



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



BRUNO AYRON DE SOUZA AGUIAR

**HERBÁCEAS ANUAIS E PERENES DA CAATINGA RESPONDEM DE FORMA
SIMILAR ÀS VARIAÇÕES NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA?**

RECIFE (PE), 2021



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



BRUNO AYRON DE SOUZA AGUIAR

**HERBÁCEAS ANUAIS E PERENES DA CAATINGA RESPONDEM DE FORMA
SIMILAR ÀS VARIAÇÕES NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA?**

Tese apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco para obtenção do título de doutor.

Orientadora:

Profa. Dra. Elcida de Lima Araújo

Coorientador:

Prof. Dr. Kleber Andrade da Silva - UFPE

RECIFE (PE), 2021

**HERBÁCEAS ANUAIS E PERENES DA CAATINGA RESPONDEM DE FORMA
SIMILAR ÀS VARIAÇÕES NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA?**

BRUNO AYRON DE SOUZA AGUIAR

Tese defendida e aprovada pela banca examinadora em: 31/08/2021

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Elcida de Lima Araújo

Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) - Presidente/Orientadora

Prof. Dr. Marcus Vinícius Loss Sperandio

Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) - Titular

Profa. Dra. Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos

Universidade Estadual de Alagoas (UNEAL) - Titular

Prof. Dr. Andre Luiz Borba do Nascimento

Universidade Federal do Maranhão (UFMA) – Titular

Prof. Dr. Natan Messias de Almeida

Universidade Estadual de Alagoas (UNEAL) - Titular

Profa. Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz

Instituto Federal de Pernambuco (IFPE) – Suplente

Profa. Dra. Cibele Cardoso de Castro

Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) – Suplente

“Porque sou Eu que conheço os planos que tenho para vocês, diz o Senhor, planos de fazê-los prosperar e não de causar dano, planos de dar a vocês esperança e um futuro”

Jeremias 29:11

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço a Deus por mais uma conquista, pois seus planos me fizeram prosperar, me deram esperança e um futuro.

Agradeço à Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa de estudos concedida, de grande valia para a concepção, execução e redação desta Tese.

À Universidade Federal de Pernambuco (UFRPE-PPGBIO/PPGB) e ao laboratório de Ecologia Vegetal de Ecossistemas Nordestinos por todo apoio logístico para execução desse projeto.

À minha família, orientadores e as amigadas que construí na Ciência, por todo o apoio durante esses anos de pesquisa. Vocês me encorajaram quando eu tinha medo, me alegraram quando eu estava triste, me incentivaram quando não existia mais força, foram uma luz quando eu não tinha mais inspiração, me corrigiram quando eu insistia em permanecer no caminho errado, me deram palavras sábias quando apenas confiava na minha inteligência. Enfim, sou totalmente grato pelo amor de todos!

SUMÁRIO

Lista de tabelas.....	6
Lista de figuras.....	7
Resumo.....	9
Abstract.....	10
1.Introdução.....	12
2. Revisão bibliográfica.....	14
3. Referências Bibliográficas.....	29
Manuscrito 1: Understanding the vegetative responses of annual and perennial herbaceous species in a Brazilian dry forest based on past rain simulation.....	44
Resumo.....	44
Introdução.....	45
Material e métodos.....	49
Resultados.....	54
Discussão.....	58
Conclusão.....	65
Referência bibliográfica.....	67
Manuscrito 2: Simulação de precipitação de anos passados e seus efeitos na fenologia vegetativa de herbáceas perenes e anuais de florestas sazonalmente secas.....	84
Resumo.....	84
Introdução.....	85
Material e métodos.....	87
Resultados.....	91
Discussão.....	93
Referência bibliográfica.....	96
4. Considerações finais.....	107
5. Apêndices.....	108
Manuscript: Dynamics in the emergence of dormant and non-dormant herbaceous species from the soil seed bank from a Brazilian dry forest.....	109

Lista de tabelas

Manuscrito 1

Table 1. Models, regression coefficients (β_0 , β_1), standard errors of estimates (S_{xy}), adjusted determination coefficients (R^2), freedom degrees of the residues (DF), residual mean square ($MS_{residual}$) and leaf area estimation equation (\hat{y}) as a function of linear measurements of annual and perennial herbaceous leaves and leaflets. L: leaf length (cm); W: leaf width (cm); significance value $p < 0.01$

Table 2. Generalized Linear Models (GLMs) of the effect of rainfall simulations on the relative growth rate in height (RGRh), diameter (RGRd) and leaf area (RGRfa), leaf longevity (LL), total leaf production (TLP), in length roots and root/stem ratios (R/S) of annual and perennial caatinga herbaceous. DF: degrees of freedom; R^2 : adjusted determination coefficients MS: mean square; $MS_{residual}$: mean residual square; SS: sum of squares; $SS_{residual}$: sum of residual squares; F: Fisher's test; $p < 0.05$, significant differences.....

Tabela 3. Generalized Linear Models (GLMs) of the effect of rainfall simulations on the biomass and water content of annual and perennial caatinga herbaceous. SBF: stem biomass fraction; LBF: leaves biomass fraction; RBF: roots biomass fraction; SWC: stem water content; LWC: leaf water content; RWC: root water content; DF: degrees of freedom; R^2 : adjusted determination coefficients MS: mean square; $MS_{residual}$: mean residual square; SS: sum of squares; $SS_{residual}$: sum of residual squares; F: Fisher's test; $p < 0.05$, significant differences.....

Manuscrito 2

Tabela 1 Análise circular da fenologia vegetativa de herbáceas anuais e perenes da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas.....

Lista de Figuras

Revisão Bibliográfica

Figura 1 - Percentual em cada ano dos estudos fenológicos de espécies herbáceas em florestas tropicais secas da região Neotropical.

Figura 2 - Percentual por Ecossistemas/Bioma/Florestas dos estudos fenológicos de espécies herbáceas da região Neotropical. NI = não informado.

Figura 3 - Percentual dos estudos fenológicos de espécies herbáceas em florestas tropicais secas da região Neotropical. (a) Duração do monitoramento dos estudos; (b) Modo de vida das espécies herbáceas; (c) Nível de organização amostrado nos estudos; NI = não informado.

Figura 4 – (a) Fenofases investigadas nos estudos fenológicos de espécies herbáceas em florestas tropicais secas da região Neotropical. (b) Correlações realizadas nos estudos fenológicos entre as fenofases e os fatores bióticos e/ou abióticos. SC= sem correlação.

Manuscrito 1

Fig. 1 (a) Annual quantitative rainfall for 60 years (1956-2016) of a Caatinga fragment obtained from the IPA weather station (Instituto Agrônomo de Pernambuco - Experimental Station José Nilson de Melo, Caruaru-PE), the blue line refers to the cutoff value for selection of extremely rainy years and red line for dry years, the range represents years fluctuating close to the historical average. (b) Daily water administration and (c) biweekly water administration in millimeters (mm) for the dry and rainy seasons of the rain simulation experiment (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

Fig. 2 Effect of rainfall simulations on average values of relative growth rate in height (RGRH), diameter (RGRD), leaf area (RGRfA) and length roots among annual herbaceous (a - *P. oleracea*; b - *D. glabrum*) and perennial (c - *T. triangulare*; d - *C. benghalensis*) from caatinga. Different letters denote differences between treatments (Test Tukey; $p < 0.05$). Rain simulation (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

Fig. 3 Effect of rainfall simulations on leaf production and longevity among annual herbaceous (a - *P. oleracea*; b - *D. glabrum*) and perennial (c - *T. triangulare*; d - *C. benghalensis*) from caatinga. Different letters denote differences between treatments (Test Tukey; $p < 0.05$). Rain simulation (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

Fig. 4 Effect of rainfall simulations on the quantity of biomass, biomass allocation, and water content of vegetative structures below and above ground in annual herbaceous (a - *P. oleracea*; b - *D. glabrum*) and perennial (c - *T. triangulare*; d - *C. benghalensis*) from caatinga. Lower case letters denote differences between treatments in each plant organ (Tukey test; $p < 0.05$). Capital letters denote differences in each treatment between the allocation of biomass above and below ground (Tukey test; $p < 0.05$). Rain simulation (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

Manuscrito 2

Fig. 1 (a) Quantitativo anual de precipitações de 60 anos (1956-2016) de um fragmento de Caatinga obtido da estação meteorológica - IPA (Instituto Agrônomo de Pernambuco - Estação Experimental José Nilson de Melo, Caruaru-PE). Linha azul se refere a valor de corte para seleção de anos extremamente chuvosos e linha vermelha para anos secos, o intervalo representa os anos flutuando próximo à média

histórica. (b) Administração diária de água e (c) administração quinzenal de água em milímetros (mm) para as estações secas e chuvosas do experimento de simulação de chuva (SC): T1 - SC dos anos chuvosos; T2 - SC de anos próximo à média histórica; T3- RS de anos secos

Fig. 2 Distribuição circular do percentual de atividade e intensidade do brotamento foliar em herbáceas perenes (a - *Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; b - *Commelina benghalensis* L.) e anuais (c - *Portulaca oleracea* L.; d - *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas. Simulação das chuvas (SC): T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos medianos; T3- SC dos anos secos. A direção da seta indica a data média (μ) de maior atividade ou intensidade. O comprimento da seta indica o grau de sazonalidade (r).

Fig. 3 Distribuição circular do percentual de atividade e intensidade da senescência foliar de herbáceas perenes (a - *Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; b - *Commelina benghalensis* L.) e anuais (c - *Portulaca oleracea* L.; d - *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas. Simulação das chuvas (SC): T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos medianos; T3- SC dos anos secos. A direção da seta indica a data média (μ) de maior atividade ou intensidade. O comprimento da seta indica o grau de sazonalidade (r).

Fig. 4 Distribuição circular do percentual de atividade e intensidade da abscisão foliar de herbáceas perenes (a - *Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; b - *Commelina benghalensis* L.) e anuais (c - *Portulaca oleracea* L.; d - *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas. Simulação das chuvas (SC): T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos medianos; T3- SC dos anos secos. A direção da seta indica a data média (μ) de maior atividade ou intensidade. O comprimento da seta indica o grau de sazonalidade (r).

HERBÁCEAS ANUAIS E PERENES DA CAATINGA RESPONDEM DE FORMA SIMILAR ÀS VARIAÇÕES NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA?

RESUMO

As consequências das mudanças climáticas previstas são altamente preocupantes, considerando que a dinâmica do componente herbáceo da caatinga reflete fortemente a dinâmica das chuvas. Assim, questionamos como estas florestas secas irão tolerar as mudanças futuras do clima, pois são esperadas reduções de mais de 30% das chuvas, aumento de dias consecutivos de seca. Portanto, nosso trabalho admite a hipótese geral de que, as mudanças simuladas nos padrões de precipitação de um fragmento de caatinga, modificam as relações de *trade-off* das herbáceas, alterando a alocação de recursos nas características funcionais vegetativas e no tempo em que ocorrem. Selecionamos as herbáceas anuais (*Portulaca oleracea* L. e *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) e perenes da caatinga (*Talinum triangulare* (Jacq.) Will. e *Commelina benghalensis* L.). As sementes destas herbáceas foram coletadas ao final da estação chuvosa em um fragmento de floresta de caatinga, localizada na Estação Experimental do Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA) em Caruaru, Pernambuco. Após 10 dias de germinação das sementes em câmara de BOD, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos com dimensões 250 cm² de circunferência, contendo 3 kg solo de solo autoclavado do mesmo local. Depois de 20 dias de aclimação em 100% da CC (capacidade de campo) foi construído o experimento de simulação das chuvas (SC) com 4 espécies x 3 tratamentos (T) x 30 repetições cada, com duração de um ano, sendo estes: T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos próximos à média histórica; T3- SC dos anos secos. Para isso, utilizamos o registro histórico dos últimos 60 anos das chuvas do IPA, que passaram por uma análise de estatística descritiva e interquartilica para determinar os intervalos de precipitação que permitiram agrupar os anos para construção destes tratamentos. Para o primeiro capítulo desta tese assumimos a hipótese de que mudanças extremas na precipitação modificam as respostas vegetativas abaixo e acima do solo, diferentemente, entre espécies herbáceas anuais e perenes. Especificamente, respondemos às seguintes questões: (i) O que acontece com o crescimento vegetativo e a alocação de biomassa em ervas anuais e perenes na simulação dos anos chuvoso, médio e seco? (ii) A alocação de biomassa acima e abaixo do solo, quando o recurso hídrico é limitado, segue um padrão de “partição ideal”? As espécies anuais foram mais sensíveis às variações de precipitação, com reduções drásticas no crescimento acima do solo na simulação de anos secos, enquanto as perenes continuaram crescendo ou mostraram uma redução moderada. Nas folhas, as espécies reduzem a biomassa, a produção e a expansão nos anos secos, mas investem no teor de água e na longevidade. Abaixo do solo, as anuais exploram os recursos hídricos da camada superficial, e as perenes, dependendo da espécie, investem no aumento de raízes, acessando o recurso nas camadas subterrâneas durante os anos de seca. Se as reduções previstas forem confirmadas, a direção de alocação da biomassa herbácea pode seguir um "equilíbrio funcional". No segundo capítulo da Tese, levantamos a hipótese que se os anos se tornarem mais secos, as plantas herbáceas irão refletir tais variações com mudanças no início e na duração de suas fenofases. Verificamos que a emissão de folhas é sazonal, porém em espécies perenes o evento é próximo à uniformidade, enquanto é altamente sazonal nas espécies anuais. Anos secos induzem menor brotação e de forma mais concentrada, em poucos meses nas espécies anuais e perenes, além de poder tornar sazonal a brotação de uma espécie perene. Dentro da estação chuvosa, as trocas foliares em anuais e perenes podem ser antecipadas e intensificadas na simulação de anos chuvosos, ao contrário do que foi observado em anos secos, sendo tardios e menos intensos. Tais respostas temporais e estruturais podem ou não ser um resultado de estratégias eficientes para uma maior tolerância nas respostas do crescimento vegetativo em anos extremamente secos ou chuvosos.

Palavras-chaves: mudanças climáticas, chuvas, traços funcionais, florestas tropicais secas, estresse hídrico, respostas morfofisiológicas.

DO ANNUAL AND PERENNIAL HERBACEOUS FROM CAATINGA RESPOND IN A SIMILAR WAY TO CHANGES IN WATER AVAILABILITY?

ABSTRACT

The consequences of predicted climate changes are highly worrying, considering that the dynamics of the herbaceous component of the caatinga strongly reflects the dynamics of rainfall. Thus, we question how these dry forests will tolerate future climate changes, as rainfall reductions of more than 30% are expected, increasing consecutive days of drought. Therefore, our work supports the general hypothesis that the simulated changes in the precipitation patterns of a caatinga fragment modify the herbaceous trade-off relationships, altering the resource allocation in the vegetative functional characteristics and in the time in which they occur. We selected annual herbaceous plants (*Portulaca oleracea* L. and *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) and caatinga perennials (*Talinum triangulare* (Jacq.) Will. and *Commelina benghalensis* L.). The seeds of these herbaceous plants were collected at the end of the rainy season in a fragment of caatinga forest, located at the Experimental Station of the Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA) in Caruaru, Pernambuco. After 10 days of seed germination in a BOD chamber, the seedlings were transferred to plastic bags measuring 250 cm² in circumference, containing 3 kg of autoclaved soil from the same location. After 20 days of acclimatization in 100% of CC (field capacity) the rainfall simulation experiment (SC) was built with 4 species x 3 treatments (T) x 30 repetitions each, lasting one year, as follows: T1- SC of rainy years; T2- SC of years close to the historical average; T3-SC of dry years. For this, we used the historical record of the last 60 years of rainfall at the IPA, which underwent descriptive and interquartile statistical analysis to determine the rainfall intervals that allowed for grouping the years for the construction of these treatments. For the first chapter of this thesis we assume the hypothesis that extreme changes in precipitation modify the vegetative responses below and above ground, differently, between annual and perennial herbaceous species. Specifically, we answered the following questions: (i) What happens to vegetative growth and biomass allocation in annual and perennial grasses in the wet, medium and dry year simulation? (ii) Does the above-ground and below-ground biomass allocation, when water resource is limited, follow an "ideal partition" pattern? Annual species were more sensitive to rainfall variations, with drastic reductions in aboveground growth in the dry year simulation, while perennials continued to grow or showed a moderate reduction. In leaves, species reduce biomass, production and expansion in dry years, but invest in water content and longevity. Below ground, annuals exploit the water resources of the surface layer, and perennials, depending on the species, invest in root growth, accessing the resource in the underground layers during the dry years. If predicted reductions are confirmed, the direction of allocation of herbaceous biomass may follow a "functional balance". In the second chapter of the Thesis, we hypothesize that if the years become drier, herbaceous plants will reflect such variations with changes in the beginning and duration of their phenophases. We verified that leaf emission is seasonal, but in perennial species the event is close to uniformity, while it is highly seasonal in annual species. Dry years induce less sprouting and in a more concentrated form, in a few months in annual and perennial species, in addition to making the sprouting of a perennial species seasonal. Within the rainy season, leaf changes in annuals and perennials can be anticipated and intensified in the simulation of rainy years, contrary to what was observed in dry years, being late and less intense. Such temporal and structural responses

may or may not be a result of efficient strategies for greater tolerance in vegetative growth responses in extremely dry or rainy years.

