3x maior em comparação com os tratamentos D e DE (Tabela 1).

Em contrapartida, o valor de biomassa seca da parte aérea das plantas do tratamento DE foi 54% menor em comparação com as plantas do tratamento CE ($p = 0,0371$) durante o primeiro ciclo de seca (Tabela 1) assim como durante o segundo ciclo (71%, $p = 0,0383$). Também durante o ciclo 2, as plantas do tratamento D apresentaram biomassa da parte subterrânea 70% menor em relação as plantas submetidas ao tratamento CO ($p = 0,0364$) (Tabela 1). A razão PA/PS durante o período de reidratação foi maior para o tratamento DE em comparação com os outros tratamentos (Tabela 1).

Condutância estomática e Déficit de Pressão de Vapor (DPV)

Durante o ciclo 1 e ciclo 2, não houve diferenças significativas para os dados de condutância estomática (g_s) quando comparados apenas os tratamentos controles (CO e CE) entre si, assim como os de déficit hídrico (D e DE) entre si. Entretanto, os indivíduos submetidos aos tratamentos de déficit hídrico apresentaram redução de 82% na g_s com relação aos indivíduos dos tratamentos controles a partir do terceiro dia da suspensão de rega durante o ciclo 1 (Figura 3b). Esse comportamento permaneceu igual até o 29º dia de suspensão de rega.

O período de reidratação das plantas teve duração de seis dias, porém, as plantas submetidas aos tratamentos de déficit hídrico começaram a se apresentar semelhantes às plantas do tratamento controle a partir do terceiro dia de reidratação (Figura 3b). Assim como foi visto para a URS, também é possível observar que o período de reidratação foi suficiente para recuperação das taxas de g_s pelos indivíduos do déficit hídrico com relação ao tratamento controle.

Durante o ciclo 2, as plantas do déficit hídrico só apresentaram reduções significativas da g_s a partir do nono dia (dia 54) da suspensão de rega com taxas 45% menores em relação aos tratamentos controles (Figura 3b). Diferente do ciclo 1, as plantas submetidas ao tratamento do déficit hídrico no ciclo 2, apresentaram as taxas de g_s em níveis mais altos durante os primeiros quinze dias e só a partir daí (dia 60) mantiveram a g_s em níveis mais baixos até o 32º dia de suspensão de rega (dia 77) como no ciclo 1 (Figura 3b).

Fluorescência da clorofila a

Durante o ciclo 1, o Fv/Fm do caule no tratamento D foi menor ($p = 0,0017$) em comparação com o tratamento CO e o valor de QP foi maior nos tratamentos CO e D no caule ($p = 0,0193$; $p = 0,0314$) em comparação com as folhas do mesmo tratamento. Para os outros

parâmetros avaliados (F_v'/F_m' , NPQ, PSII e ETR) não foi encontrada diferenças nem entre tratamentos e nem entre órgãos (Tabela 2).

Durante o período de reidratação, para a folha, o QP, PSII e ETR do tratamento CO são maiores ($p = 0,0003$; $0,0011$ e $0,0012$) quando comparados com tratamento D (Tabela 2). Entretanto, o F_v/F_m e o F_v'/F_m' é maior nas folhas do tratamento D quando comparadas com o caule do mesmo tratamento. Assim como, esses mesmos parâmetros são maiores para o tratamento CO em relação ao tratamento D no caule. O PSII e ETR também apresentam valores menores no caule do tratamento D quando comparados ao tratamento CO (Tabela 2).

Já no segundo ciclo de seca, o F_v/F_m dos tratamentos de exclusão da fotossíntese (CE e DE) é maior nas folhas do que no caule ($p = 0,0043$ e $p = 0,0004$, respectivamente). Assim como o F_v/F_m do tratamento D no caule é menor que o tratamento D na folha. Para os demais parâmetros avaliados, não há diferenças significativas nem entre os tratamentos e nem entre os órgãos. Embora não tenha dado diferença para o NPQ durante todo o experimento, vale ressaltar que os valores das plantas submetidas ao déficit (D e DE), são relativamente maiores quando comparados com as plantas controle (CO e CE), tanto em folhas como para o caule (Tabela 2).

Quantificação dos pigmentos fotossintéticos

Para os dados da quantificação dos pigmentos fotossintéticos, é possível observar diferença significativa entre os órgãos (folha e caule) durante os dois ciclos de seca e para todos os pigmentos avaliados (Figura 4). De forma que durante o ciclo 1 e ciclo 2, a clorofila *a* (Chl *a*) chega a ser cerca de 7x maior em folhas do que no caule em todos os tratamentos (Figura 3A e D). Assim como, a clorofila *b* (Chl *b*) e carotenóides (Car) também apresentam maior concentração nas folhas quando comparadas com o caule nos diferentes tratamentos, tanto no ciclo 1 (Figura 4B e C) quanto no ciclo 2 (Figura 4E e F). Porém, não há diferença na concentração de Chl *a*, Chl *b* e Car para folhas assim como não há para o caule entre os diferentes tratamentos (Figura 4) durante os dois ciclos de seca.

Dosagem de açúcares teciduais

Ao avaliar o padrão de particionamento de CNE nos diferentes órgãos (folha, caule, raiz e raiz secundária), é possível observar que não há diferença significativa independente dos diferentes tratamentos durante todo o período do experimento (Figura 5). Ou seja, os diferentes órgãos apresentam taxas estáveis na concentração de CNE (açúcar solúvel + amido) mesmo sob

diferentes condições de rega e exposição do caule verde (tratamentos). Este é um resultado que se repete tanto para o ciclo 1 (Figura 5A) de déficit hídrico quanto para o período de reidratação (Figura 5B) e ciclo 2 (Figura 5C).

Entretanto, ao avaliar a concentração total de CNE entre os órgãos em cada tratamento, é possível observar algumas preferências de alocação/armazenamento para folhas e raízes durante todo experimento (Figura 5A-C). Durante o ciclo 1, as plantas concentram mais CNE no tratamento CE quando comparado com o tratamento D (Figura 5A). Já no período de reidratação, não há diferenças significativas quanto a concentração de CNE entre os diferentes tratamentos (Figura 5B). E, durante o ciclo 2, há uma redução de 65% na concentração de CNE dos indivíduos submetidos aos tratamentos de déficit hídrico (D e DE) quando comparados com os tratamentos controles (CO e CE) (Figura 5C).

A figura 6 mostra a razão AST/AMIDO para cada órgão nos diferentes tratamentos durante o ciclo 1 (Figura 6A-D), o período de reidratação (Figura 6E-H) e durante o ciclo 2 (Figura 6I-L). Não há diferenças significativas com relação a concentração dos CNE entre os tratamentos em nenhum momento do experimento. Porém, a razão é maior em folha e raízes nos tratamentos CO, CE e DE, com maior investimento em AST. No período de reidratação a razão AST/AMIDO continua sendo maior em folhas e raízes, com maior investimento de amido. Já no ciclo 2, os tratamentos CO e D concentram menos CNE em caule e raiz principal (Figura 6I e L).

Discussão

Nossos resultados sugerem que indivíduos jovens da espécie *C. leptophloeos*, quando submetidos a ciclos recorrentes de seca, adotam estratégias eficientes no investimento de carbono, tanto através do controle da abertura estomática quanto com um maior particionamento de CNE para os tecidos lenhosos, corroborando parcialmente nossa hipótese. Entretanto, as plantas que tiveram o tecido do caule encoberto não mostram comportamento diferenciado das plantas com o caule exposto em quase todos os parâmetros avaliados, exceto quanto a eficiência do PSII. Nestas plantas jovens, a influência da produção do carbono cortical pode não ter sido atenuada devido à alta capacidade de armazenar água em seu caule, o que manteve o status hídrico elevado ao longo do estudo, nos levando a rejeitar a nossa segunda hipótese.

Uma das respostas ecofisiológicas apresentadas pela espécie estudada foi a manutenção do seu status hídrico em níveis seguros, garantindo maior segurança hidráulica a fim de tolerar

e sobreviver as condições limitantes de água no solo. Por ser considerada uma espécie de baixa densidade de madeira, a *C. leptophloeos* apresentou grande capacidade de armazenar água no caule (Lima et al 2021, Brito et al 2022), o que explica a manutenção do CHR, tanto foliar como do caule, nas plantas sempre em níveis seguros mesmo com a umidade do solo mais baixa (Sánchez-Díaz et al 2007, Rivas et al 2013, Melo et al 2021).

Em ambientes secos, as plantas estão sujeitas a enfrentarem a cavitação de seu sistema hidráulico, e um dos mecanismos adaptativos desenvolvidos pelas espécies vegetais a fim de combater esse problema é através de variações na densidade de madeira. De forma que, plantas com alta densidade da madeira, com paredes celulares espessas se protegem da cavitação, mas apresentam baixo armazenamento de água nos tecidos do caule (Hacke et al 2001, Swenson e Enquist 2007). Por outro lado, a baixa densidade da madeira com paredes celulares finas aumenta as chances de cavitação, contudo, o armazenamento de água pode ser maior e a manutenção de um elevado potencial hídrico pode ser mais longa (Markestijn e Poorter 2009, Lima et al 2012).