Keywords: climate change, functional traits, tropical dry forests, water stress, morphophysiological responses, phenology.

1. INTRODUÇÃO

Em ambientes semiáridos a disponibilidade hídrica nos solos das florestas varia principalmente em função da heterogeneidade temporal e espacial dos regimes pluviométricos (THOMEY et al., 2011; ALBUQUERQUE et al., 2012; MIRANDA et al., 2014). Em adição, outros fatores podem atuar em conjunto modificando a disponibilidade de água para as plantas, como o grau de infiltração do solo (inclinação, textura e estrutura do solo) e cobertura da vegetação (manutenção, melhoria da estabilidade e permeabilidade do solo, evapotranspiração), dentre outros (FEHMI e KONG et al., 2012; YE et al., 2016; HUANG et al., 2013; BUTTERFIELD et al., 2016).

Atualmente, é conhecido que alterações anuais no ritmo das chuvas (regularidade, distribuição e quantitativo) têm afetado a estrutura e o funcionamento das florestas de ambientes secos (WU et al., 2010; THOMEY et al., 2011; ESTIARTE et al., 2016; GIBSON-FORTY et al., 2016; PIETRE et al., 2017). Além disso, o prolongamento da ausência das chuvas gera condições de estresse hídrico para a planta, provocando alterações nas repostas de seus traços funcionais (DÍAZ et al., 2013; GARCÍAS et al., 2014; NOCK et al., 2016). Entre tais respostas encontram-se mudanças no ritmo fenológico (RICHARDSON et al., 2013; ZEPPEL et al., 2014; TAKENO, 2016), limites no crescimento dos tecidos em expansão (MIRANDA et al., 2009; BERNAL et al., 2011; MULLER et al., 2011; TARDIEU et al., 2011, 2014), declínios nos processos reprodutivos (CHACO et al., 2013; BECERRA, 2014; YOUSFI et al., 2015), menor acúmulo de carbono e menor produtividade (FAY et al., 2008; ANDEREGG et al., 2015; CORREIA et al., 2016; ESTIARTE et al., 2016). Entretanto, as respostas das herbáceas podem também divergir das tendências citadas, como aumento da produção de folhas e diâmetro do caule (WANG et al., 2009) e aumento na produção de flores e frutos diante de níveis de semiaridez, para garantir uma produção significativa de sementes (XIE et al., 2016).

Em resposta às condições de estresse hídrico muitas espécies possuem adaptações ou estratégias de ajustes que são positivas e eficientes para a economia de água (CHAVES, 2002; JONGEN et al., 2015). As herbáceas, por exemplo, podem desenvolver mecanismos de ajustes categorizados em escape (espécies anuais) ou tolerância (espécies perenes) à seca (MORENO et al., 2008; OLIVEIRA et al., 2015; KOOYERS et al., 2015). É possível ainda ocorrer variação na intensidade das respostas das plantas dentro de cada característica funcional (VALLADARES et al., 2008, XU et al., 2010), sendo algumas altamente plásticas, como por exemplo, redução na área foliar (ARAÚJO et al., 2007; LU et al., 2010; YOUSFI et al., 2015), o que sugere a existência de uma relação de *trade-off*, na qual os recursos

obtidos pelas plantas são alocados para manutenção de estratégias que maximize a sobrevivência em condições adversas do meio (BONGERS et al., 2017).

Na busca de compreender as respostas funcionais das plantas aos efeitos do estresse hídrico alguns estudos adotaram simulações de chuvas a longo e curto prazo (WU et al. 2010;; VICCA *et al.*, 2014; SPENCE et al. 2015), visando projetar o destino dos ecossistemas naturais diante de cenários futuros com reduções ou aumento de precipitações (MIRANDA, et al. 2011; ESTIARTE et al., 2016; PIETRE et al., 2017). Em tais estudos, existem grandes dificuldades em controlar todas as variáveis que influenciam a disponibilidade de água no solo para a planta (HOLMGREN et al., 2012), as quais tornam a velocidade de resposta das plantas mais rápida ou lenta (ARAÚJO et al., 2008; BAEZ et al., 2013; HOLMGREN et al., 2012), mas que devem ser fortemente investigadas, dentre elas: a) total anual e a frequência da precipitação, capacidade de retenção de água do solo; b) variações na incidência de luminosidade; c) presença de *micro-habitats* que possam reter água e oferecer condições favoráveis ao crescimento das plantas; d) as interações de facilitação ou de competição entre as plantas (ARAÚJO et al. 2005; FEHMI e KONG et al., 2012; SOLIVERES e MAESTRE, 2014; ANDRADE et al., 2015; SILVA et al., 2015).

Todavia, apesar das dificuldades, os estudos que manipulam a disponibilidade de água para o vegetal, sejam em condições de campo ou de laboratório, são de extrema importância para elaboração de modelos preditivos de respostas biológicas (WU et al., 2010; MIRANDA et al., 2011). Sobretudo, se considerarmos as mudanças climáticas, decorrentes do aquecimento global, previstas nos relatórios da IPCC (2007; 2013), que apontam para um aumento da temperatura média global em torno de 2° a 7° C até o final deste século e maior imprevisibilidade na precipitação. Assim, a precipitação poderá ser extremamente reduzida ou elevada, com tendência de ocorrer redução de até 30% no quantitativo das chuvas das regiões subtropicais, o que pode levar a um aumento de aridez nos ambientes áridos e semiáridos (XU et al., 2010; WU et al., 2010; DAI, 2013).

As consequências das mudanças climáticas previstas são altamente preocupantes para as florestas semiáridas, como em ecossistemas de caatinga, pois a dinâmica destas florestas já reflete fortemente a estocasticidade e irregularidades das chuvas (ARAÚJO et al., 2007; ALBUQUERQUE et al., 2012). A variação anual e interanual de precipitação tem efeito significativo na riqueza de espécies e estrutura das florestas maduras e jovens, pois o excesso de chuvas ou a ausência do sinal chuvoso por dias consecutivos pode reduzir a taxa de emergência de plântulas (ANDRADE et al., 2015), aumentar a taxa de mortalidade das populações (SANTOS et al., 2013; SILVA et al., 2015), gerar variações na chuva de sementes

(SOUZA et al., 2014), reduzir o tamanho da área foliar das plantas (ARAÚJO et al., 2008), modificar a fenologia e o período de reprodução das plantas (AMORIM et al., 2009; LIMA et al., 2010), explicar parte da riqueza e densidade de sementes do banco do solo (SANTOS et al., 2013b) e reduzir a riqueza de espécies herbáceas das florestas, as quais podem ter ocorrência pulsada no tempo (REIS et al., 2006; SILVA et al., 2015). Logo, o efeito de uma redução de 30% das chuvas deverá afetar o sistema de inter-relações (biótico \rightleftharpoons biótico \rightleftharpoons abiótico) e, conseqüentemente todo o funcionamento destes ecossistemas (SPENCE et al., 2015; WADE et al. 2017).

Diante dos fatos previamente expostos, este estudo admite por hipótese que as mudanças extremas nos padrões das chuvas modificam as relações de *trade-off* das plantas, alterando a alocação de recursos nos traços funcionais vegetativos e reprodutivos. Esperamos ocorrer retardos ou inibição no ritmo fenológico e reduções na morfometria (vegetativa e reprodutiva) e na produtividade das plantas dos ambientes semiáridos à medida que reduz os quantitativos de precipitações. Considerando que a riqueza de espécies herbáceas é elevada nestes ambientes (ARAÚJO et al., 2005) e que o ciclo de vida das mesmas possa interferir em suas respostas de ajuste a redução da disponibilidade de água, esperamos ainda encontrar respostas diferenciadas entre herbáceas anuais e perenes. Especificamente pretendemos responder as seguintes questões: (i) reduções e aumento simulado de chuvas históricas moldam as respostas fenológicas vegetativa e reprodutiva de herbáceas da caatinga? (ii) ocorrem reduções morfométricas no crescimento (vegetativo e reprodutivo) e na produção de folhas, flores, frutos e sementes com a redução de precipitação? (iii) Herbáceas anuais e perenes da caatinga respondem de forma similar a redução de disponibilidade de água?

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Respostas funcionais do componente herbáceo de ecossistemas semiáridos frente às variações na disponibilidade hídrica

Os traços funcionais são características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas ou comportamentais que influenciam o desempenho ou a aptidão do organismo (NOCK et al., 2016). Deste modo, exclusivamente os traços de repostas influenciam a habilidades das espécies para colonizar e prosperar em habitats, além de persistir frente a mudanças climáticas futuras. Alguns exemplos destas repostas incluem o tamanho de sementes (relacionadas à capacidade de recrutamento sob diferentes regimes de perturbação), a espessura da casca (conferindo tolerância ao fogo) e o tamanho da folha (levando a diferentes balanços térmicos) (DÍAZ et al., 2013). Os traços funcionais das plantas

podem ser utilizados como bons indicadores, aumentando a capacidade de predição dos efeitos das mudanças climáticas, como também na compreensão dos processos ecológicos e funcionamento dos ecossistemas. Sendo estes de essencial importância na elaboração de parâmetros que poderão ser utilizados para conservação e restauração de habitats perturbados, sejam elas por ações antrópicas ou climáticas (FEHMI e KONG et al., 2012; BAEZ et al., 2013; NOCK et al., 2016).

Nas regiões semiáridas, o quantitativo de água disponível para as espécies vegetais é um fator que promove alterações estruturais e funcionais na vegetação de seus ecossistemas, variando principalmente em função da heterogeneidade espacial e temporal dos regimes de chuvas (GARIGLIO et al., 2010; ALBUQUERQUE et al., 2012; MIRANDA et al., 2014; ZEPPEL et al., 2014). Diante das variações bruscas no recurso hídrico disponível é possível ocorrer variação na intensidade das respostas das plantas dentro de cada característica funcional (VALLADARES et al., 2008, XU et al., 2010). Algumas das características apresentam elevada plasticidade, sugerindo a existência de uma relação de *trade-off*, na qual os recursos obtidos pelas plantas são alocados para a manutenção de estratégias que maximize a sobrevivência em condições adversas (BONGERS et al., 2017). Diante disso, existe uma preocupação em quais os traços respondem de forma rápida ou tardia e que podem ser utilizados como ferramenta para compreender o complexo funcionamento destas florestas (NOCK et al., 2016). Buscando entender as variações desta plasticidade fenotípica dos traços funcionais de plantas listaremos alguns estudos que abordam: “Como as espécies vegetais do estrato herbáceo respondem as variações da disponibilidade hídrica, mediadas por alterações naturais ou manipuladas das chuvas e diferentes gradientes de umidade no solo, com ênfase nas respostas comportamentais (fenológicas), morfofuncionais e ecofisiológicas”.

2.1.1. Respostas fenológicas frente às variações nos padrões das chuvas em ecossistemas semiáridos

A fenologia é o estudo das fases do ciclo de vida de plantas e sua ocorrência no espaço e no tempo (BAWA, 1983; RICHARDSON et al., 2013; MORELLATO et al., 2010, 2013). Segundo Morellato et al. (2016) a fenologia é uma importante ferramenta para a compreensão da influência climática sobre a vegetação e para o entendimento das interações entre plantas e animais, abrangendo possíveis alterações na biodiversidade. Além disso, a fenologia é necessária para a elaboração de parâmetros indispensáveis à preservação e exploração do uso racional das espécies, conciliando aspectos econômicos e a sustentabilidade. Assim, abordaremos a seguir estudos fenológicos em plantas de várias florestas de ambientes

semiáridos e sua relação com os fatores abióticos, com ênfase no fator hídrico, apontando as tendências das respostas funcionais nas fenofases vegetativa e reprodutiva.

Em áreas tropicais com clima sazonal, onde as estações secas e chuvosas são bem definidas, o ritmo fenológico vegetativo e reprodutivo de espécies vegetais está relacionado diretamente à disponibilidade de água nestes ambientes (WILLIAMS-LINERA e MEAVE, 2002; MIRANDA et al., 2009, MORELLATO et al., 2013; RICHARDSON et al., 2013; ZEPPEL et al., 2014; MIRANDA et al., 2014). Este comportamento também é atribuído ao fator temperatura (MENZEL et al., 2006; SCHLEIP et al., 2008; VOLDER et al., 2013), bem como à umidade relativa do ar (SEGHIERI et al., 2009), fotoperíodo (TAKENO, 2016), dentre outros. O desempenho destas espécies pode ser ajustado e adaptado às mudanças de curto prazo, não afetando os processos fenológicos diante das variações temporais de chuva (CARVALHO e SARTORI, 2015; JONGEN et al., 2015).

Na vegetação de caatinga, uma floresta seca que abrange o nordeste brasileiro e parte de minas gerais, as plantas lenhosas destes ambientes tendem a ajustar-se às variações sazonais do clima adotando estratégias positivas e eficientes para economia de água, sincronizando a produção de folhas, floração, frutificação, dispersão, germinação, crescimento, acúmulo de água no caule, incremento e mortalidade populacional no período chuvoso (MACHADO et al., 1997; ARAÚJO et al., 2007; SILVA et al., 2008; LIMA e RODAL, 2010; OLIVEIRA et al. 2015). Outro exemplo destes ambientes são as espécies herbáceas terófitas, estrategicamente adaptadas a estas condições de semiaridez com ciclo de vida compreendido no período chuvoso na vegetação de caatinga (ARAÚJO et al., 2002; ARAÚJO et al., 2005). Enquanto as geófitas armazenam nutrientes em suas raízes e permanecem em latência no solo, suprimindo qualquer estrutura que contenha um meristema visível no período de seca (CORNELISSEN et al., 2003; KHODOROVA e BOITEL-CONTI, 2013), podendo também ser considerada uma forma de evasão provocada pelo estresse hídrico (MORENO, 2008). Ambas (terófitas e geófitas) podem pulsar no tempo e apresentar mudanças na densidade entre anos, possivelmente correlacionado as variações interanuais nos totais pluviométricos (REIS et al., 2006; SILVA et al., 2015).

Em estudos no cerrado, uma savana brasileira, a alternância das estações climáticas definem os padrões de crescimento de herbáceas, sendo os períodos chuvosos associados aos padrões da floração e frutificação (BATALHA e MARTINS, 2004; GOTTSBERGER e SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006). Avaliando os eventos reprodutivos de 366 espécies de plantas do cerrado de microhabitats ciliares Silva et al. (2011) mostraram

correlações positivas da disponibilidade de umidade do solo e variáveis climáticas, como a precipitação.

Em uma série de estudos de 1995 a 2008 envolvendo espécies herbáceas anuais e perenes em uma pastagem no semiárido montanhoso dos Estados Unidos, constatou que 75% das 32 espécies tiveram mudanças no ritmo fenológico reprodutivo, antecipando gradativamente o período de floração anualmente, influenciados pelas variações pluviométricas (LESICA e KITTELSON, 2010). Em concordância, Parmesan (2006) realizando estudos com mais de 400 espécies vegetais nos diferentes hábitos de regiões temperadas e tropicais, revelou uma tendência para florescimento precoce em resposta à mudança climática. Em adição, Duneel e Travers (2010) realizaram estudos fenológicos durante quatro anos em conjunto com as observações históricas feitas na região de Dakota do Norte (EUA), relatando as primeiras datas de floração de espécies vegetais em todos os hábitos entre 1910 e 1961. Os mesmos constataram que 75% de 178 espécies observadas apresentaram mudanças fenológicas em função das variações da temperatura ou precipitação, sendo que 5% a 17% destas espécies mudaram significativamente a sua primeira época de floração seja mais cedo seja mais tarde em relação ao século anterior.

De um modo geral, o ritmo fenológico da floração e frutificação em situações de deficiência hídrica ou em florestas cujos solos estejam mais expostos a incidência direta da luz pode ser antecipado (MENZEL et al., 2006; SHARP et al., 2009; MATESANZ, et al. 2009; SOUZA et al., 2014; KAZAN e LYON, 2016; TAKENO, 2016), retardado (PRIETO et al., 2008; CRIMMINS et al., 2010; SU et al., 2013) ou sofrer inibição (YOUSFI et al., 2015), mostrando que as respostas das plantas podem divergir. Em consequência destas variações temporais dos eventos reprodutivos, poderá haver uma dessincronização do período de floração e frutificação com o ciclo de vida de animais e assim afetar os processos de polinização (CACHO et al., 2013; LESICA e KITTELSON, 2010; MORELLATO et al., 2016), além de promover efeitos negativos em herbívoros que dependem das espécies para a alimentação (STENSETH e MYSTERUD, 2002; SAAVEDRA et al., 2003) e que auxiliam na dispersão dos frutos. Todavia, sob algumas circunstâncias, alterar o tempo de floração e emissão de folhagens pode ser vantajoso para muitas espécies, utilizando esta estratégia como forma de evitar o ataque de insetos (KAZAN, 2016; MORELLATO et al., 2016).

Diante destas afirmações supracitadas, sobre as respostas fenológicas das plantas de ambientes semiáridos em função de alteração nos regimes de chuvas, mostra-se o quanto os estudos têm avançado nas florestas tropicais, buscando não somente entender a interferência da sazonalidade, como também as variações interanuais do clima e suas aplicações, sejam elas

na conservação, manejo ou restauração de habitats perturbados. Tal questão contribui significativamente para construção e delineamento de modelos preditivos do funcionamento dos sistemas biológicos terrestres, que especificamente para as espécies vegetais são baseados nas respostas do passado para compreender o futuro funcionamento destas florestas diante das oscilações no clima.

No próximo tópico faremos uma breve revisão de estudos fenológicos de espécies herbáceas localizadas em florestas tropicais secas da região Neotropical, que foram realizados nos últimos 11 anos (2009-2020), buscando entender quais foram fenofases analisadas com mais frequência e a duração dos experimentos.

2.1.2. Mapeamento científico dos estudos fenológicos de espécies herbáceas de florestas secas da região neotropical

Este tópico centra-se na fenologia de herbáceas numa visão panorâmica dos estudos realizados em 11 anos (2009-2020) em florestas tropicais secas na região Neotropical, visando sua importância para estudos em mudanças climáticas e conservação dos trópicos. Realizamos um mapeamento científico, utilizando as bases de registro de citações “Web of Science”. Nesta base de dados foram utilizados os seguintes descritores em português e inglês: “Região Neotropical”, “Neotrópicos”, “florestas tropicais secas”, “florestas secas”, “florestas sazonalmente secas”, “semi-árido”, “fenologia”, “herbáceo”, “erva”, “grama”, “dry tropical forests”, “dry forests”, “seasonally dry forests”, “semi-arid”, “phenology”, “herbaceous”, “herb”, “grass”. Todos os descritores foram utilizados nos campos de pesquisa “Tópico”, ou seja, não especificando o local de busca nos artigos, podendo ser no título, no resumo, ou em todo corpo do artigo. Utilizamos na busca os operadores booleanos “OR” E “AND”. O “Google Acadêmico” foi utilizado para buscas de artigos em revistas nacionais que geralmente não estão presentes na “Web of Science”. Definimos um prazo de busca em 11 anos e filtramos os trabalhos das seguintes áreas e subáreas do conhecimento que estejam relacionados a botânica e áreas correlatas. Destes trabalhos, fizemos uma leitura prévia do título, resumo e métodos, e a partir dos seguintes critérios de inclusão os artigos foram selecionados: a) trabalhos publicados entre 2009 e 2020; b) local de estudo em florestas tropicais secas na região Neotropical; d) presença de dados fenológicos vegetativos e/ou reprodutivos nestes estudos; e) herbáceas nativas como objeto de estudo. Utilizamos o software *Statistica* para a construção dos gráficos. Analisamos nestes trabalhos os seguintes pontos: a) qual Ecossistema ou Bioma estudado; b) qual a duração dos estudos (curto prazo:

até um ano; longo prazo: mais de um ano); c) quais fenofases analisadas; d) se descreviam o modo de vida; d) se faziam correlações das fenofases entre fatores bióticos e abióticos;

Nestes 11 anos, o maior número de publicações com foco em estudos fenológicos do componente herbáceo na região Neotropical, foi em 2011, atingindo apenas 14% dos trabalhos publicados (Figura 1). Verificamos um decréscimo dos estudos de 2012 a 2018, não ultrapassando 8%. Todavia, apenas em 2019 e 2020, houve um ligeiro aumento com 12% de artigos publicados com a referida temática (Figura 1). Entre os locais em que os trabalhos foram feitos estão áreas de proteção ambiental, parque natural, RPPNs, montanhas, estações ecológicas, serra e mata/floresta/fragmentos.

Entre os Biomas ou Ecossistemas em que as pesquisas foram realizadas, o Cerrado supera com cerca de 50% dos trabalhos, seguido da Caatinga com 20% e do Chaco com apenas 4% (Figura 2). É importante destacar que, muitas das florestas foram caracterizadas apenas como ambientes Savânicos (4%) ou variações na terminologia de floresta tropical seca (Figura 2). Destes trabalhos, apenas 4% foram realizados em ambientes controlados, que coletavam as sementes das espécies herbáceas, germinavam em estufas e manipulavam os fatores que ocorriam nos ambientes naturais (AGUIAR et al. 2020). A maioria (96%) foram realizados com observações diretas em ambientes naturais (FLORENCIO et al. 2009; CORTÉS-FLORES et al. 2020).

A maioria dos estudos é de curta duração (76%) não ultrapassando um ano de monitoramento do experimento, fato que pode estar relacionado ao rápido ciclo de vida ou curto estágio reprodutivo dessas espécies herbáceas (Figura 3a). Grande parte dos estudos não especificou o modo de vida das espécies herbáceas (64%) (Figura 3b). Apenas 36% dos trabalhos especificaram que utilizaram as espécies perenes como objeto de estudo (QUIRINO; MACHADO, 2014; RAMOS et al., 2014), seguido das espécies anuais com 12% (Figura 3b). Ressaltamos que havia estudos envolvendo os dois componentes herbáceos, tanto o transitório quanto o permanente (TORRES et al., 2011). Os estudos de comunidade se destacaram representando 80% dos trabalhos, por segundo os estudos populacionais com cerca 20% (Figura 3c).

As fenofases reprodutivas foram as mais investigadas, sendo a fenofase de floração presente em 96% dos trabalhos realizados, seguido da frutificação (68%), e dispersão dos frutos e sementes (24%; Figura 4a). As fenofases vegetativas foram às menos investigadas, o brotamento e abscisão das folhas juntas não chegaram a 16% destes estudos (Figura 4a). A maioria dos trabalhos correlacionavam as fenofases vegetativas e reprodutivas aos fatores abióticos (76%), sendo os bióticos (28%) poucos correlacionados (Figura 4b).

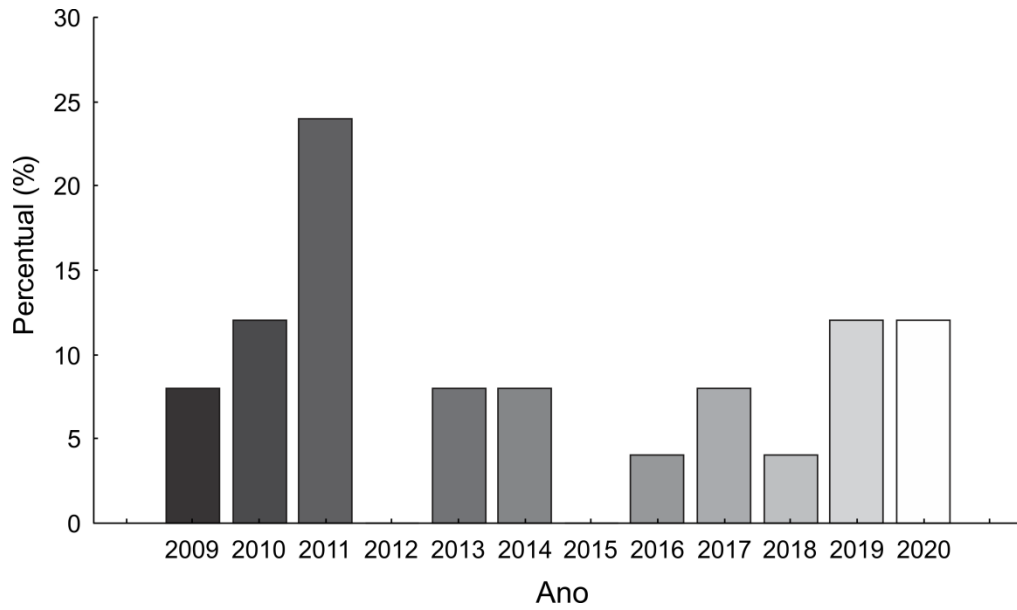


Figura 1 - Percentual em cada ano dos estudos fenológicos de espécies herbáceas em florestas tropicais secas da região Neotropical.

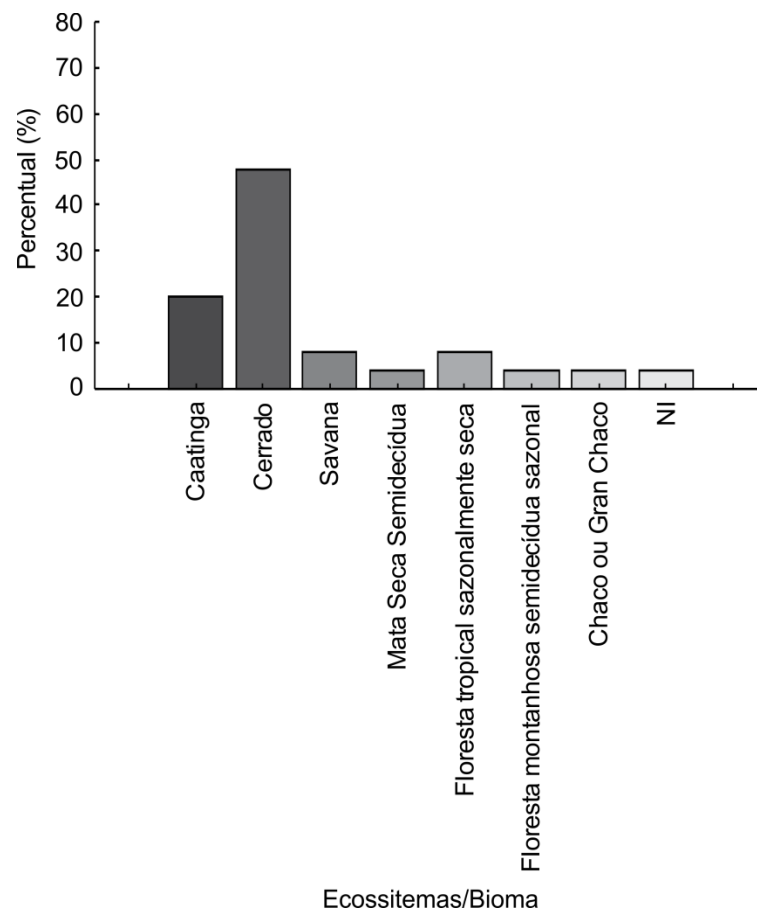


Figura 2 - Percentual por Ecosistemas/Bioma/Florestas dos estudos fenológicos de espécies herbáceas da região Neotropical. NI = não informado.

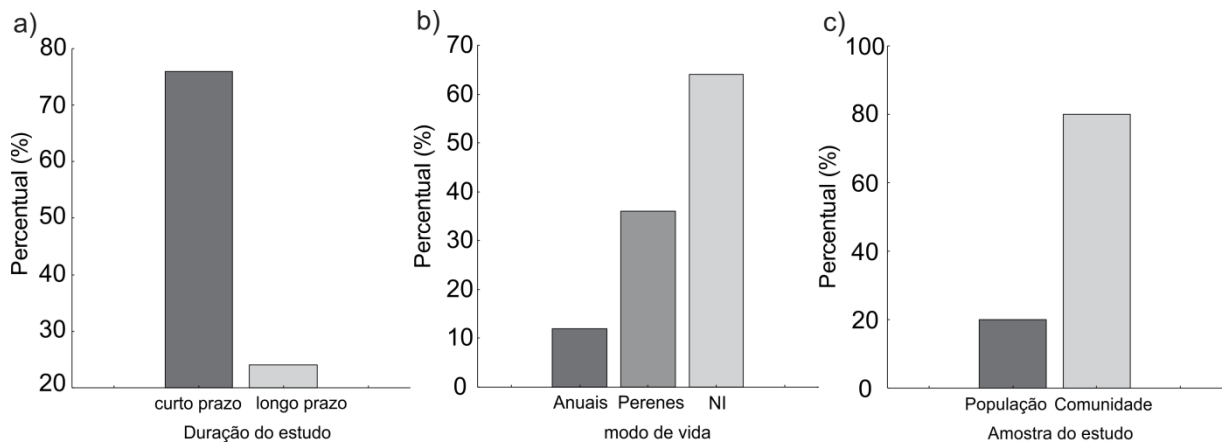


Figura 3 - Percentual dos estudos fenológicos de espécies herbáceas em florestas tropicais secas da região Neotropical. (a) Duração do monitoramento dos estudos; (b) Modo de vida das espécies herbáceas; (c) Nível de organização amostrado nos estudos; NI = não informado.