Estudos tem evidenciado que espécies com baixa densidade de madeira apresentam alto potencial hídrico ao longo do ano e são capazes de mantê-lo independentemente da precipitação (Lima et al 2012 e dados ainda não publicados de A. Melo). Assim como, estudos também mostraram que a exclusão de luz dos tecidos lenhosos não influenciou o potencial hídrico, no entanto, aumentou a vulnerabilidade do xilema à cavitação (Baerdemaeker et al 2017). É sugerido que a espécie, *C. leptophloeos* pode atender à demanda evaporativa somente quando os recursos hídricos são abundantes e dependem mais fortemente da água interna armazenada para manter o alto potencial hídrico (Wright et al 2023). Sendo assim, a realização de estudos que avaliem a espécie enfrentando mais tempo de estresse, juntamente com avaliação detalhada de seu sistema hidráulico pode ser importante para entender a performance frente a condições prolongadas de seca.

A rápida redução da abertura estomática foi uma das primeiras respostas dos indivíduos submetidos ao tratamento do déficit hídrico à restrição de água durante o primeiro ciclo de seca, estratégia eficiente que permitiu aos indivíduos evitar a perda de água excessiva pelo processo de transpiração (Brito et al 2022). O ajuste da resposta estomática desses indivíduos durante o ciclo 2, através de uma redução mais tardia na g_s , conforme o déficit hídrico se prolongava, pode estar relacionado ao fenômeno de memória da planta (Rivas et al 2013, Barros et al 2018, Santos et al 2022) e resiliência da espécie. Resultados semelhantes foram encontrados por Santos et al (2022) em que durante a seca recorrente, plantas da espécie *Cenostigma*

microphyllum foram capazes de manter o CHR foliar e a assimilação de CO₂ pelo dobro do tempo e em nível superior ao observado no primeiro ciclo de seca.

Em geral, as espécies da Caatinga apresentam comportamento da g_s mais sensível em resposta ao déficit hídrico antes que a mudança no conteúdo de água foliar seja detectável, conforme resultados relatados para outras espécies lenhosas (Santos et al 2006, Silva et al 2008). Ou seja, o controle da abertura estomática é o principal mecanismo de tolerância e uma das primeiras respostas das plantas ao déficit hídrico. Espécies com baixa densidade de madeira, tem alta capacidade de armazenamento e transporte de água, por isso fecham seus estômatos bem antes de atingir quedas críticas no potencial hídrico foliar (Wright et al 2023).

A queda foliar e o baixo investimento em parte aérea durante o primeiro ciclo de seca das plantas submetidas aos tratamentos do déficit hídrico, é uma estratégia que evitou a perda de água e garantiu elevado conteúdo hídrico, especialmente em espécies de baixa densidade de madeira, uma vez que possui elevada capacidade de armazenamento de água (Oliveira et al 2015, Lima et al 2021). A espécie também apresentou uma rápida recuperação às condições limitantes, através de um maior investimento em parte aérea das plantas do déficit em relação as plantas controle (razão PA/PS), de forma que os poucos dias de reidratação foram suficientes para que as plantas dos tratamentos do déficit pudessem se recuperar ao nível das plantas controle. Mostrando que, apesar da seca imposta, não foi suficiente para que as plantas entrassem em estado de murcha, conseguindo manter os sistemas de hidratação em níveis seguros e retornáveis (Santos et al 2022).

A sobrevivência das plantas frente às condições climáticas de ambientes secos está diretamente associada à sua adaptação ao déficit hídrico, através de um maior acúmulo de biomassa no sistema radicular em detrimento da parte aérea, por exemplo (Anexo A). Assim como o controle da abertura estomática é capaz de evitar a perda excessiva de água, o desenvolvimento do sistema radicular é capaz de aumentar a absorção de água do solo. Sendo assim, plantas da Caatinga acumulam mais biomassa no sistema radicular pois, com uma menor superfície aérea sujeita à perda de água, existem maiores chances de sobreviver aos períodos comuns de déficit hídrico (Souza et al 2009, Oliveira et al 2023).

Com a redução da g_s , as trocas gasosas entre a folha e a atmosfera são reduzidas, levando à baixa concentração intercelular de CO₂ (Tang et al 2002) que conseqüentemente, afeta de forma negativa a eficiência fotoquímica (Wright et al 2023). Tal efeito estomático na taxa fotossintética não impactou a eficiência máxima do PSII (Fv/Fm) em folhas durante todo o experimento, provavelmente devido a manutenção da hidratação foliar que foi capaz de aliviar os efeitos da seca sobre o maquinário fotossintético. Ou seja, o déficit hídrico não promoveu

fotoinibição para as folhas, pois tanto as plantas com déficit hídrico quanto as controle apresentaram valores de F_v/F_m elevados durante o primeiro e segundo ciclo de seca. Em conjunto com a manutenção do CHR em níveis seguros, o aumento dos valores de NPQ apresentado pelas folhas das plantas expostas ao déficit hídrico também é uma resposta adaptativa para dissipar o excesso de energia em condições de menor taxa fotossintética (Souza et al 2009). E ainda, a influência dos carotenóides presentes nas folhas, que são pigmentos que atuam como agentes de fotoproteção através da absorção do excesso luminoso (Silva et al 2016), também pode ter garantido as plantas do déficit não apresentarem diferenças no aparato fotossintético com relação as plantas controles.

Embora as folhas não tenham apresentado impactos na eficiência máxima do PSII sob condições de déficit hídrico, um padrão distinto foi apresentado para o caule. O F_v/F_m apresentou reduções no tratamento de déficit hídrico já durante o primeiro ciclo. O que permaneceu durante o período de reidratação em conjunto com a diminuição nos valores do PSII e ETR, evidenciando que o período não foi suficiente para a completa recuperação do dano causado durante o ciclo 1. A redução nas taxas fotossintéticas do caule após um período de reidratação do solo em uma planta que estava armazenando água no caule durante o período de déficit hídrico pode ser indicativa de danos persistentes ao aparato fotossintético. Entretanto, durante o segundo ciclo de seca, o caule já recupera os valores de F_v/F_m não sendo mais afetado pelo déficit hídrico. Esses resultados evidenciam o papel da fotossíntese corticalar em plantas de ambientes secos, assim como foi visto por Chen et al (2018) que espécies com caule fotossintético apresentam maiores valores de eficiência fotossintética quando comparadas com espécies sem essa característica.

Assim como foi demonstrado para o caule da árvore *Eucalyptus urophylla* (Chen et al 2020), a presença de pigmentos fotossintéticos no tecido lenhoso também confirmou a característica de caule verde de *C. leptophloeos*, o qual seria capaz de reassimilar CO_2 interno proveniente da respiração (Hibberd and Quick 2002). Dessa forma, apesar da redução nas taxas de assimilação pela redução da condutância estomática, a manutenção da eficiência fotoquímica e a assimilação extra de CO_2 através do caule poderia dar suporte em eventual evento de embolia.

Plantas submetidas ao déficit hídrico que reduziram a g_s , garantiram economia de água, através da redução da transpiração, porém com redução da assimilação de carbono. Em conjunto com a manutenção do CHR em níveis seguros, possibilitou o acúmulo de AST na madeira do caule e raiz, o que é importante para a sobrevivência de espécies lenhosas sob déficit hídrico, independentemente do nível de exposição do caule à luz. Os açúcares solúveis são os

principais componentes osmoticamente ativos dos CNE (Martínez-Vilalta et al 2016) e são importantes reguladores do balanço hídrico das plantas, promovendo proteção osmótica. Dessa forma, as reservas de CNE no caule é uma resposta importante para aumentar a resistência à embolia em plantas (Baerdemaeker et al 2017). Ainda para espécies decíduas, o acúmulo de CNE em tecidos lenhosos pode facilitar a rebrota das folhas no período chuvoso subsequente (Hagedorn et al 2016).

Durante o primeiro ciclo de seca, as plantas particionaram açúcares solúveis para folhas e raízes, que são facilmente mobilizáveis e podem servir como uma fonte rápida de energia para sustentar processos metabólicos essenciais (Xu et al 2008). Já durante o segundo ciclo de seca, apesar das plantas sob déficit apresentarem uma menor concentração de CNE em relação as plantas controles, elas ajustaram suas estratégias adaptativas através do aumento na concentração de amido. Essa é uma mudança de estratégia visando o armazenamento a longo prazo de carboidratos. O amido é uma forma mais estável de armazenamento prolongado de energia, adequada para períodos mais prolongados de escassez de água (Hashimoto et al 2023). As plantas podem ter percebido a necessidade de conservar e armazenar energia para enfrentar um possível estresse longo.

Estudos demonstram a importância e contribuição da fotossíntese através do caule para o ganho geral de carbono, principalmente em espécies decíduas de floresta seca, sendo capaz de fornecer fontes significativas e alternativas de CNE (Hibberd e Quick 2002, Simkin et al, 2019). Frente ao cenário esperado de episódios de seca ainda mais intensos, a embolia do tecido vascular ameaça a sobrevivência de árvores (Chen et al 2020), pois a difícil absorção de água pela raiz em solo sob déficit hídrico em conjunto com o fechamento estomático pode causar danos como entrada de ar e formação de bolhas nas células do xilema e conseqüentemente, interromper o fluxo de água na planta (Vieira et al 2010). Sendo assim, a fonte de CNE através da reassimilação de CO₂ pelo tecido lenhoso torna-se essencial para enfrentar a cavitação induzida pela seca, conferindo segurança hidráulica durante o déficit hídrico (Baerdemaeker et al 2017, Chen et al 2020). Entretanto, nossa espécie, decídua e com baixa densidade de madeira, e enquanto plantas jovens e bem hidratadas, apresentaram a mesma concentração de CNE em tecidos lenhosos independentemente da existência da fotossíntese corticalar.