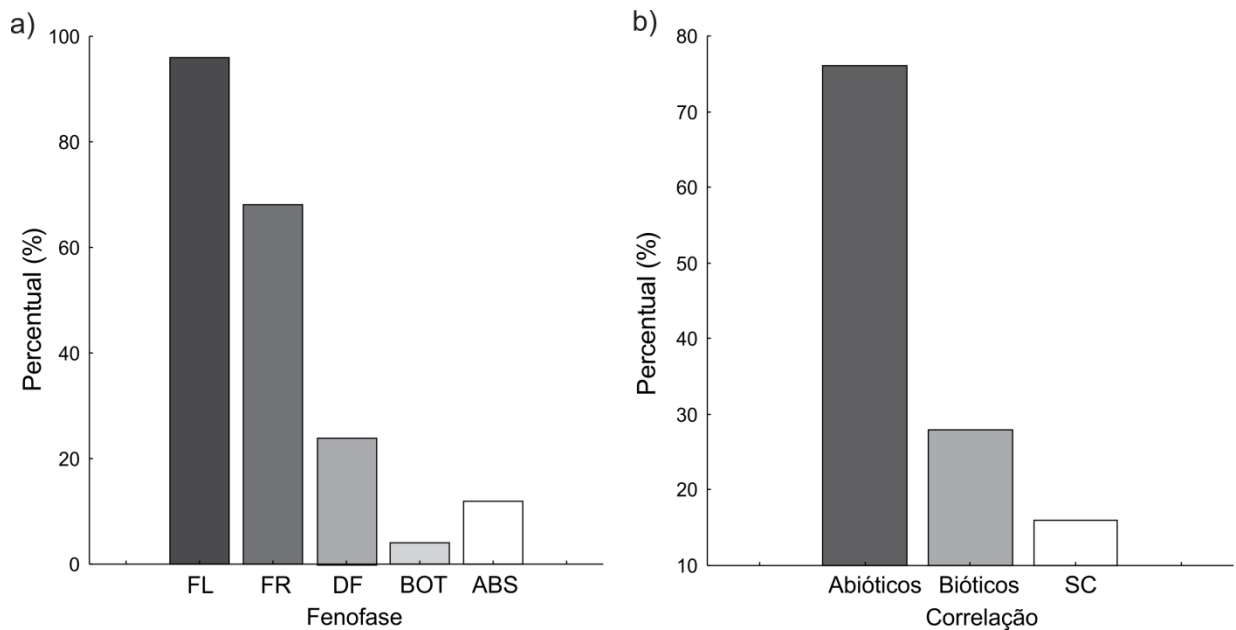


Figura 4 – (a) Fenofases investigadas nos estudos fenológicos de espécies herbáceas em florestas tropicais secas da região Neotropical. (b) Correlações realizadas nos estudos fenológicos entre as fenofases e os fatores bióticos e/ou abióticos. SC= sem correlação.

Verificamos que a maioria das publicações, com foco neste tema, concentrou-se em 2011, com um baixo percentual ao longo dos anos, mostrando que ainda são poucos os investimentos no entendimento do ciclo de vida do componente herbáceo nas florestas secas dos Neotrópicos e as relações com as mudanças emergentes do clima. O Cerrado representou

um número significativo destes estudos, sendo necessários maiores investimentos em outros ecossistemas, como exemplo o Chaco e a Caatinga e demais não explorados. A maioria dos trabalhos foram realizados através de observações diretas nos ambientes naturais e prevalecem os estudos de curta duração não ultrapassando um ano de monitoramento do experimento. Assim, sugerimos que os estudos em longo prazo sejam realizados com mais frequência, pois podem gerar um maior entendimento dos impactos das mudanças globais emergentes no ciclo de vida das espécies. É importante ressaltar que a manipulação dos fatores abióticos e bióticos com base nas previsões das mudanças climáticas nos experimentos controlados, pode ser relevante para se conhecer o funcionamento e destino destas florestas secas. Grande parte dos estudos não especificou o modo de vida das espécies herbáceas e os estudos de comunidade e se destacaram. As fenofases reprodutivas foram as mais investigadas e a maioria dos trabalhos correlacionavam as fenofases aos fatores abióticos. As fenofases vegetativas foram bastante negligenciadas nestes estudos, bem como as correlações entre os fatores bióticos, podendo ser foco de pesquisa nos próximos anos.

2.1.3. Respostas ecofisiológicas em herbáceas de ambientes semiáridos frente às variações nos níveis de disponibilidade hídrica

Segundo Lambers et al. (1998), a Ecofisiologia é uma ciência integradora que envolve conhecimentos ecológicos, morfológicos, fisiológicos, genéticos, químicos e físicos, sendo avaliada pelas respostas comportamentais das plantas às condições ambientais. De acordo com Araújo et al. (2005), as respostas Ecofisiológicas refletem os níveis de estresse bióticos e abióticos, aos quais as plantas estão sujeitas durante o seu ciclo de vida. Outro ramo de estudo recentemente difundido entre os cientistas é a Ecohidrologia que revela como padrões espaciais da vegetação exercem controles em gradientes horizontais e verticais na umidade do solo. O *feedback* pode afetar a dinâmica da vegetação através de seus efeitos sobre o estabelecimento e o crescimento das plantas, bem como sobre processos fenológicos (CHOLER et al., 2010), as interações competitivas e os processos sucessionais (ASBJORNSEN et al., 2011).

As respostas da planta à escassez de água são complexas, envolvendo mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios. No campo, essas respostas podem ser sinergicamente ou antagonicamente modificadas pela superposição de outros estresses (CHAVES et al. 2002). Assim como em muitas espécies arbóreas, as herbáceas presentes nas regiões semiáridas desenvolvem mecanismos ou estratégias categorizadas em escape à seca ou tolerância como respostas de ajustes as condições do déficit hídrico (CHAVES et al., 2002; NOGUEIRA et al.,

2005; ARAÚJO, 2005; MORENO et al., 2008; KOOYERS, 2015). No mecanismo de escape, as plantas herbáceas anuais apresentam ciclo reprodutivo curto, adaptadas à produção de um banco de sementes no período chuvoso, garantindo a perpetuação das espécies no período seco. Essa estratégia de fuga pode contar com a reprodução bem-sucedida, ocorrendo uma maior taxa de crescimento, armazenamento eficiente e uso de reservas para produção de sementes (CHAVES et al., 2003; NOGUEIRA et al., 2005; MORENO et al., 2008; KOOYERS, 2015). Exemplos de herbáceas que apresentam estratégias de escape à seca são as espécies terófitas que completam todo seu ciclo de vida no período chuvoso (ARAÚJO et al., 2002; ARAÚJO et al., 2007).

No mecanismo de tolerância à seca em baixo potencial hídrico, as herbáceas podem manter ativos os processos biológicos armazenando nutrientes, permanecendo em latência no solo, suprimindo qualquer estrutura que contenha um meristema visível no período de seca, podendo também ser considerada uma forma de evasão do estresse hídrico (MORENO et al., 2008). Dentre as herbáceas que apresentam estas estratégias, estão as espécies perenes, no caso as geófitas, consideradas espécies dormentes (KHODOROVA e BOITEL-CONTI, 2013).

No mecanismo de tolerância à seca com alto potencial hídrico, as plantas reduzem a transpiração, como economia hídrica, através do fechamento dos estômatos, mudanças na área foliar, senescências das folhas mais velhas e aumento da capacidade de absorção da água em regiões mais profundas do solo, investindo no prolongamento das raízes (CHAVES et al. 2002; XU et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2015).

De modo geral, em relação aos aspectos vegetativos, na maioria dos vegetais, um déficit hídrico durante as fases vegetativas pode ser refletido em reduções drásticas do crescimento de tecidos em expansão (PEÑUELAS et al., 2004; MORENO et al., 2008; MIRANDA et al., 2009; BERNAL et al., 2011; MULLER et al., 2011; TARDIEU et al., 2011; TARDIEU, 2014), afetando a produtividade do vegetal, em termos de acúmulo de carbono (CORREIA et al., 2016; GIBSON-FORTY, 2016). Assim, apresentando menores valores em altura, redução nas características foliares e aceleração da maturidade física da população (YOUSFI et al., 2015; WANG et al., 2009). Na Caatinga, uma floresta seca brasileira, as herbáceas apresentaram reduzidas alturas e diâmetro, quando comparadas entre anos, influenciados pelas variações na distribuição dos regimes de chuva (REIS et al., 2006; BECERRA, 2014). Desta forma, acredita-se que o menor quantitativo de chuva tem um efeito negativo maior do que a redução da frequência deste índice (GIBSON-FORTY, 2016).

Uma das fortes explicações difundidas entre os cientistas sobre a redução drástica do crescimento de herbáceas e arbustos nas condições de déficit hídrico é provocado pelo declínio das respostas estomáticas, gerando limites na absorção de CO₂ e por fim, redução da atividade fotossintética (CHAVES et al., 2002; XU, 2010; OSAKABE, 2014). Além disso, a produção dos hormônios etileno e hormônio ácido abscísico (ABA) são também responsáveis por regular as respostas das plantas ao déficit hídrico, controlando o crescimento de espécies vegetais em condições de seca (GOLLDACK, 2014).

Em relação às respostas reprodutivas, o efeito das variações temporais, bem como diferentes níveis de administração hídrica, podem provocar declínios na produção de flores, frutos e sementes em subarbustos e herbáceas perenes do semiárido tanto em ambientes naturais, quanto em manipulados (BORCHERT, 1994; PÉREZ et al., 2006; ARAÚJO et al., 2007; MORELLATO et al., 2013; BECERRA, 2014; ZEPPEL et al., 2014; MIRANDA et al., 2014; YOUSFI et al., 2015). Todavia, nestas florestas semiáridas, podem existir espécies vegetais ajustadas, que desenvolvem estratégias produzindo maior quantidade de flores e maior produção de sementes, conferindo maior sucesso reprodutivo, porém, níveis críticos de aridez promovem uma tendência de redução em todos os atributos (XIE et al., 2016).

Uma série de estudos realizados com pequenos arbustos no semiárido mediterrâneo, mantidos em déficit hídrico, mostrou reduções significativas na quantidade de flores produzidas, dentre eles, a espécie *Dorycnium pentaphyllum* Rchb, que apresentou redução de 40% a 44% na quantidade de flores produzidas. Com relação à *Elaeagnus multiflora* Thund. foi constatada inflorescências com 15% a 23% em reduções na densidade de flores (CHACO et al., 2013). Su et al. (2013), realizando estudos com *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., herbácea que vivem sob a limitação de água em regiões europeias e asiáticas, mostraram que a menor disponibilidade hídrica também reduziu o número e tamanho das flores, comprimentos de órgãos florais, sobretudo no comprimento dos estames e pistilos, bem como, anteras e o desenvolvimento do pólen foram afetados, resultando numa diminuição na produção de sementes. Corroborando com os dados apresentados, Sharp et al. (2009), afirmam que a permanência da deficiência hídrica durante o desenvolvimento das flores, pode antecipar a antese em botões prematuros. Assim também, pode ocorrer reduções nos quantitativos e inibição do desenvolvimento dos grãos de pólen (SINCLAIR e JAMIESON, 2006), que leva à esterilidade masculina (BARNABÁS et al., 2008), ou então ocorrer à produção de grãos pólen mal desenvolvidos que apresentam dificuldades de adesão à superfície do estigma, impedindo o crescimento do tubo polínico (FRANCHI et al., 1996).

Nos últimos anos, é crescente o interesse nos estudos de traços funcionais, sendo estes comportamentais (fenológicos), morfológicos e fisiológicos de espécies vegetais, no reconhecimento de sua importância para a ciência como indicador de impactos provocados pelas mudanças climáticas (RICHARDSON et al., 2013; MORELLATO et al., 2016) e projetar cenários futuros de alterações comportamentais e estruturais das florestas semiáridas (ESTIARTE et al., 2016). Além disso, os traços funcionais são imprescindíveis para o desenvolvimento de práticas de manejo e restauração de habitats perturbados, pois o padrão climático das regiões secas constitui um forte fator de influência nas condições de sobrevivência (ARAÚJO et al., 2005). Apesar de poucos, os estudos fenológicos em herbáceas de florestas semiáridas serem ínfimos, estes devem ser dadas mais ênfases, principalmente pelo fato de ser o componente dominante destes ecossistemas. Estes novos estudos devem buscar compreender os seguintes questionamentos: (a) quais são as mudanças comportamentais (fenológicas) vegetativas e reprodutivas de herbáceas diante das variações sazonais e interanuais tanto em campo (ambientes naturais) quanto em simulações realizadas em laboratório; (b) buscar explicações das alterações no período ou data das fenofases de herbáceas e correlacionar às interações de fatores bióticos e abióticos; (c) impacto da alteração da atividade e intensidade de cada fenofase destas espécies no funcionamento de todo o ecossistema; (d) Respostas-chaves para entendimento de possíveis alterações climáticas e ferramentas para recuperação de habitats perturbados.

2.1.4. Estudos de simulação das precipitações de ecossistemas áridos e semiáridos: Abordagens experimentais da pesquisa sobre mudanças climáticas

Mudanças transitórias e permanentes na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas áridos e semiáridos são provocadas por alterações temporais e espaciais na disponibilidade hídrica no solo das florestas (FAY et al, 2008; THOMEY et al., 2011; BAEZ et al., 2013; ESTIARTE et al., 2016). Este efeito é mediado por mudanças interanuais e intranuais nos padrões de precipitações destas regiões, que por sua vez, apresentam distribuição estocástica e irregular (ALBUQUERQUE et al., 2012; MIRANDA et al. 2014; SPENCE et al. 2015; SILVA et al., 2015; YE et al., 2016). Além das variações nos regimes de chuvas, outros fatores afeta o gradiente de umidade no solo das florestas e possuem uma relação de interdependência, sendo estes: a) infiltração de água, incluindo a inclinação do terreno, textura e estrutura do solo (FEHMI e KONG et al., 2012; YE, et al. 2016); b) cobertura da vegetação, que atua na manutenção, melhoria da estabilidade e permeabilidade

do solo (HUANG et al, 2013; BUTTERFIELD et al., 2016), c) áreas que sofreram perturbações antrópicas (áreas antropogênicas) que apresentam alterações nas condições microclimáticas e edáficas (PEREIRA et al., 2003; ARAÚJO et al., 2005; GELLRICH et al., 2007; LOPES et al., 2012), dentre outros fatores.

Existem características ou traços funcionais das plantas sensíveis às alterações nos quantitativos e distribuição temporal das chuvas que são utilizadas como bons indicadores, aumentando a capacidade de predição dos efeitos das mudanças climáticas (FAY, et al. 2008; BAEZ et al., 2013; SPENCE et al. 2015; YE et al., 2016; NOCK et al., 2016). Mensurar e avaliar os traços funcionais diante de mudanças no clima aumenta nossa compreensão sobre os processos ecológicos da vegetação e proporciona parâmetros que poderão ser utilizados para conservação e restauração de habitats perturbados (FEHMI e KONG et al., 2012; NOCK et al., 2016).

Como exemplo de respostas estruturais sensíveis ao indivíduo, citadas no ítem anterior, tem-se as variações morfofuncionais do crescimento em altura, área foliar, densidade das raízes de plantas de florestas secas, que respondem rapidamente aos estímulos de precipitação alterada, traduzindo-se em mudanças na produtividade dos ecossistemas (ANDEREGG et al ., 2015, ESTIARTE et al., 2016), ou seja, dinâmicas no fluxo de carbono no ambiente e vegetal (FAY et al., 2008; THOMEY et al., 2011). Que por sua vez, parece ser mais dependente da alteração da frequência do que nos quantitativos das precipitações, gerando efeito global significativo sobre a cobertura vegetal. Isto é explicado devido o fato de que a água proveniente do aumento de eventos únicos de precipitação não pode ser totalmente utilizada pelas plantas nas regiões semiáridas, por conta da alta evaporação causada por uma combinação de fatores, sendo estes a alta irradiação solar, estrutura e composição do solo (areia) e vento (SPENCE et al., 2015; YE et al., 2017). Em adição, estudos fenológicos da floração e frutificação, indicam tendências funcionais e expressam mudanças temporais no ciclo reprodutivo sob o estímulo de precipitações reduzidas, através da antecipação ou até mesmo completa inibição dos eventos (TAKENO, 2016). No geral, a literatura afirma que estes padrões intraespecíficos provem de respostas plásticas à variação ambiental, decorrente da diferenciação genética transferida de forma hereditária. Acreditando assim, que as plantas podem desenvolver um reporte ou memória aos períodos críticos de secas e precipitações dos anos anteriores, como exemplo, a limitação do crescimento nos anos posteriores devido ao estresse hídrico no passado (WIEGAND, 2004; XU et al., 2010).

As mudanças climáticas previstas nos relatórios da IPCC (2007; 2013) apontam tendência de aumento da temperatura média global de 2° a 7° C até o final deste século, além

de precipitações extremas, com altos e reduzidos percentuais de chuva. Para as regiões subtropicais semiáridas existem muitas divergências nos estudos, todavia predomina a tendência de reduções nos quantitativos das chuvas com mais frequência e intensidade, aumentando assim os gradientes de aridez destes ecossistemas (WU et al., 2010; DAI, 2013). Sabe-se que estas mudanças, podem restringir os processos demográficos e estádios de desenvolvimento de plantas de florestas secas que são críticos para a regeneração natural destes ecossistemas, em consequência limitando a persistência e expansão geográfica das florestas secas para todo século XXI (PETRIE et al. 2017). Como exemplo, algumas evidências em caatinga (florestas semiárida do Brasil) e florestas de outras regiões semiáridas, apontam que o prolongamento da escassez hídrica no período seco ou dentro da estação chuvosa, tem gerado impactos negativos intraespecíficos (taxa de emergência, estabelecimento e crescimento de plântulas, densidade, sobrevivência das populações) e interespecíficos (diversidade e abundância relativa das comunidades de plantas anualmente) (REIS et al., 2006; FEHMI e KONG et al., 2012; SANTOS et al., 2013a; SPENCE et al., 2015; SILVA et al., 2015). Além disso, a nível interespecífico, estudos evidenciam que a coexistência de muitas espécies vegetais pelos diferentes nichos que ocupam em regiões semiáridas depende das flutuações do clima (YE et al., 2017; WADE et al. 2017). Assim, podendo existir estratégias em que grupos de plantas adotam interações de facilitação diante de níveis críticos de aridez para sobrevivência das espécies, determinada pela hipótese de gradiente de estresse (SOLIVERES e MAESTRE, 2014; BUTTERFIELD et al., 2016). Portanto, a negatividade no balanço hídrico para os próximos anos é evidente nas florestas secas e pode afetar em cadeia todo funcionamento e sistema de inter-relações (biótico \rightleftharpoons biótico \rightleftharpoons abiótico) destes ecossistemas (SPENCE et al., 2015; WADE et al. 2017).

Para encontrar tendências nas repostas funcionais das plantas sensíveis ao aumento da negatividade e positividade do balanço climático, alguns estudos adotam as simulações das chuvas a longo e curto prazo, isolando o fator hídrico, como alternativas às abordagens experimentais da pesquisa de mudanças climáticas. Para isso, este sistema depende de experimentos altamente manipulativos em campo ou estufas, sendo uma ferramenta valiosa para projetar o destino dos ecossistemas naturais sob futuros cenários de queda ou aumento de precipitação (WU et al. 2010; ESTIARTE et al., 2016; MIRANDA, et al. 2011). Já que em condições naturais de campo (interior das florestas) manter os níveis de água no solo constante ou avaliar os padrões de distribuição das chuvas indutor das mudanças nas repostas funcionais do ecossistema, pode ser uma interação incontrolável e quase impossível (HOLMGREN et al., 2012). Pelo fato que, outras variáveis (capacidade variável do solo em

reter a umidade, variações na incidência de luminosidade, presença de microhabitats que possam reter água e oferecer condições favoráveis ao crescimento da planta, interações de facilitação ou competição entre grupos de plantas) podem interagir com a disponibilidade da água, tornando a velocidade de resposta das plantas mais rápida ou lenta (ARAÚJO et al. 2005; FEHMI e KONG et al., 2012; RICHARDSON et al., 2013; SOLIVERES e MAESTRE, 2014; SILVA et al., 2016). Deste modo, os experimentos de manipulação das precipitações que ainda são ínfimos, são altamente necessários devido à variabilidade e imprevisibilidade das futuras projeções de precipitação. Essas experiências podem elucidar os impactos das flutuações extremas do clima em uma gama de cenários possíveis de ambientes xéricos e méxicos, manipulando não apenas a quantidade de precipitação, mas também alterando o tempo de precipitação, frequência, intensidade e sazonalidade (WU et al., 2010).

Os estudos de simulações das chuvas utilizam vários métodos para recriar as condições naturais, através de estratégias realizadas em campo que alteram os quantitativos das chuvas de anos em vigência, em parcelas abertas (chuvas adicionais), abrigos de chuvas, cortinas deslizantes ou exclusão de passagem (MIRANDA et al., 2011; VICCA *et al.*, 2012, 2014; SPENCE et al., 2015; YE et al., 2017). Como também, manipulando as precipitações históricas (anos úmidos, medianos e secos) em estufas ou casas de vegetação (FEHMI e KONG et al., 2012; MIRANDA et al., 2014), o que pode também ser realizado em abrigos de chuvas em campo. Ambos os experimentos podem ainda simular os eventos chuvosos administrando a água de forma contínua ou episódica, ou seja, pulsando a administração hídrica para simular a distribuição temporal das chuvas e se aproximar do que ocorre em condições naturais (SPENCE et al., 2015; MIRANDA et al., 2009, 2014). Outro método amplamente empregado é a capacidade de retenção hídrica do solo utilizada para manter os níveis de água estabelecidos em uma simulação da redução ou aumento do gradiente de umidade do solo que ocorre em campo, ou mesmo para aclimatar as plantas que irão receber o estresse abiótico (SOUSA et al. 2000; HOLMGREN et al., 2012; AGUIAR et al., 2017).

Nestes estudos a administração hídrica geralmente é baseada nos quantitativos totais de chuvas, recriando condições de secas ou aumento de umidade, respectivamente, reduzindo ou acrescentando água de forma manual ou automatizada, em parcelas abertas ou fechadas. Entretanto, uma das maiores lacunas encontrados nestes experimentos é recriar com fidelidade a distribuição das chuvas de anos úmidos ou secos, administrando a água nos intervalos em que ocorreu no passado, uma situação um pouco complicada pelas suas irregularidades. Todavia, estudos sugerem que a distribuição dos eventos de chuvas possuem impactos diferentes nas respostas de plantas de regiões semiáridas, do que os quantitativos

totais de precipitação, sendo este mais amplamente utilizado para tendenciar a administração hídrica. Deste modo, as simulações acabam recriando uma realidade diferenciada do que acontecem em ecossistemas secos, gerando respostas distintas nos traços funcionais das plantas às variações ambientais. Já afirmava Wu et al., (2010) norteando as pesquisas, mostrando que os experimentos não devem manipular somente a quantidade de precipitação, mas também alterar o tempo de precipitação, frequência, intensidade e sazonalidade. Mesmo sabendo que a probabilidade da distribuição dos eventos ocorrerem de igual modo ao que foi registrado no passado é mínima, porém existem flutuações no clima previstas para mais ou para menos (resposta extremas), chegando próximo ao ocorrido, ou até mesmo mais drástico. Contudo, o entendimento das respostas das plantas do passado, diante destas oscilações, é importante para projetar cenários futuros nas repostas funcionais dos ecossistemas diante das mudanças previstas no clima, que são projetadas em amplitudes extremas, devido ao aquecimento global. Estas pesquisas acabam por identificar traços sensíveis às mudanças no meio e que podem ser utilizadas como indicadores de alterações no clima.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, U.P.; ARAÚJO, E.L.; EL-DEIR, A.C.A.; LIMA, A.L.A.; SOUTO, A.; BEZERRA, B.M.; MOURA, G.J.B. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. *The Scientific World Journal*, vol. 2012, p.1-18, 2012.
- AMORIM, I.L.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ARAÚJO, E.L. Fenologia de Espécies Lenhosas da caatinga do Seridó, RN. *Revista Árvore*, v. 33, p. 491-499, 2009.
- ANDEREGG, W.R.; SCHWALM, C.; BIONDI, F.; CAMARERO, J.J.; KOCH, G.; LITVAK, M.; OGLE, K.; SHAW, J.D.; SHEVLIAKOVA, E.; WILLIAMS, A.P.; LOBO, A.; ZIACO, E.; PACALA, S. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, v. 349, n. 6247, p. 528–532, 2015.
- ANDRADE, J.R.; SILVA, K.A.; SANTOS, J.M.F.F.; SANTOS, D.M.; GUERRA, T. P.; ARAÚJO, E.L. Influence of microhabitats on the performance of herbaceous species in areas of mature and secondary forest in the semiarid region of Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, v. 63, p. 357-368, 2015.
- ARAGÓN, C.F.; ESCUDERO, A.; VALLADARES, F.. Stress-induced dynamic adjustments of reproduction differentially affect fitness components of a semi-arid plant. *Journal of Ecology*, v. 96, n. 1, p. 222-229, 2008.

- ARAÚJO, E.L. Estresses abióticos e bióticos como forças modeladoras da dinâmica de populações vegetais da caatinga (ISBN 8587459201). In: Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira; Elcida de Lima Araújo; Lília Gomes Willadino; Uidede Maaaze Tiburcio Cavalcante. (Org.). Estresses Ambientais: danos ou benéficos em plantas (ISBN 8587459201). 1ed. Recife: MXM Gráfica e Editora, 2005, v. 1, p. 50-64.
- ARAÚJO, E.L.; NOGUEIRA, R.J.M.C. ; SILVA, S.I. ; SILVA, K.A. ; SANTOS, A.V.C.; SANTIAGO, G. A. . Ecofisiologia de plantas da caatinga e implicações na dinâmica das populações e do ecossistema (ISBN 9788578190224). In: Moura, A.N.; Araújo, E.L; Albuquerque, U.P. (Org.). *Biodiversidade, potencial econômico e processos ecofisiológicos em ecossistemas nordestinos* (aceito). Recife: Comunigraf/Nupea, v. 1, p. 329-361, 2008.
- ARAÚJO, E.L.; ALBUQUERQUE, U.P.; CASTRO, C.C. Dynamics of Brazilian caatinga - a review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems & Communities*, vol.1, p. 15-29, 2007.
- ARAÚJO, E.L.; SILVA, K.A.; FERRAZ, E.M.N.; SAMPAIO, E.V.D.S.B.; SILVA, S.I. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de caatinga, Caruaru, PE, Brasil. *Acta bot. bras.*, v. 19, n. 2, p. 285-294, 2005.
- ARAÚJO, E.L.; SILVA, S.L.; FERRAZ, E.M.N. Herbáceas da Caatinga de Pernambuco. In: SILVA, J. M., TABARELLI, M. *Diagnóstico da biodiversidade do estado de Pernambuco*. SECTMA, Recife, pp.183-206, 2002.
- ASBJORNSEN, H.; GOLDSMITH, G.R.; ALVARADO-BARRIENTOS, M.S.; REBEL, K.; VAN OSCH, F.P.; RIETKERK, M.; GOMEZ-TAGLE, A. Ecohydrological advances and applications in plant–water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology*, v. 4, n. 1-2, p. 3-22, 2011.
- BÁEZ, S.; COLLINS, S.L.; POCKMAN, W.T.; JOHNSON, J.E.; SMALL, E.E. Effects of experimental rainfall manipulations on Chihuahuan Desert grassland and shrubland plant communities. *Oecologia*, v. 172, n. 4, p. 1117-1127, 2013.
- BARNABÁS, B.; J., K.; FEHÉR, A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, cell & environment*, v. 31, n. 1, p. 11-38, 2008.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a cerrado site. *Brazilian Journal of Biology*, vol.64, n.2, p. 201-209, 2004.
- BECERRA, J.A.B. Influence of the rainfall seasonal variability in the caatinga vegetation of ne Brazil by the use of time-series. *Journal of Hyperspectral Remote Sensing*, v. 4, n. 1, p. 31-44, 2014.

- BENARD, R.B.; TOFT, C.A. Effect of Seed Size on Seedling Performance in a Long-Lived Desert Perennial Shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, v. 168, n. 7, p. 1027-1033, 2007.
- BENINCASA, M. M. P. Análise de crescimento de plantas: noções básicas. Jaboticabal: UNESP, 2004. 41p.
- BERNAL, M.; ESTIARTE, M.; PEÑUELAS, J. Drought advances spring growth phenology of the Mediterranean shrub *Erica multiflora*. *Plant Biology*, v. 13, n. 2, p. 252-257, 2011.
- BLUM, A. Towards standard assays of drought resistance in crop plants. *Production in Water-Limited Environments*, p. 29, 2000.
- BONGERS, F.J.; OLMO, M.; LOPEZ-IGLESIAS, B.; ANTEN, N.P.; VILLAR, R. Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites. *Plant Biology*. V. 19, n. 3, p. 386–395, 2017.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.
- BRIGGS, G.E.; KIDD, F.; WEST, C. A quantitative analysis of plant growth. part II. *Ann. Appl. Biol.*, v.7, n.2/3, p.202-23, 1920.
- BUGBEE, G. Growth, analyses and yield components. In: Salysbury, F. B. (Ed.). *Units, Symbols and Terminology for plant physiology*, Oxford University Press. 1996.
- BUTTERFIELD, B.J.; BRADFORD, J.B.; ARMAS, C.; PRIETO, I.; PUGNAIRE, F.I. Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. *Functional Ecology*, v. 30, n. 1, p. 10-19, 2016.
- CACHO, M.; PEÑUELAS, J.; LLORET, F. Reproductive output in Mediterranean shrubs under climate change experimentally induced by drought and warming. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 15, n. 6, p. 319-327, 2013.
- CARVALHO, F. S.; SARTORI, A. L. B. Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. *Journal of Vegetation Science*, v. 26, n. 2, p. 302-311, 2015
- CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional plant biology*, vol. 30, n. 3, p. 239-264, 2003.

- CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P.; OSÓRIO, M.L.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of botany*, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.
- CHERUTH, A.J.; KURUP, S.S.; SUBRAMANIAM, S. Variations in hormones and antioxidant status in relation to flowering in early, mid, and late varieties of date palm (*Phoenix dactylifera*) of United Arab Emirates. *The Scientific World Journal*, v. 2015, 2015.
- CHOLER, P. A; CHOLER, P.; SEA, W.; BRIGGS, P.; RAUPACH, M.; LEUNING, R. Simple ecohydrological model captures essentials of seasonal leaf dynamics in semi-arid tropical grasslands. *Biogeosciences*, v. 7, n. 3, p. 907-920, 2010.
- CORNELISSEN J.H.C.; LAVOREL S.; GARNIER E.; DÍAZ S.; BUCHMANN M.; GURVICH D.E.; REICH P.B.; STEEGE H.; MORGAN H.D.; VAN DER HEIJDEN M.G.A.; PAUSAS J.G.; POORTER H.A. handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 51, p. 335-380, 2003.
- CORNELISSEN, J.H.C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DIAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D.E.; PAUSAS, J.G. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.
- CORREIA, A.C.; COSTA-E-SILVA, F.; DUBBERT, M.; PIAYDA, A.; PEREIRA, J. S. Severe dry winter affects plant phenology and carbon balance of a cork oak woodland understorey. *Acta Oecologica*, v. 76, p. 1-12, 2016.
- CRIMMINS, T.M.; CRIMMINS, M.A.; DAVID BERTELSEN, C. Complex responses to climate drivers in onset of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *Journal of Ecology*, v. 98, n. 5, p. 1042-1051, 2010.
- DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, v. 3, n. 1, p. 52-58, 2013.
- DÍAZ, S.; PURVIS, A.; CORNELISSEN, J.H.; MACE, G. M.; DONOGHUE, M. J.; EWERS, R.M.; PEARSE, W.D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, v. 3, n. 9, p. 2958-2975, 2013.
- ESTIARTE, M.; VICCA S.; PEÑUELAS, J.; BAHN, M.; BEIER, C.; EMMETT, B.A.; FAY, P.A.; HANSON, P.J.; HASIBEDER, R.; KIGEL, J.; KRÖEL-DULAY, G.; LARSEN, K. S.; LELLEI-KOVÁCS, E.; LIMOUSIN, J.; OGAYA, R.; JEAN-MARC

- OURCIVAL, J.; REINSCH, S.; SALA, O.E.; SCHMIDT, I.K.; STERNBERG, M.; TIELBÖRGER, K.; TIETEMA, A.; JANSSENS, I.A. Few multi-year precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. *Global change biology*, v.22, n.7, p. 2570-2581, 2016.
- FAY, P.A.; KAUFMAN, D.M.; NIPPERT, J.B.; CARLISLE, J.D.; HARPER, C.W. Changes in grassland ecosystem function due to extreme rainfall events: implications for responses to climate change. *Global Change Biology*, v. 14, n.7, p. 1600-1608, 2008.
- FEHMI, J.S.; KONG, T.M. Effects of soil type, rainfall, straw mulch, and fertilizer on semi-arid vegetation establishment, growth and diversity. *Ecological Engineering*, v. 44, p. 70-77, 2012.
- FRANCHI, G.G.; FRANCHI, G.G.; BELLANI, L.; NEPI, M.; PACINI, E. Types of carbohydrate reserves in pollen: localization, systematic distribution and ecophysiological significance. *Flora*, v. 191, p. 143-159, 1996.
- GARCÍA, C.A.M.; SCHELLBERG, J.; EWERT, F.; BRÜSER, K.; CANALES-PRATI, P.; LINSTÄDTER, A.; PERELMAN, S. B. Response of community-aggregated plant functional traits along grazing gradients: insights from African semi-arid grasslands. *Applied vegetation science*, v. 17, n. 3, p. 470-481, 2014.
- GARIGLIO, M. A.; GARIGLIO, M.A.; SAMPAIO, E.D.S.; CESTARO, L.A.; KAGEYAMA, P.Y. *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga. Serviço Florestal Brasileiro-SFB*, 2010.
- GIBSON-FORTY, E.V.; BARNETT, K.L.; TISSUE, D.T.; POWER, S.A. Reducing rainfall amount has a greater negative effect on the productivity of grassland plant species than reducing rainfall frequency. *Functional Plant Biology*, v. 43, n. 4, p. 380-391, 2016.
- GOLLDACK, D.; LI, C.; MOHAN, H.; PROBST, N. Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks. *Abiotic Stress: Molecular Genetics and Genomics*, p. 15, 2014.
- GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation, Vol. II. *Pollination and seed dispersal*. Reta Verlag, Ulm, 2006.
- HOSOKAWA, R.T.; MOURA, J.B.; CUNHA, U.S. *Introdução ao manejo e economia de florestas*. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 1998.162p.