Conclusão

A partir dos resultados apresentados, podemos concluir que, mesmo diante de condições de déficit hídrico, a espécie manteve o CHR (caule e folha) elevado em todos os tratamentos,

indicando uma característica marcante de plantas com baixa densidade de madeira frente a deficiência hídrica. A redução da g_s nas plantas submetidas ao déficit hídrico no ciclo 1 e a posterior redução mais tardia no ciclo 2 sugerem uma capacidade de memória da espécie ao estresse anterior. Além disso, a manutenção de valores semelhantes de fluorescência e a presença de concentrações consideráveis de pigmentos fotossintéticos no caule, mesmo sob condições de déficit hídrico, destacam a capacidade fotossintética em tecido não foliar da espécie. Assim como a alocação preferencial de carboidratos para caule e raiz, indica uma estratégia de distribuição eficiente dos recursos, visando a sobrevivência e crescimento das plantas. Estratégia que mudou no segundo ciclo, dando preferência pela maior estocagem de amido. Entretanto, a realização de estudos que avaliem o desempenho da espécie com mais tempo de estresse é essencial para determinar o atual impacto da fotossíntese cortical nos parâmetros avaliados no estudo.

Agradecimentos

Os autores agradecem à base de pesquisa do PELD (Projeto Ecológico de Longa Duração) pelo apoio logístico de instalação do experimento. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida e apoio financeiro ao projeto e pelo apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior – Brasil (CAPES).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo evidencia que os indivíduos jovens da espécie estudada são capazes de adotar estratégias mais eficientes quando expostos a ciclos de seca recorrentes. Tendo em vista o cenário previsto de intensificação e severidade dos eventos de seca, compreender as estratégias de sobrevivência de espécies de florestas secas, expostas e vulneráveis ao agravamento das condições, é primordial para: embasar a elaboração de medidas prioritárias de conservação e manejo das espécies, escolha de espécies com maior potencial de sobrevivência para utilização em sistemas de reflorestamento e conservação desses ecossistemas que estão sendo mais afetados.

Por isso, o desenvolvimento de pesquisas que busquem entender esses aspectos é fundamental. Assim, com esse estudo buscamos entender como o fenômeno da seca influencia a dinâmica dos CNE ao longo dos diferentes tecidos e qual o papel da fotossíntese cortical para a tolerância à seca nessa espécie. Mais estudos são necessários para uma melhor compreensão da dinâmica de sobrevivência de espécies lenhosas caducifólias e de caule verde em ambientes sazonalmente secos.

REFERÊNCIAS

- Abdallah MB, Methenni K, Nouairi I, Zarrouk M and Youssef NB (2017) Drought priming improves subsequent more severe drought in a drought sensitive cultivate of olive cv. Chétoui. **Scientia Horticulturae**, 221:43–52.
- Affonso IB, Siqueira Filho JA, Meiado MV (2013) A permanência das sementes de *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillet (Burseraceae) no solo da Caatinga favorece sua germinação? **Informativo Abrates**, 24:35-38.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, Mcdowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 5, p. 660–684.
- Araújo EL, Castro CC, Albuquerque UP (2007) Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. **Global Science Books: Functional Ecosystems and Communities**, 1,1:15-28.
- Ávila E, Herrera A, Tezara W (2014) Contribution of stem CO₂ fixation to whole-plant carbon balance in nonsucculent species. **Photosynthetica**, 52: 3-15.
- Baerdemaeker NJF, Salomón RL, Roo L de, Steppe K (2017) Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. **New Phytologist**, [S.L.], v. 216, n. 3, p. 720-727.
- Barros V, Frosi G, Santos M, Ramos DG, Falcão HM and Santos MG (2018) 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**, 127:469–477.
- Brito NDS, Medeiros MJS, Souza ES, Lima ALA (2022) Drought response strategies for deciduous species in the semiarid Caatinga derived from the interdependence of anatomical, phenological and bio-hydraulic attributes. **Flora**, 288:152009.
- Campbell GS, Norman JM (1998) An Introduction to Environmental Biophysics. 2. ed. Berlin: **Springer-Verlag**, 306 f.
- Carvalho PER (2009) Imburana-de-Espinho - *Commiphora leptophloeos*.Colombo, **Embrapa Florestas**. (Boletim Técnico, 228).
- Chaves MM, Costa JM, Zarrouk O, Pinheiro C, Lopes CM, Pereira JS (2016) Controlling stomatal aperture in semi-arid regions-The dilemma of saving water or being cool? **Plant Science**, 251:54–64.

- Cernusak LA and Hutley LB (2010) Stable Isotopes Reveal the Contribution of Corticular Photosynthesis to Growth in Branches of *Eucalyptus miniata*. **Plant Physiology**, 195: 515-523.
- Chen X, Gao J, Zhao P, McCarthy HR, Zhu L, Ni G and Ouyang L (2018) Tree Species with Photosynthetic Stems Have Greater Nighttime Sap Flux. **Front. Plant Sci**, 9:30.
- Chen X, Zhao P, Ouyang L, Zhu L, Ni G, Schäfer KVR (2020) Whole-plant water hydraulic integrity to predict drought-induced *Eucalyptus urophylla* mortality under drought stress. **Forest Ecology and Management**, 468:118179.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, Lopez R, Medlyn BE (2018) Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, p. 531–539.
- Chuste PA, Maillard P, Bréda N, Levillain J, Thirion E, Wortemann R, Massonnet C (2019) Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. **Trees**, 34,2: 381-394.
- Conrath U, Beckers GJM, Flors V, García-Agustín P, Jakab G, Mauxh F, Newman MA, Pieterse CMJ, Poinssot B, Pozo MJ, Pugin A, Schaffrath U, Ton J, Wendehenne D, Zimmerli L, Mauch-Mani B (2006) Priming: getting ready for battle. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, 19:1062-1071.
- De Roo L, Salomón RL, Steppe K (2020) Woody tissue photosynthesis reduces stem CO₂ efflux by half and remains unaffected by drought stress in young *Populus tremula* trees. **Plant, Cell & Environment**, 43,4: 981–991.
- Dietze MC, Sala A, Carbone MS, Czimczik CI, Mantooth JA, Richardson AD, Vargas R (2014) Non-structural carbon in woody plants. **Annu Rev Plant Biol**, 65:667–687.
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Anal Chem** 28:350–356.
- Falcão HM, Medeiros CD, Silva BLR, Sampaio EVSB, Almeida-Cortez JS, Santos MG (2015) **Forest Ecology and Management**, v.340, p.62-69.
- Farrar JF (1995) Carbon partitioning. In: Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual. (Eds. Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhàr-Nordenkampf, H.R., Leegood, R.C. and Long, S.P.), Chapman and Hall, pp. 222-246.
- Finch-Savage WE and Bassel GW (2016) Seed vigour and crop establishment: extending performance beyond adaptation. **Journal of Experimental Botany**, 67:567-591.
- Fleta-Soriano e Munné-Bosch S (2016) Stress Memory and the Inevitable Effects of Drought: A Physiological Perspective. **Front Plant Sci**, v. 7.

- Flexas J, Bota J, Escalona JM, Sampol B, Medrano H (2002) Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. **Funct Plant Biology**, 29:461-471.
- Frosi G, Barros VA, Oliveira MT, Santos M, Ramos DG, Maia LC, Santos MG (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi and foliar phosphorus inorganic supply alleviate salt stress effects in physiological attributes, but only arbuscular mycorrhizal fungi increase biomass in woody species of a semiarid environment. **Tree Physiol.** 38, 25–36.
- Fu Z, Ciais P, Prentice IC (2022) Atmospheric dryness reduces photosynthesis along a large range of soil water deficits. **Nature Communication**, v. 13, n. 989.
- Gholami A, Sharafi S, Habibi D, Dahmardeh M (2010) Effects of salicylic acid and drought stress on growth and yield of wheat. **Journal of Food, Agriculture & Environment**, 8(1), 184-186.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia** 126:457–461.
- Hagedorn F, Joseph J, Peter M et al (2016) Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. **Nature** 2:1–5.
- Haider S, Iqbal J, Shaukat M, Naseer S, Mahmood T (2021) The epigenetic chromatin-based regulation of somatic heat stress memory in plants. **Plant Gene**, v. 27, 2021.
- Hashimoto Y, Makita N, Dannoura M, Wang S, Takahashi K (2023) The composition of non-structural carbohydrates affects the respiration and morphology of tree fine roots in Japan Alps. **Rhizosphere**, Kyoto, 26:100705.
- Hibberd JM and Quick WP (2002) Characteristics of C4 photosynthesis in stems and petioles of C3 flowering plants. **Nature**, 415, 451–454.
- Hoch G, Richter A and Körner C (2003) Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. **Plant Cell Environ.** 26:1067–1081
- Hummel I, Pantin F, Sulpice R et al (2010) Arabidopsis Plants Acclimate to Water Deficit at Low Cost through Changes of Carbon Usage: An Integrated Perspective Using Growth, Metabolite, Enzyme, and Gene Expression Analysis, **Plant Physiology**, v. 154, Issue 1, p. 357–372.
- Ingram J, Bartels D (1996) The molecular basis of dehydration tolerance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 47, p. 377–403.
- IPCC, 2023: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the

- Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 1-34.
- Jensen KB, Harrison P, Chatterton NJ, Bushman BS, Creech JE (2014) Seasonal trends in nonstructural carbohydrates in cool – and warm-season grasses. **Crop Science**, v. 24, n. 5, p. 2328-2340.
- Jiménez-Castillo M, Fajardo A, Lobos-Catalán P, Torres-Morales P, Piper FI (2022) No carbon shortage in declining trees of the isohydric species *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch under drought. **Annals of Forest Science**, 79:10.
- Kreps JA, Wu Y, Chang HS, Zhu T, Wang X, Harper JF (2002) Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress. **Plant Physiology**, v. 130, n. 4, p. 2129–2141.
- Li X, Cai J, Liu F, Dai T, Cao W, Jiang D (2014) Cold priming drives the sub-cellular antioxidant systems to protect photosynthetic electron transport against subsequent low temperature stress in winter wheat. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 82, p. 34–43.
- Lichtenthaler HK and Buschmann C (2001). Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. **Current Protocols in Food Analytical Chemistry**, F4.3, 1-8.
- Lima ALA, Sampaio EVSB, Castro CC, Rodal MJN, Antonino ACD, Melo AL (2012) Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, [S.L.], v. 26, n. 5, p. 1605-1616.
- Lima ALA, Rodal MJN, Castro CC, Antonino ACD, Melo AL, Gonçalves-Souza T, Sampaio EVSB (2021) Phenology of high- and low-density wood deciduous species responds differently to water supply in tropical semiarid regions. **Journal Of Arid Environments**, 193:104594.
- Liu J, Gu L, Yu Y, Huang P, Wu Z, Zhang Q, Qian Y, Wan X, Sun Z (2019) Corticular photosynthesis drives bark water uptake to refilled embolized vessels in dehydrated branches of *Salix matsudana*. **Plant, Cell & Environment**, 42:2584-2596.
- Liu J, Gu L, Yu Y, Ju G, Sun Z (2019) Stem Photosynthesis of Twig and Its Contribution to New Organ Development in Cutting Seedlings of *Salix Matsudana* Koidz. **Forests**, 9,4:207.

- Marengo, J.A. and Bernasconi, A. (2015) Regional differences in aridity/drought conditions over Northeast Brazil: present state and future projections. **Climatic Change**, 129, 103–115.
- Markesteyn L, Poorter L (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **J Ecol** 97:311–325.
- Martínez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J and Mencuccini M. (2014) A new look at water transport regulation in plants. **The New Phytologist**, 204, 105–115.
- Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper FI, Lloret F (2016) Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. **Ecological Monographs**, 86:495-516.
- Mauch-Mani B, Baccelli I, Luna E, Flors V (2017) Defense priming: an adaptive part of induced resistance. **Annuals Review of Plant Biology**, 68:485–512.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New phytologist**, 178:719-739.
- McDowell NG, Sapes G, Pivovarovoff A et al (2022) Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO₂ and vapour pressure deficit. **Nature Reviews Earth & Environment**, v. 3, n. 5, p. 294-308.
- Medeiros WP, de Paula A, Barreto-Garcia PAB, Lemos OL (2022) Population structure, diametric distribution and use of *Commiphora leptophloeos* (Mart.) JB Gillett in arboreal Caatinga. **Revista Ceres**, 69,1:62-69.
- Melo AS, Yule TS, Barros VA, Rivas R, Santos MG (2021) C₃-species *Calotropis procera* increase specific leaf area and decrease stomatal pore size, alleviating gas Exchange under drought and salinity, **Acta Physiol Plan**, 43,140.
- Musco A, Junker A, Klukas C, Weigelt-Fischer K, Riewe D, Altmann T (2015) Phenotypic and metabolic responses to drought and salinity of four contrasting lentil accessions. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 18, p. 5467-5480.
- Nardini A, Gullo MAL, Salleo S (2011) Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? **Plant Sci** 180, 604-611.
- Nascimento SP, Bastos EA, Araújo ECE, Freire FRF, Silva EM (2011) Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental**, v.15, p.853-860.

- Natale S, Petruzzellis F, Alboresi A, La Rocca N, Morosinotto T, Nardini A (2023) Stem photosynthetic efficiency across woody angiosperms and gymnosperms with contrasting drought tolerance. **Trees**, 37:1167-1177.
- Novák V (2009) Physiological drought – how to quantify it? **Bioclimatology and Natural Hazards**, 2009.
- Oliveira CC, Zandavalli RB, Lima ALA, Rodal MJN (2015) Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecol**, 40:40-49.
- Oliveira H, Pereira S, Santos MG (2023) *Cenostigma microphyllum* seedlings in semiarid region grow faster under arbuscular mycorrhizal symbiosis, regardless of water availability. **Journal of Arid Environments**, p.104962.
- Pfanz H, Aschan G, Langenfeld-Heyser R, Wittmann C, Loose M (2002) Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. **Naturwissenschaften**, 89,4:147-162.
- Pimentel C (2005) Respostas fisiológicas à falta d'água: limitação difusiva ou metabólica? In: Nogueira RJMC, Araújo EL, Willadino LG, Cavalcante UMT (Ed.). Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. **Impr. Universitária- UFRPE**, p.13-21.
- Piper FI (2011) Drought induces opposite changes in the concentration of non-structural carbohydrates of two evergreen *Nothofagus* species of differential drought resistance. **Annals of Forest Science**, 68, 415–424.
- Poorter H, Niinemets Ü, Ntagkas N, Siebenkäs A, Mäenpää M, Matsubara S, Pons T (2019) A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223:1043-1681.
- Quentin AG, Pinkard EA, Ryan MG et al. (2015) Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. **Tree Physiology**, 35:1146-1165.
- Rivas R, Oliveira MT, Santos MG (2013) Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. **Plant Physiology and Biochemistry**, 63:200-208.
- Regier N, Streb S, Coccozza C, Schaub M, Cherubini P, Zeeman SC, Frey B (2009) Drought tolerance of two black poplar (*Populus nigra* L.) clones: contribution of carbohydrates and oxidative stress defence. **Plant Cell Environ** 32:1724–1736.
- Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen (2006) Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. **Annu Rev Plant Biol** 57:675–709.
- Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC (2012) Carbon dynamics in trees: feast or famine? **Tree Physiology**, 32:764-775.

- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. **New Phytol** 186:274–281
- Sánchez-Díaz M, Tapia C, Antolín MC (2007) Drought induced oxidative stress in Canarian laurel forest tree species growing under controlled conditions, **Tree Physiol.** 27:1415-1422
- Santos M, Barros V, Lima L, Frosi G, Santos MG (2021). Whole plant waterstatus and non-structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody species. **Trees**, 35:1257-1266.
- Santos M, Nicodemos J, Santos MG (2022) Dynamics of nonstructural carbohydrates in a deciduous woody species from tropical dry forests under recurrent water deficit. **Physiologia Plantarum**, 174,1:1-12.
- Santos MG, Oliveira MT, Figueiredo KV, Falcão HM, Arruda ECP, Almeida-Cortez J, Sampaio EVSB, Ometto JPHB, Menezes RSC, Oliveira AFM, Pompelli MF, Antonino ACD (2014) Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theor Exp Plant Physiol** 26: 83-99.
- Scalon SPQ, Mussury RM, Euzébio VLM, Kodama FM, Kissmann C (2011) Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, 21,4:655-662.
- Schmidt J, Batic F, Pfan H (2000) Photosynthetic performance of leaves and twigs of evergreen holly (*Ilex aquifolium* L.). **Phyton**, v. 40, p. 179–190.
- Schönbeck L, Gessler A, Schaub M, Rigling A, Hoch G, Kahmen A, Li M (2020) Soil nutrients and lowered source:sink ratio mitigate effects of mild but not of extreme drought in trees. **Environmental and Experimental Botany**, 169, 103905.
- Schreiber U, Bilge W, Neubauer C (1994) Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM (eds) *Ecophysiology of photosynthesis. Ecological studies*. Springer, Berlin, pp 49–70
- Schwachtje J, Whitcomb SJ, Firmino AAP, Zuther E, Hinch DK, Kopka J (2019) Induced, Imprinted, and Primed Responses to Changing Environments: does metabolism store and process information? **Frontiers In Plant Science**, 106,10:1-13.
- Secchi F, Zwieniecki MA (2011) Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. **Plant Cell Environ** 34: 514-524.

- Silva ARA, Bezerra FML, Lacerda CF, Souza CHC, Chagas KL (2016) Pigmentos fotossintéticos e potencial hídrico foliar em plantas jovens de coqueiro sob estresses hídrico e salino. **Revista Agroambiente**, v. 10, n. 4, p. 317-325.
- Silva RCS, Ferreira RLC, Silva JAA, Meunier IMJ, Berger R (2017) Aspectos fitossociológicos e de crescimento de *Commiphora leptophloeos* no semiárido brasileiro. **Pesquisa Florestal Brasileira**, 37,89:11.
- Simkin AJ, Faralli M, Ramamoorthy S, Lawson T (2019) Photosynthesis in non-foliar tissues: implications for yield. **The Plant Journal**, 101,4:1001-1015.
- Souza BD, Meiado MV, Rodrigues BM, Santos MG (2009) Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, n. 2, p. 235-244.
- Swenson NG, Enquist BJ (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **Am J Bot** 94:451–459.
- Tang AC, Kawamitsu Y, Kanechi M, Boyer JS (2002) Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf discs lacking an epidermis. **Ann. Bot**, 89: 861-870.
- Tang Y, Zhang J, Wang L, Wang H, Long H, Yang L, Li G, Guo J, Wang Y, Li Y, Yang Q, Shi W, Shao R (2023) Water deficit aggravated the inhibition of photosynthetic performance of maize under mercury stress but is alleviated by brassinosteroids. **Journal of Hazardous Materials**, v. 443, p. 130-365.
- Tardif G, Kane NA, Adam H, Labrie L, Major G, Gulick P, Sarhan F, Laliberte JF (2007) Interaction network of proteins associated with abiotic stress response and development in wheat. **Plant Molecular Biology**, v. 63, p. 703– 718.
- Tomasella M, Häberle K-H, Nardini A, Hesse B, Machlet A and Matyssek R (2017) Post-drought hydraulic recovery is accompanied by nonstructural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings. **Scientific Reports**, 7, 14308.
- Tomasselha M, Nardini A, Hesse BD, Machlet A, Matyssek R, Häberle KH (2019) Close to the edge: effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. **Tree Physiol** 39:717-728.
- van Kooten O, Snel JFH (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photos Res** 25:147–150.
- Vicente-Serrano SM, Van-Der-Schrier G, Begueria S, Azorin Molina C, Lopez-Moreno JJ (2015) Contribution of precipitation and reference evapotranspiration to drought indices under different climates. **Journal of Hydrology**, v.526, p. 42–54.

- Vieira EL, Souza GS, Santos AR, Santos Silva J (2010) Manual de Fisiologia Vegetal. São Luis: EDUFMA, 230p.
- Xu, X., Kuzyakov, Y., Wanek, W., Richter, A., 2008. Root-derived respiration and non-structural carbon of rice seedlings. *Eur. J. Soil Biol.* 44, 22–29.
- Walling LL (2000) The myriad plant responses to herbivores, **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 19, p. 195–216, 2000.
- Wright CL, West JB, Lima ALA, Souza ES, Medeiros M, Wilcox BP (2023) Contrasting water-use strategies revealed by species-specific transpiration dynamics in the Caatinga dry forest. **Tree Physiology**, p. 1-15.

Legenda das figuras

Figura 1 - Desenho esquemático do experimento com os diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão da luz, Déficit e Déficit + Exclusão da luz com os dias das coletas durante todo o experimento. Para os tratamentos com exclusão da luz, os caules principais foram frouxamente cobertos com papel alumínio. Cada coleta foi destrutiva, de forma que as plantas do ciclo 1 não estavam mais presentes no período de reidratação e assim sucessivamente.

Figura 2 - Medidas do conteúdo hídrico relativo (CHR - %) foliar (A-C) e medidas da umidade relativa do solo (URS - %) (D-F) em indivíduos de *C. leptophloeos* submetidos a dois ciclos de seca (ciclo 1 e ciclo 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: CO, CE, D e DE (Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos.

Figura 3 – Medidas do déficit de pressão de vapor (DPV - KPa) durante os dias do experimento (a) e medidas da condutância estomática ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em indivíduos de *C. leptophloeos* submetidos a dois ciclos de seca (ciclo 1 e ciclo 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz ao longo dos dias do experimento (b). Cada ponto representa a média de quatro indivíduos por tratamento ($n = 4 \pm$ erro padrão). * - representam diferença significativa entre os tratamentos controles (CO e CE) e déficits (D e DE).

Figura 4 – Quantificação dos pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenoides) de plantas de *C. leptophloeos* durante o primeiro ciclo de seca (A-C) e segundo ciclo de seca (D-F) nos diferentes tratamentos: controle, controle + exclusão, déficit e déficit + exclusão. Os valores representam o valor médio das amostras experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), letras maiúsculas representam diferença significativa entre os tratamentos para cada tipo de órgão e letras minúsculas representam diferença significativa entre os órgãos (folha e caule).

Figura 5 - Razão AST/AMIDO ($\text{g.kg}^{-1}\text{MS}$) entre os órgãos (folha, caule, raiz e raiz secundária) nos diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz durante o ciclo 1 (A-D), período de reidratação (E - H) e ciclo 2 (I - L) em indivíduos de *C. leptophloeos*. Letras maiúsculas representam diferenças significativas entre os tratamentos

dentro do mesmo ciclo e letras minúsculas representam diferenças entre os órgãos dentro do mesmo tratamento.

Figura 6 - Concentração total ($\text{g.kg}^{-1}\text{MS}$) e particionamento (%) de CNE entre os órgãos (folha, caule, raiz e raiz secundária) nos diferentes tratamentos: Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz durante o ciclo 1 (A), período de reidratação (B) e ciclo 2 (C) em indivíduos de *C. leptophloeos*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os tratamentos dentro do mesmo ciclo.