- HUANG, Jun.; WU, P.; ZHAO, X. Effects of rainfall intensity, underlying surface and slope gradient on soil infiltration under simulated rainfall experiments. *Catena*, v. 104, p. 93-102, 2013.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). Climate change: The physical science - summary for policy makers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change basis. *Agenda*, v. 6, n. 07, p. 333, 2007.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). Climate change: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. 2013.
- JONGEN, M.; HELLMANN, C.; UNGER, S. Species-specific adaptations explain resilience of herbaceous understorey to increased precipitation variability in a Mediterranean oak woodland. *Ecology and evolution*, v. 5, n. 19, p. 4246-4262, 2015.
- KAUL, V.; KOUL, A.K. Sex expression and breeding strategy in *Commelina benghalensis* L. *Journal of biosciences*, v. 34, n. 6, p. 977-990, 2009.
- KAUL, V.; SHARMA, N.; KOUL, A.K. Reproductive effort and sex allocation strategy in *Commelina benghalensis* L., a common monsoon weed. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 140, n. 4, p. 403-413, 2002.
- KAZAN, K.; LYONS, R. The link between flowering time and stress tolerance. *Journal of experimental botany*, v. 67, n. 1, p. 47-60, 2016.
- KHODOROVA, N.V.; BOITEL-CONTI, M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes. *Plants*, v. 2, n. 4, p. 699-711, 2013.
- KOOYERS, N.J. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant Science*, v. 234, p. 155-162, 2015.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. *Plant physiological ecology*. New York: Springer-Verlag, 1998. 540p.
- LANDRUM J.V. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? *Taxon*, v. 51, p. 463-473, 2002.
- LANDRUM, J.V. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? *Taxon*, v. 51, n. 3, p. 463-473, 2002.

- LELIÈVRE, F.; SEDDAIU, G.; LEDDA, L.; PORQUEDDU, C.; VOLAIRE, F. Water use efficiency and drought survival in Mediterranean perennial forage grasses. *Field Crops Research*, v. 121, n. 3, p. 333-342, 2011.
- LESICA, P.; KITTELSON, P.M. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*, v. 74, n. 9, p. 1013-1017, 2010.
- LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. The phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, v. 73, p. 1363-1373, 2010.
- LIMA, E.N.; SILVA, K.A.; SANTOS, J.M.F.F.; ANDRADE, J.R.; SANTOS, D.M.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ARAÚJO, E. L. Influência da sazonalidade na fenologia e na dinâmica populacional da *Euphorbia insulana* Vell. (Euphorbiaceae) em uma área de caatinga, Pernambuco (ISBN 9788579170713). In: Albuquerque, U.P., Moura, A.N., Araújo, E.L. (Org.). *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Bauru SP: Bauru, v. II, p. 365-384, 2010.
- LIMA, L.C.P., QUEIROZ, L.P., TOZZI, A.M.G.D.A.; LEWIS, G.P. A Taxonomic Revision of *Desmodium* (Leguminosae, Papilionoideae) in Brazil. *Phytotaxa*, v. 169, n. 1, p. 1-119, 2014.
- LLORENS, L.; PENUELAS, J.; ESTIARTE, M.; BRUNA, P. Contrasting growth changes in two dominant species of a Mediterranean shrubland submitted to experimental drought and warming. *Annals of Botany*, v. 94, n. 6, p. 843-853, 2004.
- LOPES, C.G.R.; FERRAZ, E.M.N.; Castro, C.C.; LIMA, E.N.; SANTOS, J.M.F.F.; ARAÚJO, E.L. Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. *Forest Ecology and Management*, vol. 271, p.115-123, 2012.
- LU, N.; CHEN, S.; WILSKE, B.; SUN, G.; CHEN, J. Evapotranspiration and soil water relationships in a range of disturbed and undisturbed ecosystems in the semi-arid Inner Mongolia, China. *Journal of Plant Ecology*, v. 4, n. 1-2, p. 49-60, 2011.
- MACHADO, I.C.; BARROS, L.M.; SAMPAIO, E.V.S.B. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica*. vol. 29, p. 57-68, 1997.
- MAGALHÃES, A. C. N. Análise quantitativa do crescimento. In: FERRI, M. G. Fisiologia vegetal. São Paulo, EPU, 1985. V.1, p.363 - 50.

- MÄKELÄ, P.; MCLAUGHLIN, J.E.; BOYER, J.S. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. *Annals of Botany*, v. 96, n. 5, p. 939-949, 2005.
- MARTÍNEZ, J.P.; Lutts, S.; Schanck, A.; Bajji, M.; Kinet, J. M. Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L? *Journal of plant physiology*, v. 161, n. 9, p. 1041-1051, 2004.
- MATESANZ, S.; ESCUDERO, A.; VALLADARES, F. Impact of three global change drivers on a Mediterranean shrub. *Ecology*, v. 90, n. 9, p. 2609-2621, 2009.
- MATTHEWS, J.F.; KETRON, D.W.; ZANE, Sandra F. The biology and taxonomy of the *Portulaca oleracea* L. (Portulacaceae) complex in North America. *Rhodora*, p. 166-183, 1993.
- MENZEL, A.; SPARKS, T.H.; ESTRELLA, N.; KOCH, E.; AASA, A.; AHAS, R.; CHMIELEWSKI, F.M. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global change biology*, v. 12, n. 10, p. 1969-1976, 2006.
- MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO, BRASIL. Regras para análise de sementes/Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília: Mapa/ACS, 2009. 399 p.
- MIRANDA, J.; JORQUERA, M.J.; PUGNAIRE, F. I. Phenological and reproductive responses of a semiarid shrub to pulsed watering. *Plant ecology*, v. 215, n. 7, p. 769-777, 2014.
- MIRANDA, J.; PADILLA, F.M.; PUGNAIRE, F.I. Response of a Mediterranean semiarid community to changing patterns of water supply. *Perspectives in plant ecology, Evolution and Systematics*, v. 11, n. 4, p. 255-266, 2009.
- MORELLATO L.P.C., ALBERTI L.F., HUDSON I.L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: Hodson I.I., Keatley N.R. (Eds), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*. New York, *Springer Netherlands*, p. 339-359, 2010.
- MORELLATO, L.P.C. As estações do ano na floresta. in: LEITÃO FILHO, H.F. & MORELLATO, L.P.C. (Orgs.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Campinas: UNICAMP, pp.187-192, 1995.
- MORELLATO, L.P.C.; ALBERTON, B.; ALVARADO, S. T.; BORGES, B.; BUISSON, E.; CAMARGO, M. G.G.; MENDOZA, I. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, v. 195, p. 60-72, 2016.

- MORELLATO, L.P.C.; CAMARGO, M.G.G.; GRESSLER, E. A review of plant phenology in South and Central America. In: Phenology: An Integrative Environmental Science. *Springer Netherlands*, p. 91-113, 2013.
- MORENO, M.; GULÍAS, J.; LAZARIDOU, M.; MEDRANO, H.; CIFRE, J. Ecophysiological strategies to overcome water deficit in herbaceous species under Mediterranean conditions. *Cahiers Options Méditerranéennes*, v. 79, p. 247-256, 2008.
- MULLER, B.; PANTIN, F.; GÉNARD, M.; TURC, O.; FREIXES, S.; PIQUES, M.; GIBON, Y. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, v. 62, n. 6, p. 1715-1729, 2011.
- NOCK, C.A.; VOGT, R. J.; BEISNER, B.E. Functional Traits. *eLS*. p.1–8, 2016
- NOGUEIRA, R.J.M.C. et al. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M. C. et al. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2005.500p.
- OKELLO, J.; SSEGAWA, P. Medicinal plants used by communities of Ngai Subcounty, Apac District, northern Uganda. *African Journal of Ecology*, v. 45, p. 76-83, 2007.
- OLIVEIRA, C.C.; ZANDEVALLI, R. B., LIMA, A. L. A., & RODAL, M. J. N. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. *Austral Ecology*, v. 40, n. 1, p. 40-49, 2015.
- OLIVEIRA, C.C.; ZANDEVALLI, R.B.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. *Austral Ecology (Print)*, vol. 40, pp. 40-49, 2015.
- OSAKABE, Y.; SHINOZAKI, K.; TRAN, L.S.P. Response of plants to water stress. *Frontiers in plant science*, v. 5, p. 86, 2014.
- PARMESAN, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, p. 637-669, 2006.
- PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; SANTOS, L.A.M. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semi-decídua no sudeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, vol. 25, n.2, p.183-194, 2002.
- PENUELAS, J.; GORDON, C.; LLORENS, L.; NIELSEN, T.; TIETEMA, A.; BEIER, C.; GORISSEN, A. Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north–south European gradient. *Ecosystems*, v. 7, n. 6, p. 598-612, 2004.

- PÉREZ, E.M.; MAR WEISZ, M.; LAU, P.; BULLA, L. Granivory, seed dynamics and suitability of the seed-dish technique for granivory estimations in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, v. 22, n. 03, p. 255-265, 2006.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY N.; DÍAZ S.; GARNIER E.; LAVOREL S.; POORTER H.; JAUREGUIBERRY P.; BRET-HARTE M.S.; CORNWELL W.K.; CRAINE J.M.; GURVICE D.E.; URCELAY C.; VENEKLAAS E.J.; REICH P.B., POORTER L.; WRIGHT I.J.; RAY P.; ENRICO L.; PAUSAS J.G.; VOZ A.C.; DUCHMANN N.; FUNES G.; QUÉTIER F.; HODGSON J.G.; THOMPSON K.; MORGAN H.D.; STEEGE H.; VAN DER HEIJDEN M.G.A.; SACK L.; BLONDER B.; POSCHLOD P.; VAIERETTI M.V.; CONTI G.; STAYER A.C.; AQUINO S.; CORNELISSEN J.H.C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 61, p. 167-234, 2013.
- PETRIE, M.D.; BRADFORD, J.B.; HUBBARD, R.M.; LAUENROTH, W.K.; ANDREWS, C.M.; SCHLAEPFER, D.R. Climate change may restrict dryland forest regeneration in the 21st century. *Ecology*, v.8, n.6, p. 1548–1559, 2017
- PETTIGREW, W.T.; HEITHOLT, J.J.; VAUGHN, K.C. Gas exchange differences and comparative anatomy among cotton leaf-type isolines. *Crop Science, Madison*, v.33, n.6, p.1295- 1299, 1993.
- POMPELLI, M. F. et al. Allometric models for non-destructive leaf area estimation of *Jatropha curcas*. *Biomass and Bionergy*, Oxford, v. 36, p. 77-85, 2012.
- PRIETO, P. PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; ESTIARTE, M. Precipitation-dependent flowering of *Globularia alypum* and *Erica multiflora* in Mediterranean shrubland under experimental drought and warming, and its inter-annual variability. *Annals of botany*, v. 102, n. 2, p. 275-285, 2008.
- RADFORD, P.J. Growth analysis formulae: their use and abuse. *Crop Science*, v.7, n.3, p.171-175, 1967.
- REIS, A.M.S.; ARAÚJO, E.L.; FERRAZ, E.M.N.; MOURA, A.N. Inter-annual variations in the population structure of an herbaceous of caatinga vegetation in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, v.3, p.497-508, 2006.
- RICHARDSON, A.D.; KEENAN, T. F., MIGLIAVACCA, M., RYU, Y., SONNENTAG, O.; TOOMEY, M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*. vol. 169, p.156–173, 2013.

- SAAVEDRA, F.; INOUE, D.W.; PRICE, M.V.; HARTE, J. Changes in flowering and abundance of *Delphinium nuttallianum* (Ranunculaceae) in response to a subalpine climate warming experiment. *Global Change Biology*, v. 9, n. 6, p. 885-894, 2003.
- SANTOS, D.M.; SILVA, K.A.; ALBUQUERQUE, U.P.; SANTOS, J. M.F.F.; LOPES, C.G.R.; ARAÚJO, E.L. Can spatial variation and inter-annual variation in precipitation explain the seed density and species richness of the germinable soil seed bank in a tropical dry forest in north-eastern Brazil? *Flora*, 208, 445-452, 2013b.
- SANTOS, J.M.F.F.; SANTOS, D.M.; LOPES, C.G.R.; SILVA, K.A.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ARAÚJO, E.L. Natural regeneration of the herbaceous community in a semiarid region in Northeastern Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment (Print)*. vol.185, p.1-16, 2013a.
- SANTOS, M.V.F.D.; LIRA, M.D.A.; JUNIOR, D.; BATISTA, J.C.; GUIM, A.; MELLO, A.C.L.D.; CUNHA, M.V.D. Potential of Caatinga forage plants in ruminant feeding. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 39, p. 204-215, 2010.
- SHARP, R.G.; ELSE, M.A.; CAMERON, R.W.; DAVIES, W.J. Water deficits promote flowering in *Rhododendron* via regulation of pre and post initiation development. *Scientia Horticulturae*, v. 120, n. 4, p. 511-517, 2009.
- SILVA, K.A.; ANDRADE, J. R., SANTOS, J.M.F.F.D.; LOPES, C.G.R., FERRAZ, E.M.N., ALBUQUERQUE, U.P., ARAÚJO, E.L. Effect of temporal variation in precipitation on the demography of four herbaceous populations in a tropical dry forest area in Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, v. 63, n. 4, p. 903-914, 2015.
- SILVA, K.A.; LIMA, E.M.; SANTOS, J.M.F.F.; ANDRADE, J.R.; SANTOS, D.M.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ARAÚJO, E.L. Dinâmica de gramíneas em uma área de caatinga de Pernambuco-Brasil pp. 105-129. 2008. In: MOURA, A.N.; ARAÚJO, E.L.; ALBUQUERQUE, U.P. (Eds.). *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Recife: Editora Comunigraf.
- SINCLAIR, T.R.; JAMIESON, P.D. Grain number, wheat yield, and bottling beer: An analysis. *Field Crops Res.*, vol. 98, pp. 60–67, 2006.
- SOLIVERES, S.; MAESTRE, F.T. Plant–plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, v. 16, n. 4, p. 154-163, 2014.
- SOUZA J.T.; FERRAZ E.M.N.; ALBUQUERQUE U.P.; ARAÚJO E.L. Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? *Plant Biology*, v. 16, p. 748-756, 2015.

- SOUZA, A.L.; SCHETTINO, S.; JESUS, R.M. Natural regeneration dynamics of a secondary dense ombrophylous forest, after vine cutting at Vale do Rio Doce S.A. Natural Reserve in Espírito Santo, Brazil. *Revista Árvore*, vol.26, n.4, p.411-419, 2002.
- SPENCE, L.A.; LIANCOURT, P.; BOLDGIV, B.; PETRAITIS, P.S.; CASPER, B.B. Short-term manipulation of precipitation in Mongolian steppe shows vegetation influenced more by timing than amount of rainfall. *Journal of Vegetation Science*, v. 27, n.2, 2015.
- STENSETH, N.C.; MYSTERUD, A. Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 99, n. 21, p. 13379-13381, 2002.
- STOCKER, T.F.; QIN, D.; PLATTNER, G.K.; TIGNOR, M.; ALLEN, S.K.; BOSCHUNG, J.; MIDGLEY, B.M. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. *Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2013.
- SU, Z.; MA, X.; GUO, H.; SUKIRAN, N.L.; GUO, B.; ASSMANN, S.M.; MA, H. Flower development under drought stress: morphological and transcriptomic analyses reveal acute responses and long-term acclimation in Arabidopsis. *The Plant Cell*, v. 25, n. 10, p. 3785-3807, 2013.
- TAKENO, K. Stress-induced flowering: the third category of flowering response. *Journal of Experimental Botany*, v. 67, n. 17, p. 4925-4934, 2016.
- TARDIEU, F. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Drought phenotyping in crops: From theory to practice*, p. 42, 2014.
- TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Current opinion in plant biology*, v. 14, n. 3, p. 283-289, 2011.
- THOMEY, M.L.; COLLINS, S.L.; VARGAS, R.; JOHNSON, J.E.; BROWN, R.F.; NATVIG, D.O.; FRIGGENS, M.T. Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, v. 17, n. 4, p. 1505-1515, 2011.
- VALERIO, R.; RAMÍREZ, N. Depresión exogámica y biología reproductiva de *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertner (Portulacaceae). *Acta Botanica Venezuelica*, v. 26, n. 2, p. 111-124, 2003.

- VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J.M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, v. 176, p. 749–63, 2007.
- VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M.A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological application *Journal of Ecology*, v.94, p. 1103–1116, 2006.
- VICCA, S.; BAHN, M.; ESTIARTE, M.; VAN LOON, E.E.; VARGAS, R.; ALBERTI, G.; BORKEN, W. Can current moisture responses predict soil CO₂ efflux under altered precipitation regimes? A synthesis of manipulation experiments. *Biogeosciences*, v.11, p. 2991–3013, 2014.
- VICENTE-SERRANO, S.M.; GOUVEIA, C.; CAMARERO, J.J.; BEGUERÍA, S.; TRIGO, R.; LÓPEZ-MORENO, J. I.; MORÁN-TEJEDA, E. Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 110, n. 1, p. 52-57, 2013.
- WADE, R. N., KARLEY, A. J., JOHNSON, S. N., & HARTLEY, S. E. Impact of predicted precipitation scenarios on multitrophic interactions. *Functional Ecology*, 2017.
- WANG, Y.H.; HE, W.M.; YU, F.H.; ZHANG, L.L.; CUI, Q.G.; CHU, Y.; DONG, M. Brushing effects on the growth and mechanical properties of *Corispermum mongolicum* vary with water regime. *Plant Biology*, v. 11, n. 5, p. 694-700, 2009.
- WIEGAND, K.; JELTSCH, F.; WARD, D. Minimum recruitment frequency in plants with episodic recruitment. *Oecologia*, v.141, p.363–372, 2004.
- WILLIAMS-LINERA, G., MEAVE, H. Patrones fenológicos. In: Guariguata, M.R., Kattan, G.H. (Eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago, pp. 407–431. 2002.
- WOOD, J.R.I.; MENDOZA, F.J. Taxonomic revision of *Talinum* (Talinaceae) in Bolivia with a note on the occurrence of *Phemeranthus* (Montiaceae). *Kew Bulletin*, v. 68, n. 2, p. 233-247, 2013.
- WU, Z.; DIJKSTRA, P.; KOCH, G.W.; PEÑUELAS, J.; HUNGATE, B. A. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, v. 17, n. 2, p. 927-942, 2011.
- XIE, L.; GUO, H.; MA, C. Alterations in flowering strategies and sexual allocation of *Caragana stenophylla* along a climatic aridity gradient. *Scientific Reports*, v. 6, 2016.
- XU, Z.; ZHOU, G.; SHIMIZU, H. Plant responses to drought and rewatering. *Plant signaling & behavior*, v. 5, n. 6, p. 649-654, 2010.

- YE, X.; LIU, Z.; GAO, S.; CUI, Q.; LIU, G.; DU, J.; DONG, M.; HUANG, Z.; CORNELISSEN, J. H. Differential plant species responses to interactions of sand burial, precipitation enhancement and climatic variation promote co-existence in Chinese steppe vegetation. *Journal of Vegetation Science*, v.28, n.1, 2017.
- YOUSFI, N.; SAÏDI, I.; SLAMA, I.; ABDELLY, C. Phenology, leaf gas exchange, growth and seed yield in *Medicago polymorpha* L. populations affected by water deficit and subsequent recovery. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 214, p. 50-60, 2015.
- ZEPPEL, M.J.B.; WILKS, J.V.; LEWIS, J.D. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. *Biogeosciences*, v. 11, n. 11, p. 3083-3093, 2014.

Capítulo I – Manuscrito 1

Title: Understanding the vegetative responses of annual and perennial herbaceous species in a Brazilian dry forest based on past rain simulation

Manuscrito em **REVISÃO** no periódico:

Journal of Plant Ecology

ISSN: 1752-9921 **E-ISSN:** 1752-993X

CiteScore 2020: 3,9

Highest percentile: 77% - Ecology

Fator de impacto: 1.833 (2019-2020)

Qualis capes: B1 (2013-2016)

Understanding the vegetative responses of annual and perennial herbaceous species in a Brazilian dry forest based on past rain simulation

Bruno Ayron de Souza Aguiar^{*1}, José Djalma de Souza³, Fernanda Polyana da Silva Prazeres¹, Danielle Melo dos Santos¹, Juliana Ramos de Andrade¹, Kleber Andrade da Silva², Elcida de Lima Araújo^{1,3}

Address: ¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Rua Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil. ²Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória (CAV), Rua Alto do Reservatório, s/n, Bela Vista, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brasil. ³Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica (sede), Av. Prof. Moraes Rego, 1235 - Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brasil.

*Corresponding author:

Bruno Aguiar: Tel, +5581998460750; e-mail: bruno_ayron@hotmail.com.

Abstract

Aims

In dry forests, low water availability is a stress factor that affects herbaceous growth and survival. Climate models predict a reduction of up to 50% in rainfall and prolonged droughts, indicating that the limitation of water resources will be more intense. Thus, we assume the hypothesis that the extreme changes in precipitation in a Brazilian dry forest modify the vegetative responses below and above the ground, differently, between annual and perennial herbaceous.

Methods

The seedlings of the annual herbaceous (*Portulaca oleracea* L.; *Desmodium glabrum* (Mill.) DC), and perennial (*Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; *Commelina benghalensis* L.) were obtained through the germination of the seeds collected from the caatinga, an important dry forest in Brazil. During one year, the seedlings of the 4 species were subjected to three treatments that simulated the precipitation of years close to the historical average, extremely dry and rainy, defined from the rainfall record over a 60-year sequence. We measure the expansion, biomass, and water content of the roots, stems, and leaves, as well as the production and longevity of the species leaves.

Importante findings

Annual species were more sensitive to rainfall variations, with drastic reductions in growth above ground in the simulation of dry years, while perennials kept growing or showed a moderate reduction. In the leaves, the species reduce biomass, production and expansion in dry years, but invest in water content and longevity. Below the ground, the annuals exploit superficial layer water resources, and the perennials, depending on the species, invest in the root increase, accessing the resource in the underground layers during the drought years. If the predicted reductions are confirmed, the allocation direction of herbaceous biomass may follow a "functional balance", besides higher water content in the organs, which can be efficient survival strategies in an environment with stochastic rains.

Keywords: vegetative growth, allocation, annual herbs, perennial herbs, caatinga.

Introduction

A 30% reduction in rainfall, and the increase in the duration and severity of droughts in dry tropical forests, are predicted climate changes until the end of the 21st century (Dai 2013; IPCC 2013; Zeppel *et al.* 2014). Due to droughts increase, the expansion of semiarid regions is also expected, which today covers 15% of the planet's land surface (Huang *et al.*

2016), and 18.26% of the Brazilian territory (Marengo *et al.* 2017). As the water availability is an indispensable resource for the plant vegetative and reproductive growth, the anticipated changes can have negative impacts on biodiversity, carbon storage, provision of other ecosystem services, and on human productive activities (Báez *et al.* 2013; Torres *et al.* 2017; Marengo *et al.* 2017; Felton *et al.* 2018).

In response to water restrictions, plants can limit the expansion of all their tissues (Xu and Zhou 2011; Tardieu *et al.* 2011, 2013; Aguiar *et al.* 2020), reduce productivity below and above ground (Thomey *et al.* 2011; Correia *et al.* 2016; Nogueira *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2019), and change the biotic interactions that influence community structuring (Wade *et al.* 2017; Aguirrebengoa *et al.* 2020). Therefore, the plant responses to water stress are complex, and under field conditions, they can be further modified by the overlap of other environmental stresses (Chaves *et al.* 2002). The variation in water availability and its interaction with other environmental factors activates gene expression and generates phenotypic plasticity in plant populations (Jongen *et al.* 2015) such phenotypes may or may not present efficient strategies for water savings (Lu *et al.* 2011; Yousfi *et al.* 2015; Forsman 2015; Bongers *et al.* 2017).

Besides, stressful environmental conditions can induce changes in the direction of the obtained resources, resulting in amount differences of allocated biomass on modules (organs) or functions (Poorter and Nagel 2000; Poorter *et al.* 2012). Such allocation differences, quantified by biomass, have implications for plant survival and reproductive success (Eziz *et al.* 2017). Currently, two possible allocation hypotheses are discussed in science: a) the hypothesis of “functional balance”, or “optimal or ideal partitioning” admits there is a directed allocation towards certain specialized organs for the absorption of limiting resources, which would represent an investment to maximize growth (Shipley and Meziane 2002; Poorter *et al.* 2012; Zhang *et al.* 2019; Kvakić *et al.* 2020); b) the “allometric partitioning” hypothesis admits greater proportionality or stability in the resource allocation in different

organs, depending on the plant relative growth rates, i.e., the biomass rates of the structures will change with the plant size (Müller *et al.* 2000; Peng and Yang 2016; Eziz *et al.* 2017).

However, despite the existing knowledge about plant responses to water restrictions, little is known about what could happen with the allocation of herbaceous biomass, below and above ground, in the scenario of reduced rainfall predicted by climate models for semi-arid forest (Copeland *et al.* 2016; Hoover *et al.* 2014, 2018; Vandegeer *et al.* 2020), essential in understanding the plant mechanisms of adaptation to water stress (Chaves *et al.* 2002; Felton *et al.* 2018). In Brazil, for example, an increase in the aridity level is expected in the caatinga region, a seasonally dry tropical forest, which currently houses around 28 million people (Marengo *et al.* 2017). On average, caatinga annual precipitation is less than 600 mm, with 85% of the total occurring in the season (Silva *et al.* 2016; Aguiar *et al.* 2020), expected to occur of increase in consecutive drought days, and about a 50% reduction in the total annual precipitation (PBMC 2014), a more pessimistic scenario than the average trend predicted by climate change in arid areas as a whole (IPCC 2013).

The consequences of reduced rainfall are worrisome, and make us question how dry forests, such as caatinga, will tolerate future climate changes (Marengo *et al.* 2017; Torres *et al.* 2017), especially if we consider the herbaceous species, which predominate in this vegetation, and already strongly reflect the stochasticity of the interannual variation of total precipitation in the dynamics of their populations (Santos *et al.* 2013a, Albuquerque *et al.* 2012; Silva *et al.* 2016). So far, all our efforts in studies conducted in the caatinga forests show that annual and seasonal variations in precipitation explain part of the variation in the density and richness of seed rain (Souza *et al.* 2014), and the soil seed bank (Santos *et al.* 2013b; Santos *et al.* 2016; Santos *et al.* 2018; Souza *et al.* 2020). Consequently, they affect seedling emergence and mortality rates (Santos *et al.* 2013a; Andrade *et al.* 2015; Silva *et al.* 2015), influencing the dynamics of population renewal and the growth of herbaceous plants (Reis *et al.* 2006; Aguiar *et al.* 2020).

The occurrence of a seasonal dry period, which can last from three to 9 months, is expected in the caatinga forests. Generally, the arrival of the dry season generates a high mortality rate and limits the lifetime of some herbaceous populations (Albuquerque *et al.* 2012; Silva *et al.* 2015). However, during the rainy season, the duration and distribution of rains vary between the years, and a sequence of consecutive days without rain can occur, which are stochastic and interrupt the favorable sign of the season (PBMC 2014; Silva *et al.* 2016; Marengo *et al.* 2017). Thus, even for a herbaceous species that has its entire life cycle (annual species), or growth (perennial species) delimited by the duration of the rainy season (Moreno *et al.* 2008; Kooyers *et al.* 2015), the occurrence of such events generates a condition of water stress, that induces changes in the occurrence and duration of the plant vegetative phenophases (Morellato *et al.* 2016).

Projections about the fate of dry tropical forests are being made (Ruppert *et al.* 2015; Knapp *et al.* 2018), and some studies make variations in water availability to know the responses of plants (Wu *et al.* 2010; Hoover *et al.* 2018). One of the great difficulties of these experimental studies is the creation of faithful scenarios for the habitat rains behavior, considering the distribution and the rain amount of extremely rainy or dry years (Wu *et al.* 2010; Estiarte *et al.* 2016). Thus, when these aspects are taken into consideration, they generate consistent inferences and reflect the reality of these ecosystems (Knapp *et al.* 2018).

Although the rain behavior (quantity and distribution) of future times is still unknown, in some semi-arid areas, such as the caatinga vegetation in Brazil, we know how this behavior occurred in historical series of years past. The real data from the historical series are good indications of what could happen again with the rains in future times. Based on this theory, the present study simulates the average daily precipitation behavior of years that were extremely rainy and dry and evaluates the vegetative responses of annual and perennial herbaceous plants. Thus, we assume the hypothesis that extreme changes in precipitation modify the vegetative responses below and above ground, differently, between annual and

perennial herbaceous species. Specifically, we answer the following questions: (i) What happens to vegetative growth and the biomass allocation in annual and perennial herbs in the simulation of the rainy, medium, and dry years? (ii) Does the biomass allocation above and below ground, when the water resource is limited, follow a pattern of “optimal partitioning” or “allometric partitioning”? Answering such questions will allow us to view the ecophysiological responses that plants may present in future climate change scenarios, as well as discuss the importance of variations in growth, water content, biomass allocation below and above ground, which give advantages to plants and, perhaps, such responses may be more frequent in dry forests.