Figuras

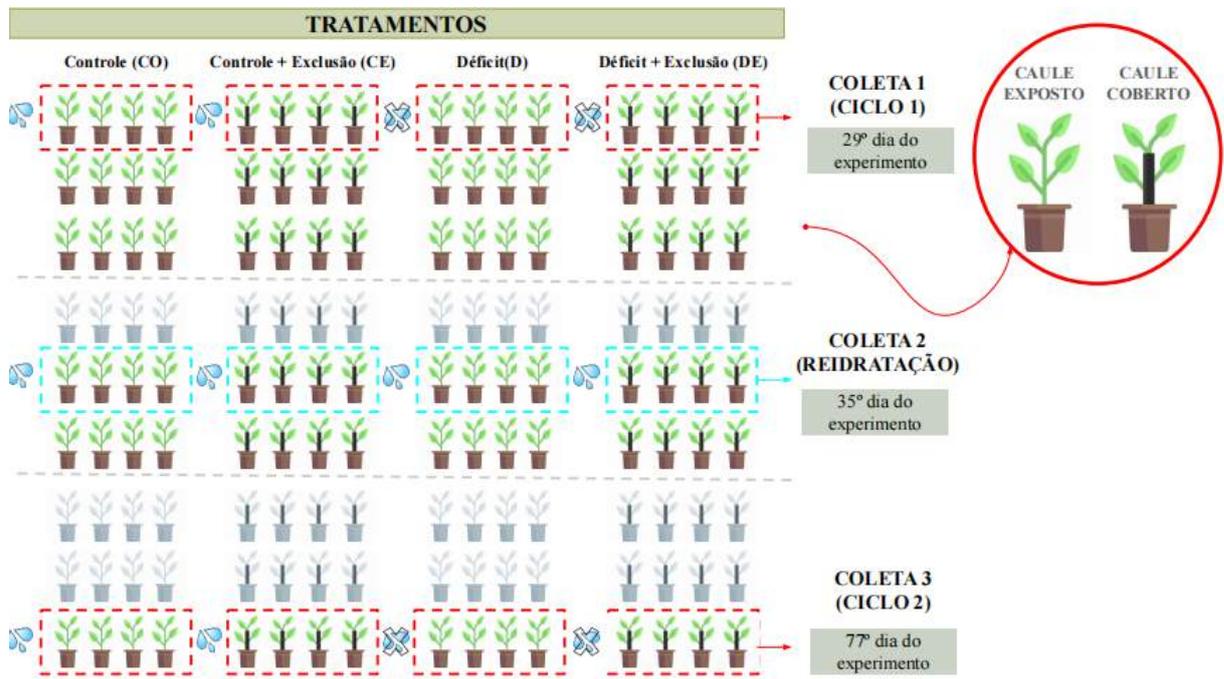


Figura 1

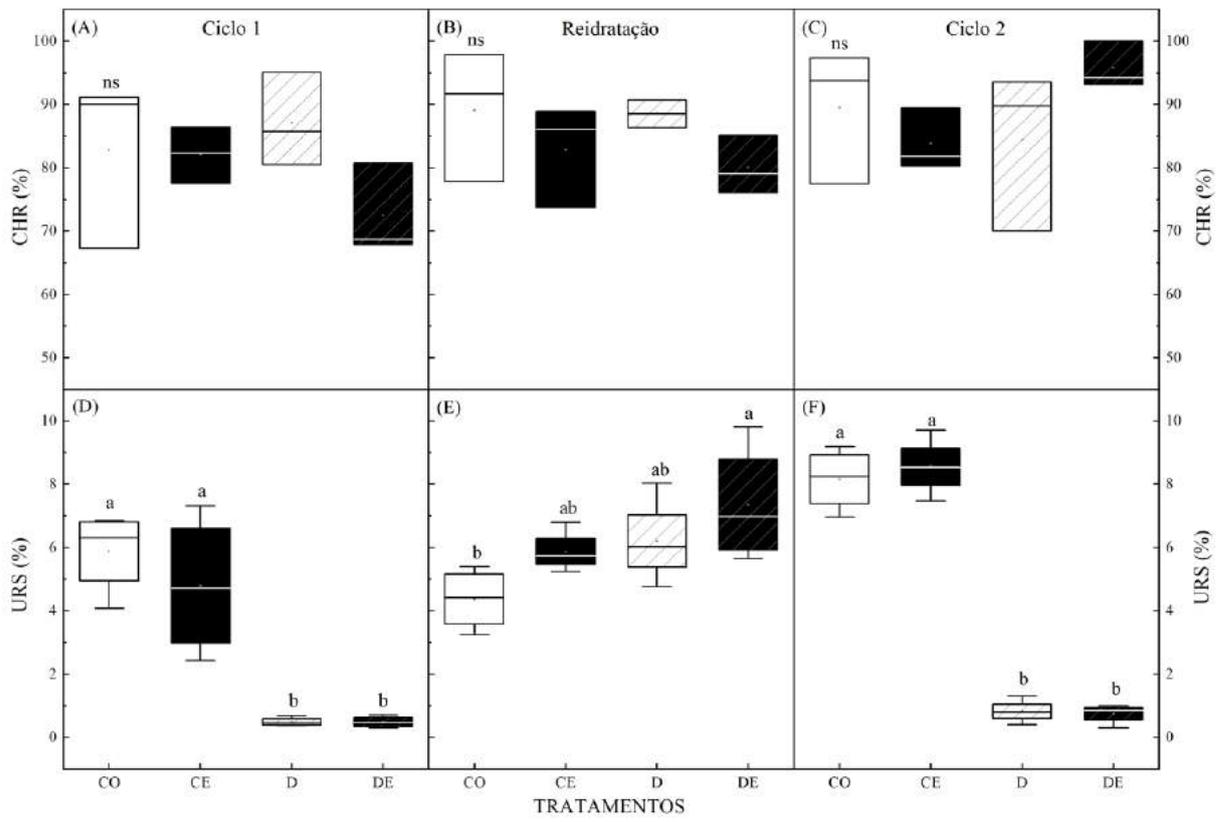


Figura 2

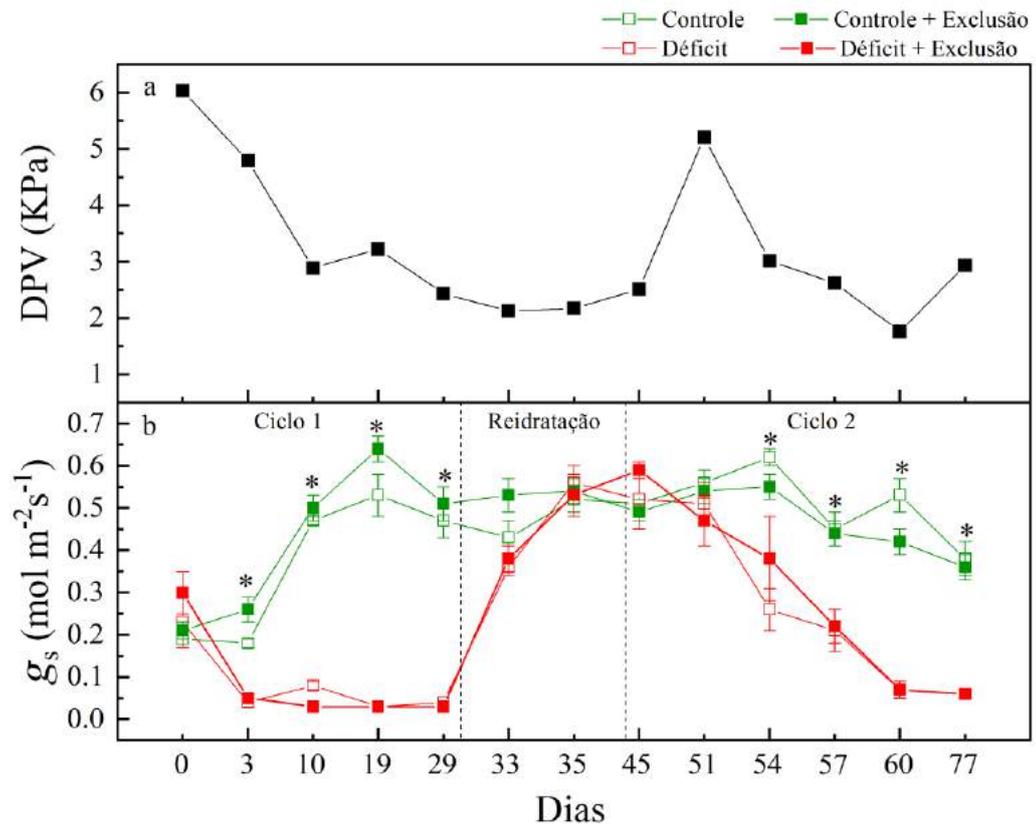


Figura 3

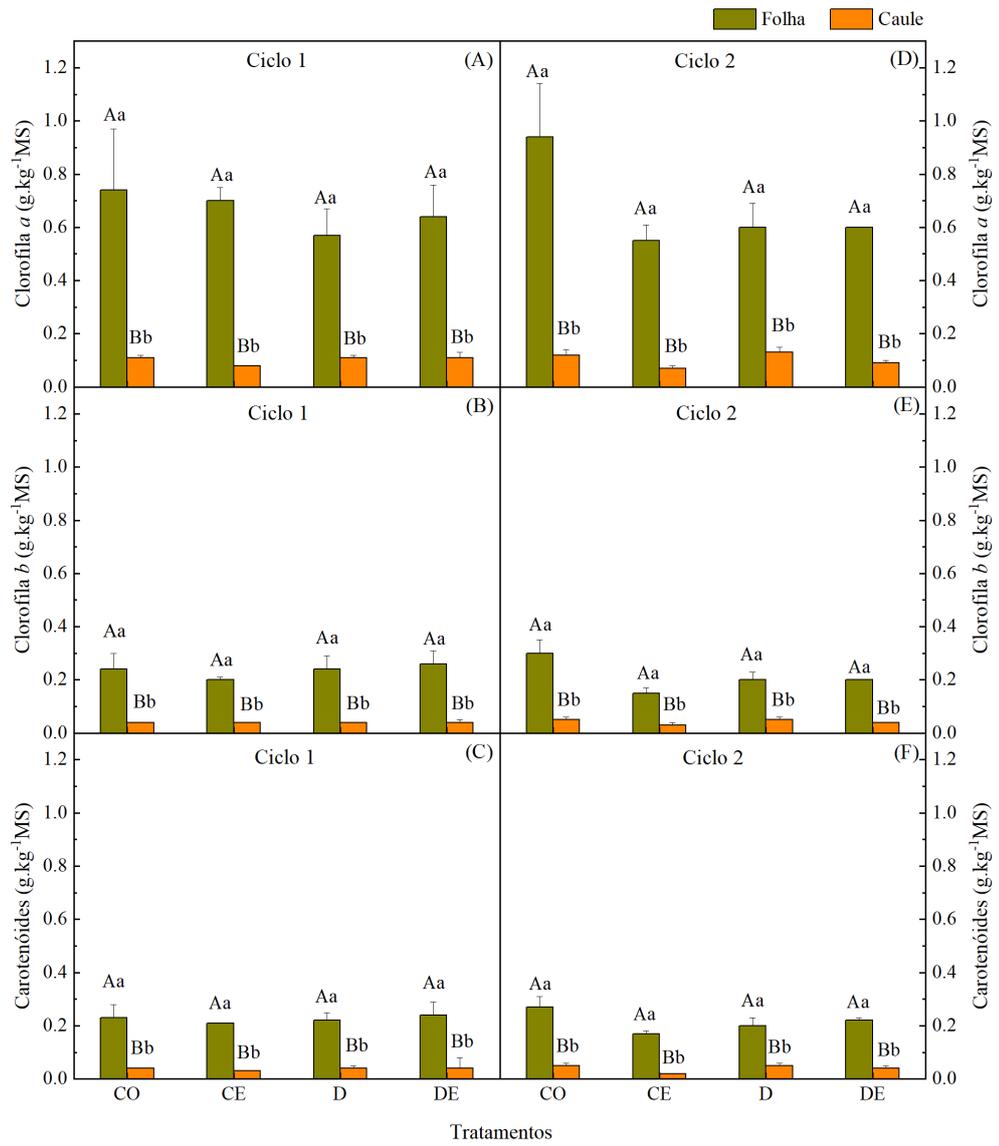


Figura 4

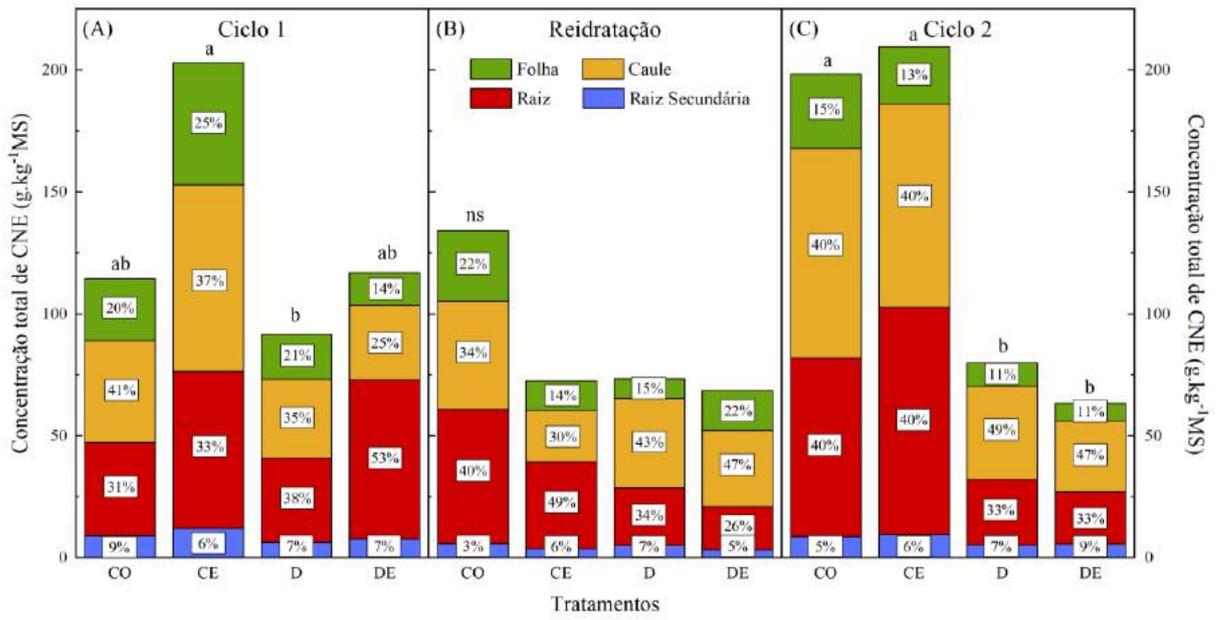


Figura 5

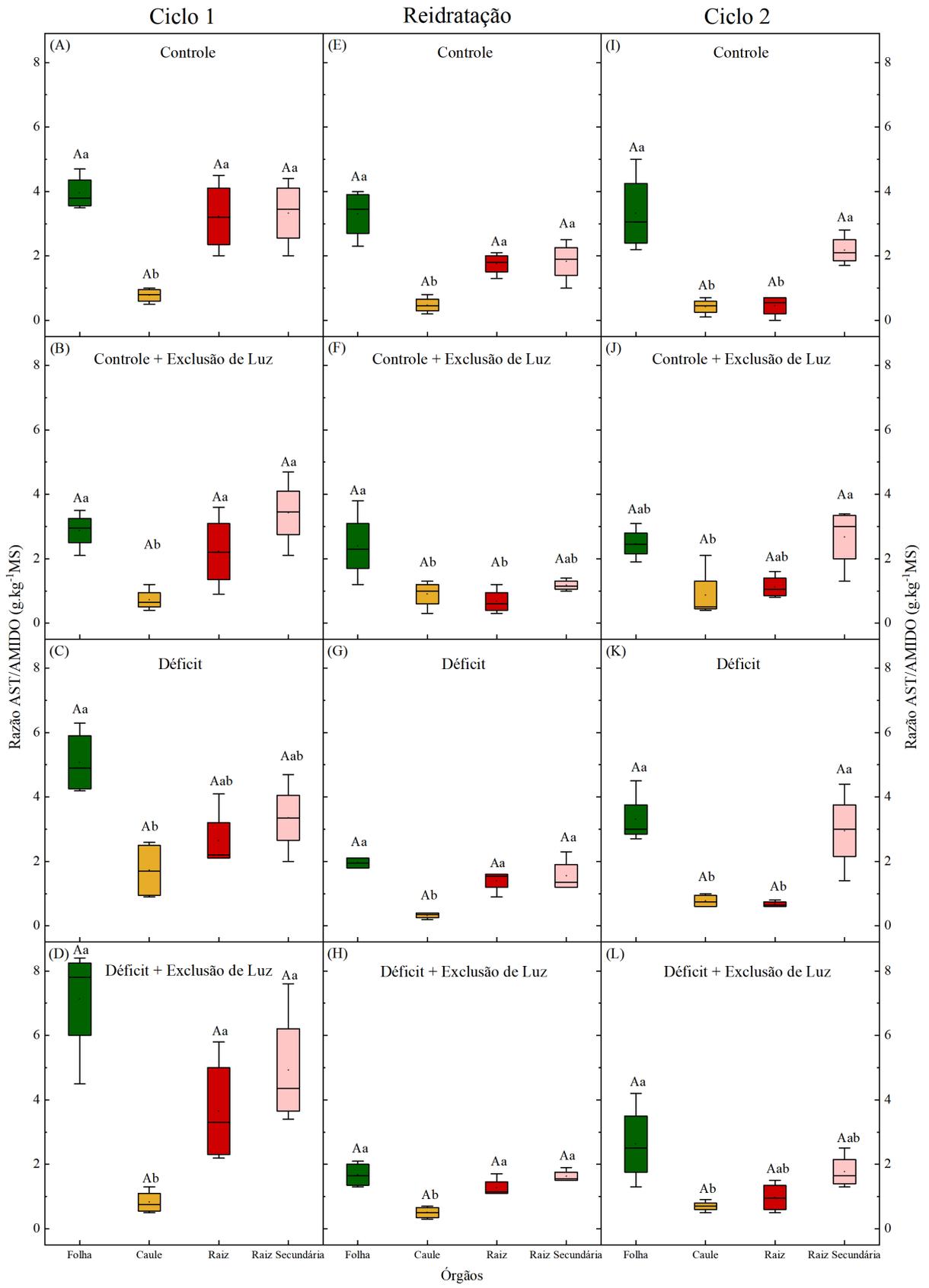


Figura 6

Tabela 1 - Medidas de crescimento: Altura Relativa (altura final – altura inicial), número de folhas e DAS e de biomassa: Parte aérea (PA), parte subterrânea (PS) e razão parte aérea e parte subterrânea (PA/PS) dos indivíduos de *C. leptophloeos* em dois ciclos de seca (ciclo 1 e ciclo 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: controle, controle + exclusão, déficit e déficit + exclusão. Letras diferentes em cada coluna apresentam diferenças significativas entre os tratamentos.

MEDIDAS DE CRESCIMENTO			
Tratamentos	Altura Relativa (cm)	Número de folhas	DAS (mm)
<i>Ciclo 1</i>			
Controle	1,25 ± 0,31 ^{ns}	8 ± 2,02 ^{ab}	7,47 ± 0,74 ^{ns}
Controle + Exclusão	1,25 ± 0,85	12 ± 2,60 ^a	8,87 ± 1,77
Déficit	0,70 ± 0,31	4 ± 1,61 ^b	6,12 ± 0,81
Déficit + Exclusão	0,60 ± 0,26	4 ± 1,15 ^b	6,57 ± 0,73
<i>Reidratação</i>			
Controle	1,65 ± 1,70 ^{ns}	8 ± 0,88 ^{ns}	8,21 ± 0,72 ^{ns}
Controle + Exclusão	1,18 ± 0,39	12 ± 3,04	8,81 ± 1,73
Déficit	0,30 ± 0,24	7 ± 1,50	6,39 ± 0,63
Déficit + Exclusão	0,73 ± 0,31	6 ± 1,04	6,41 ± 0,97
<i>Ciclo 2</i>			
Controle	0,93 ± 0,96 ^{ns}	8 ± 4,09 ^{ns}	8,31 ± 0,60 ^{ns}
Controle + Exclusão	0,20 ± 0,35	12 ± 2,08	9,51 ± 1,62
Déficit	1,08 ± 0,40	5 ± 0,29	6,37 ± 0,69
Déficit + Exclusão	0,07 ± 0,13	6 ± 0,58	6,44 ± 1,10
MEDIDAS DE BIOMASSA			
Tratamentos	Parte aérea (PA)	Parte subterrânea (PS)	PA/PS
<i>Ciclo 1</i>			
Controle	1,83 ± 0,47 ^{ab}	1,51 ± 0,46 ^{ns}	1,30 ± 0,14 ^a
Controle + Exclusão	3,31 ± 0,40 ^a	3,04 ± 0,42	1,10 ± 0,05 ^{ab}
Déficit	1,84 ± 0,21 ^{ab}	1,70 ± 0,08	1,08 ± 0,12 ^{ab}
Déficit + Exclusão	1,52 ± 0,47 ^{bc}	2,02 ± 0,56	0,74 ± 0,02 ^b
<i>Reidratação</i>			

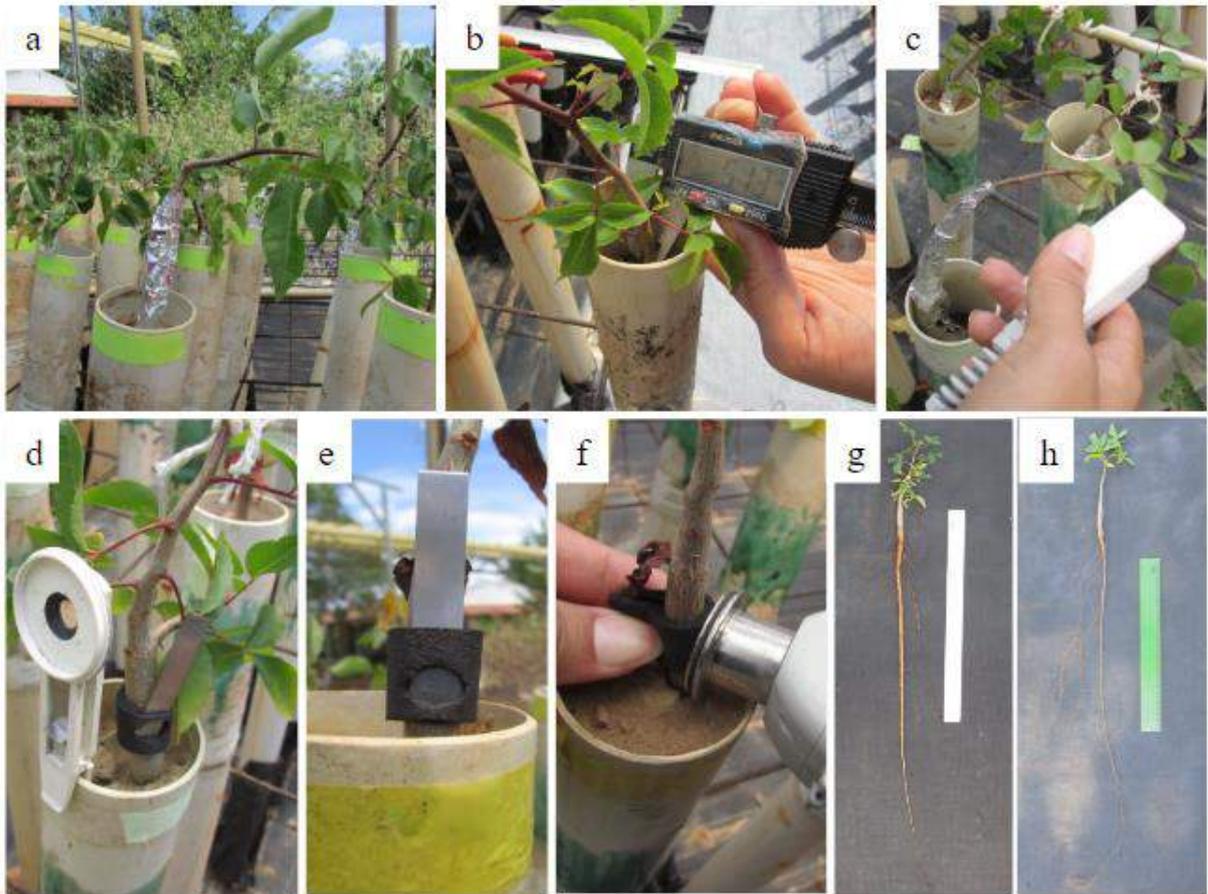
Controle	$2,76 \pm 0,20$ ^{ns}	$3,27 \pm 0,64$ ^a	$0,91 \pm 0,12$ ^b
Controle + Exclusão	$1,41 \pm 0,16$	$1,74 \pm 0,08$ ^{ab}	$0,80 \pm 0,06$ ^b
Déficit	$1,32 \pm 0,36$	$1,41 \pm 0,39$ ^{bc}	$0,94 \pm 0,03$ ^b
Déficit + Exclusão	$1,73 \pm 0,54$	$1,26 \pm 0,40$ ^{bc}	$1,39 \pm 0,09$ ^a
<i>Ciclo 2</i>			
Controle	$3,70 \pm 0,74$ ^a	$3,84 \pm 0,75$ ^a	$1,07 \pm 0,30$ ^{ns}
Controle + Exclusão	$3,38 \pm 0,72$ ^a	$3,19 \pm 0,92$ ^{ab}	$1,16 \pm 0,15$
Déficit	$1,44 \pm 0,35$ ^{ab}	$1,13 \pm 0,17$ ^{bc}	$1,24 \pm 0,12$
Déficit + Exclusão	$0,97 \pm 0,14$ ^b	$1,09 \pm 0,18$ ^{bc}	$0,91 \pm 0,10$

Tabela 2 – Fluorescência da Clorofila *a* durante todo o experimento (ciclo 1, reidratação e ciclo 2). Parâmetros avaliados em quatro indivíduos de *C. leptophloeos* submetidos aos diferentes tratamentos: controle, controle + exclusão, déficit e déficit + exclusão. Letras maiúsculas representam diferença significativa entre os tratamentos (para cada órgão) e letras minúsculas representam diferenças entre os órgãos (folha e caule) para cada tratamento.

CICLO 1						
<i>Folha</i>						
Tratamentos/Parâmetros	Fv/Fm	Fv'/Fm'	NPQ	QP	PSII	ETR
Controle	0,8 ± 0,0 ^{Aa}	0,6 ± 0,1 ^{Aa}	0,7 ± 0,4 ^{Aa}	0,5 ± 0,0 ^{Ab}	0,3 ± 0,0 ^{Aa}	116,0 ± 14 ^{Aa}
Controle + Exclusão	0,8 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,3 ^A	0,5 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^{Aa}	106,4 ± 17,3 ^{Aa}
Déficit	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,4 ± 0,1 ^{Aa}	2,3 ± 0,7 ^{Aa}	0,6 ± 0,0 ^{Ab}	0,3 ± 0,0 ^{Aa}	91,4 ± 10,9 ^{Aa}
Déficit + Exclusão	0,7 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,1 ^A	1,9 ± 0,4 ^A	0,6 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^{Aa}	94,3 ± 8,7 ^{Aa}
<i>Caule</i>						
Controle	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,6 ± 0,1 ^{Aa}	0,1 ± 0,2 ^{Aa}	0,7 ± 0,1 ^{Aa}	0,4 ± 0,1 ^{Aa}	146,8 ± 25 ^{Aa}
Controle + Exclusão	-	-	-	-	-	-
Déficit	0,6 ± 0,0 ^{Bb}	0,4 ± 0,0 ^{Aa}	1,1 ± 0,3 ^{Aa}	0,8 ± 0,0 ^{Aa}	0,3 ± 0,0 ^{Aa}	105,1 ± 6,8 ^{Aa}
Déficit + Exclusão	-	-	-	-	-	-
REIDRATAÇÃO						
<i>Folha</i>						
Tratamentos/Parâmetros	Fv/Fm	Fv'/Fm'	NPQ	QP	PSII	ETR
Controle	0,8 ± 0,0 ^{Aa}	0,6 ± 0,0 ^{ABa}	0,7 ± 0,2 ^{Aa}	0,6 ± 0,0 ^{ABb}	0,4 ± 0,0 ^{Aa}	130,9 ± 9,0 ^{Aa}
Controle + Exclusão	0,8 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,0 ^{Aa}	163,5 ± 9,9 ^{Aa}
Déficit	0,8 ± 0,0 ^{Aa}	0,5 ± 0,1 ^{Ba}	1,3 ± 0,4 ^{Aa}	0,4 ± 0,0 ^{Cb}	0,2 ± 0,0 ^{Ba}	62,1 ± 6,3 ^{Ba}
Déficit + Exclusão	0,8 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^{AB}	1,3 ± 0,2 ^A	0,6 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^{Aa}	108,2 ± 16,6 ^{Aa}
<i>Caule</i>						
Controle	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,6 ± 0,3 ^{Aa}	0,4 ± 0,1 ^{Aa}	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,5 ± 0,0 ^{Aa}	160,5 ± 3,4 ^{Aa}
Controle + Exclusão	-	-	-	-	-	-
Déficit	0,5 ± 0,0 ^{Bb}	0,3 ± 0,0 ^{Bb}	1,3 ± 0,2 ^{Aa}	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,2 ± 0,0 ^{Ba}	66,5 ± 7,4 ^{Ba}
Déficit + Exclusão	-	-	-	-	-	-
CICLO 2						
<i>Folha</i>						
Tratamentos/Parâmetros	Fv/Fm	Fv'/Fm'	NPQ	QP	PSII	ETR
Controle	0,8 ± 0,0 ^{Aa}	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,2 ± 0,1 ^{Aa}	0,6 ± 0,1 ^{Aa}	0,4 ± 0,1 ^{Aa}	157,0 ± 23,8 ^{Aa}
Controle + Exclusão	0,8 ± 0,0 ^{Aa}	0,7 ± 0,0 ^{Aa}	0,6 ± 0,2 ^{Aa}	0,6 ± 0,0 ^{Aa}	0,4 ± 0,0 ^{Aa}	146,6 ± 19,3 ^{Aa}

Déficit	$0,8 \pm 0,0^{Aa}$	$0,6 \pm 0,0^{Aa}$	$1,5 \pm 0,6^{Aa}$	$0,6 \pm 0,0^{Aa}$	$0,4 \pm 0,0^{Aa}$	$140,9 \pm 10,0^{Aa}$
Déficit + Exclusão	$0,8 \pm 0,0^{Aa}$	$0,5 \pm 0,1^{Aa}$	$1,9 \pm 0,7^{Aa}$	$0,6 \pm 0,0^{Aa}$	$0,3 \pm 0,1^{Aa}$	$126,5 \pm 23,7^{Aa}$
<i>Caule</i>						
Controle	$0,7 \pm 0,0^{Aa}$	$0,5 \pm 0,0^{Aa}$	$0,1 \pm 0,4^{Aa}$	$0,7 \pm 0,0^{Aa}$	$0,3 \pm 0,0^{Aa}$	$129,3 \pm 12,2^{Aa}$
Controle + Exclusão	$0,6 \pm 0,0^{Ab}$	$0,6 \pm 0,0^{Aa}$	$0,6 \pm 0,5^{Aa}$	$0,7 \pm 0,1^{Aa}$	$0,4 \pm 0,0^{Aa}$	$153,6 \pm 11,8^{Aa}$
Déficit	$0,6 \pm 0,2^{Ab}$	$0,4 \pm 0,3^{Aa}$	$0,1 \pm 0,2^{Aa}$	$0,7 \pm 0,1^{Aa}$	$0,3 \pm 0,2^{Aa}$	$103,90 \pm 73,5^{Aa}$
Déficit + Exclusão	$0,6 \pm 0,0^{Ab}$	$0,5 \pm 0,1^{Aa}$	$0,7 \pm 0,2^{Aa}$	$0,7 \pm 0,0^{Aa}$	$0,4 \pm 0,1^{Aa}$	$149,1 \pm 24,8^{Aa}$

APÊNDICE A – FOTOS COMPLEMENTARES DO EXPERIMENTO



Fotos durante o experimento: (a) – caule frouxamente coberto com papel alumínio para os tratamentos com exclusão de luz; (b) – medida de DAS com auxílio de paquímetro digital; (c) – medida de condutância estomática através do porômetro; (d) – modelos das pinças da folha e do caule para medir fluorescência; (e e f) – detalhes da pinça adaptada para o caule e encaixe do leitor do fluorômetro; (g) – planta (PA e PS) do tratamento CO no ciclo 2; (h) – planta do tratamento D no ciclo 2.

APÊNDICE B – CONTEÚDO HÍDRICO RELATIVO DO CAULE

Tratamentos	Conteúdo Hídrico do Caule
<i>Ciclo 2</i>	
Controle	92,8 ± 0,45 ^{ns}
Controle + Exclusão	94,3 ± 0,01
Déficit	95,8 ± 0,13
Déficit + Exclusão	90,6 ± 0,11

Medidas do conteúdo hídrico relativo (CHR - %) do caule em indivíduos de *C. leptophloeos* submetidos ao segundo ciclo de seca (ciclo 2) em quatro diferentes tratamentos: CO, CE, D e DE (Controle, Controle + Exclusão de luz, Déficit e Déficit + Exclusão de luz). ns - não há diferença significativa entre os tratamentos.

ANEXO A – NORMAS PARA SUBMISSÃO**Periódico Journal Plant of Physiology:**

Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/journal/journal-of-plant-physiology/publish/guide-for-authors>