Material and Methods

Studied species

We selected herbaceous species, annual (*Portulaca oleracea* L.; *Desmodium glabrum* (Mill.) DC), and perennial (*Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; *Commelina benghalensis* L.), that have a wide distribution in dry tropical forests worldwide (Sabila *et al.* 2012; Herrera *et al.* 2015; Jin *et al.* 2016; Souza *et al.* 2020), as well as high density in the caatinga vegetation (Reis *et al.* 2006; Santos *et al.* 2013a; Lima *et al.* 2014). These species are used by human populations for their high value for food, fodder, and medicinal purposes (Okello and Segawa 2007; Sabila *et al.* 2012; Swarna *et al.* 2015; Zhou *et al.* 2015). Besides, they have adaptations and adjustments to drought conditions. Specifically, *P. oleracea* and *T. triangulare* have succulent leaves and stems, as well alternative photosynthetic pathways of metabolism, respectively, between C3-CAM and C4-CAM, characteristics considered as adaptations to drought (Lara *et al.* 2003; Herrera 2008; D'Andrea *et al.* 2014). *T. triangulare* is a geophyte, which has the ability to suppress its aerial part and remain dormant on the ground through bulbs during the dry season (Santos *et al.* 2013a; Herrera *et al.* 2015). Known as Benghal dayflower (Webster and Grey 2008), *C. benghalensis* is a perennial herb in tropical climates,

but can behave as an annual species in temperate regions, maintaining the ability to regenerate from fragments of the stem (Riar *et al.* 2016) and develop adventitious roots in the nodes when it comes in contact with the soil (Sabila *et al.* 2012).

Seed collection and plant cultivation

Species seeds were collected at the end of the rainy season (August/ 2016), in the period of greatest herbaceous dispersion (Souza *et al.* 2014; Souza *et al.* 2020). The collections were carried out in different populations from a preserved fragment of caatinga forests, located at the Agronomic Institute of Pernambuco (IPA - José Nilson de Melo Experimental Station; 8°14'18"S; 35°55'20"W; 535m elevation), Caruaru, Pernambuco, Brazil. The region has a seasonal climate and an average annual rainfall of 662.3 mm (1956-2016). In the driest year of the last 60 years (1993), there was a reduction of about 70% in the rainfall amount when compared to the year of greatest precipitation (2004) (Fig. 1a). In this type of vegetation, there may still be sporadic droughts within the rainy season and sporadic rains within the dry season, which are considered stochastic. Besides, annual precipitation can basically occur concentrated just in two consecutive months in drier years (Silva *et al.* 2016; Fig. 1c). Caatinga soil collection was also carried out to set up the experiments in a greenhouse. The physical characteristics of the collected soil were the soil texture: sand (19%), clay (69%), silt (12%); pH: 5.5. The chemical characteristics of the soil (ppm) were: K (27.6), P (12), Na (23.2), Fe (52).

In the laboratory, the seeds were cleaned with 2.5% sodium hypochlorite and subjected to pre-germinative treatments to break dormancy according to Souza *et al.* (2020). Soon after, they were placed in Petri dishes, containing filter paper and previously moistened cotton. The plates were kept in a B.O.D. germination chamber, at 25°C temperature, and a 24-hour photoperiod. Ten days after seedling emergence, 90 healthy individuals of each species were carefully transferred to polyethylene bags (250 cm² circumference area), properly

enumerated, containing 3 kg of soil, previously autoclaved to avoid competition with the seed bank.

After transference to the bags, seedlings were acclimated to the field capacity (FC) for 20 days in a greenhouse (average brightness: 10449.06 lux; average temperature: 28.7 °C; average relative humidity: 64.8); during this period there was a 60% drop of cotyledons. Sequentially the acclimatization period, 30 individuals per species were subjected to treatments simulating the daily rainfall averages for years considered dry, rainy, and similar to the historical average, based on statistical analyzes described hereafter.

Design of the rain simulation experiment

The annual amounts of rainfall for the last 60 years (1956-2016), provided by the IPA meteorological station, were subjected to descriptive and interquartile statistics, for determining the cutoff value (mm), allowing to classify the years as extremely dry, rainy, and close to the historical average (medians) (Fig. 1a). For this, the interquartile deviation of the time series was added to the arithmetic mean to determine the cutoff value (mm) of the rainiest years or subtracted to define the dry years (Fig. 1a). The years classified as close to the historical average were all those that presented the total precipitation fluctuating between the cutoff value of the rainy and dry years (Fig. 1a). From the 60 years, ten were classified as rainy, with more than 891.4 mm.year⁻¹, seven as dry years, with less than 433.3 mm.year⁻¹, and 43 as median, with precipitation above 433.3 and below 891.4 mm.year⁻¹.

Subsequently, based on the daily precipitation of each year, we calculate the rain daily average (mm) for the rainy, median, and dry years group (Fig. 1b), and use this daily average value to water the plants for each treatment in a greenhouse during 12 months, contemplating the rainy and dry seasons of the seed collection area (Santos *et al.* 2013a, b). Considering that plants were grown in polyethylene bags with a 250 cm² circumference area, the average daily rainfall was converted into liters/m², and then to liters/cm². The design of the rain simulation

experiment (RS) was completely randomized, with 4 species, 3 treatments (T), and 30 repetitions per treatment, being these: T1- RS of the rainy years; T2- RS of median years; T3- RS of the dry years.

Monitoring of vegetative responses

Relative growth rate and leaf area estimate

During the 12 months, we weekly measured the height and diameter of each individual in each treatment, as well as the length and leaf width of 30 leaves marked from the beginning of their sprouting until the fall, with the aid of a tape measure and a digital caliper.

From these measured values, we determined the relative growth rate (RGR), in height (RGRh, mm. mm.⁻¹ week⁻¹), diameter (RGRd, mm.⁻¹ mm. week⁻¹), and foliar area (RGRfa, cm. cm⁻². Week⁻¹), using the following formula: $RGR = (nIW_2 - nIW_1)/(t_2 - t_1)$, where nIW_1 and nIW_2 are the Neperian logarithms of the values (W) of the attributes per plant at times t_1 (initial) and t_2 (final), with weekly interval (Radford 1967; Poorter *et al.* 2012).

To determine the RGRfa, we estimated the leaf area, using the linear dimensions of the limbs weekly measured, and specific allometric equations for each species, as it is a non-destructive technique that allows the evaluation of the leaf expansion of the species along the space-time (Pompelli *et al.* 2019).

For obtaining the equations for estimating leaf area (Table 1), during the experiment we selected 180 leaves of *T. triangulare*, *C. benghalensis*, and *P. oleracea*, and 60 leaves of *D. glabrum* because the latter species produce fewer leaves. The leaves were scanned and measured for length (L, cm), width (W, cm), and area (FA, cm²), with the aid of the Image J software. In all species, regardless of the leaf type (simple or compound), FA was considered as a dependent variable in the model, and the multiplication of linear dimensions “L x W” as independent variables (explanatory variables). We submitted the measures to linear regression analysis for obtaining the linear models (Keramatlou *et al.* 2015) (Table 1). The equations

were selected, observing the following statistical criteria: (i) the value of F and the significance of the analysis ($p < 0,05$), (ii) adjusted determination coefficient (R^2), (iii) estimate standard error (S_{yx}), (iv) graphic distribution of residues, and (v) reestimating the models (Pompelli *et al.* 2019).

Leaf production and longevity

We counted weekly the number of accumulated leaves, directly counting the leaves number of each individual. Leaf production was determined by leaf gain (LG), using the formula ($LG = LN_f - LN_i$), where LN_f represented the final number of leaves and LN_i , the initial number of leaves counted weekly, according to Aguiar *et al.* (2020). We calculated the total leaf production (TLP) by adding all the LG values obtained each week, using only positive values (> 0) since the negative values represented leaf loss between the observation intervals. We used the leaves previously marked for RGRfa and measured the leaf longevity (LL), calculated through the differences between the dates of the beginning of sprouting and leaf fall.

Biomass allocation, root length, and Root/ Stem ratio

When the herbaceous plants stabilize growth in the height (mid-rainy season), five replications per species were collected in the early morning and divided into leaves, stems, and roots. Fresh weight was measured immediately after harvest, using a semi-analytical precision scale, and dry weight was determined after 72 hours in a forced-air oven at 65 °C. From the dry weight obtained, we measure resource allocation by the leaves biomass fraction (LBF), stem (SBF) and roots (RBF), which refers to the dry weight of each organ, divided by the total weight of the plant. The values of the resources allocation in each organ were transformed into a percentage (Poorter and Nagel 2000; Poorter *et al.* 2012). All fractions sum is equal to 1 or 100%.

With obtained values for dry and fresh weight, we measure the water content or fraction (WC), of the leaves (LWC), stems (SWC), and roots (RWC), using the formula: $WC(\%) = W_w/W_i * 100$; o “ W_w ”, the “ W_w ” is the weight of water (g) in the tissues, it is calculated by the difference between fresh weight and dry weight; “ W_i ” is the initial tissue weight or the same as the fresh matter (Pettigrew 1993; Poorter and Nagel 2000; Jin *et al.* 2015). We calculated the length of the roots of the selected repetitions and the Root/ Stem ratio (R/S).

Statistical analysis

Differences in variations in vegetative traits as a function of rain simulation treatments were evaluated by Generalized Linear Models (GLMs) with *Poisson* distribution, incorporating ANOVA (test F). If there is significance, we apply the *Tukey a posteriori* test. To apply this analysis, we evaluated the graphic residue distribution. All analyzes were performed using the Statistica 7.0 software. In the case of biomass allocation, we compare the fractions between treatments and within each treatment, using a GLM with *Poisson* distribution, incorporating ANOVA (test F).

Results

Relative growth rate

Annual species (*D. glabrum* e *P. oleracea*) showed significant differences in terms of RGRh and RGRd between treatments, with higher rates in T1 and a drastic reduction in T3 (Fig. 2a, b; Table 2). Analyzing the perennial species, only *C. benghalensis* showed a significant difference in T3 rates when compared to T2 and T1, which did not differ between them. However, *T. triangulare* did not show differences in rates (RGRh and RGRd) between treatments (Fig. 2c, d; Table 2).

During the seasonal dry season simulation of each treatment, the annual herbaceous plants ended the life cycle, just as it happens in field conditions. However, the perennials gradually lost their aerial portion and reduced the diameter between treatments. *C. benghalensis* showed significant differences between treatments, with higher negative growth rates in height and diameter in T3 during the dry season simulation ($RGRh_{\text{drought}}$: $F = 7.98$, $p < 0.001$; $RGRd_{\text{drought}}$: $F = 6.61$, $p < 0.001$). *T. triangulare* showed negative rates of growth in height in all treatments, but without a statistical difference ($RGRd_{\text{drought}}$: $F = 0.15$, $p = 0.86$). As for the diameter of the latter species, growth rates were also negative, with lower rates in T3 differing significantly from T2 and T1, which did not differ from each other ($RGRd_{\text{drought}}$: $F = 14.95$, $p < 0.001$). A range of 32% to 55% of the variations that occurred in the growth in height and stem diameter of the species was explained by the rain simulation treatments (Table 2).

Annual and perennial herbs had the same responses in $RGRfa$, with significant differences only for T3, in which the plants showed less leaf expansion. We found that 16% to 47% of the variations in leaf expansion between species were explained by the simulated rain treatments (Fig. 2; Table 2).

Root length and Root/ Stem Ratio

The annual species showed no differences between treatments regarding root growth (Fig. 2d, b; Table 2). However, there was a difference in the R/S ratio between treatments only in *D. glabrum* (Table 2), with the lowest values in T1. Both perennial species showed significant differences between treatments concerning root length and R/ S ratio (Table 2), but *T. triangulare* had a longer root length in T3 (Fig. 2b), which contributes to a higher ratio R/S in this treatment, whereas for *C. benghalensis* we recorded lower values for both attributes in T3.

We found that part of the root length variations (39% to 74%) for perennial species was explained by simulated rainfall variations, while annual species maintained similar root growth between treatments, so the variation was not explained by rainfall (Table 2).

Leaf production and leaf longevity

In annual and perennial herbaceous plants, the greatest leaf longevity occurred in T3, while T1 and T2 presented similar values among themselves (Fig. 3; Table 2). For all species, we verified differences in the total amount of produced leaves (TPL) between treatments (Table 2), with greater production in T1 and a significant reduction in T3 (Fig. 3). However, we found no differences in this production between T2 and T3 for *P. oleracea* and *T. triangulare* (Fig. 3a, c). The daily rainfall simulation for each treatment explained 25% to 84% of the variations in leaf production and 15% to 37% of the leaf longevity (Table 2).

There is a dynamic in the leaf morphotypes production of *D. glabrum*; first, simple leaves are produced, and then a gradual emission of compound leaves, which remained until the end of the experiment in T1 and T2. However, simple leaves reappeared in the apical buds in T3, indicating reversibility in this dynamic according to the availability of water. Besides, 20% of the plants in T3 did not show compound leaf production.

Biomass weight and allocation

All species showed higher weight or stem biomass accumulation at T1, with a significant reduction in T3 (Fig. 4; Table 3). Excepting *T. triangulare* which showed no difference in biomass accumulation between roots and leaves, all other species showed a significant reduction in these attributes in T3. Regardless of the rain simulation treatments, the highest percentage of biomass allocation was in the stem, excepting *D. glabrum*, which presented the highest percentage in the leaves (LBF) (Fig. 4b; Table 3).

The annual species showed a significant difference in the fraction of stem biomass between treatments, with a lower fraction in T3 (Fig. 4a, b; Table 3), although *D. glabrum* is more sensitive since no difference was detected between T2 and T3. Perennial species showed different responses, with a lower SBF for *T. triangulare* in T3 and no significant difference in *C. benghalensis* between treatments. The percentage of SBF reduction from T1 to T3 was 16.7% in *T. triangulare*, de 13.15% in *P. oleracea*, and 12.12% in *D. glabrum*. However, there was a slight SBF increase of 4.53% in *C. benghalensis*, although not significant.

We recorded a similar behavior between annual and perennial species concerning leaf biomass fraction (LBF), which are always higher in T3 (Fig. 4a, b, c, d). The biomass fraction increase for T3 leaves in comparison to T1 was 14.8% in *T. triangulare*, 8.32% in *C. benghalensis*, 11.69% in *D. glabrum*, and 5.60% in *P. oleracea*. Regarding the root biomass fraction (RBF), the behavior differed between annual species. Only *P. oleracea* resented significant differences between treatments, with higher fractions in T3, while for perennial species, only *C. benghalensis* showed significant differences between the two treatments, with lower fractions in T3 (Fig. 4c; Table 3). The biomass fraction increase in roots for T3 in comparison to T1 was 1.9% in *T. triangulare*, 7.55% in *P. oleracea*, and 0.43% in *D. glabrum*, but *C. benghalensis* presented a reduction of 12,9%.

We found that 37% to 63% in *P. oleracea*, 63% to 90% in *D. glabrum*, 39% to 79% in *T. triangulare* and 37% to 97% in *C. benghalensis*, of the variations that occurred in biomass fractions, were explained by changes in simulated rainfall (Table 3).

Water content

Among the annual species there was a difference in the leaf water content (LWC) of *P. oleracea*, with higher levels in T3. In *D. glabrum*, SWC and RWC were higher in T2 and T3, but without differences in LWC, although there was a higher leaf water content in T3 (Table 3; Fig. 4a, b). Analyzing the perennial species, we did not obtain differences between the

treatments regarding the water content in the aerial and underground portions of *T. triangulare*. In *C. benghalensis* SWC and LWC were higher in T3, but there was no difference in root water content between treatments (Table 3; Fig. 4d).

Discussion

Elongation, biomass allocation, and water content of the stem in response to water availability

In semiarid regions, low growth rates and less biomass accumulation in the herbaceous stem system are caused by water deficit (Miranda *et al.* 2009; Tardieu *et al.* 2011, 2013; Aguiar *et al.* 2020; Aguirrebengoa *et al.* 2020), triggering an acceleration of the physical maturity of these populations and a reduction in the plant lifetime (Yousfi *et al.* 2015). Although there is evidence that up to 53% reduction in the biomass accumulation above ground can occur in drought conditions (Correia *et al.* 2016), as well as plants of smaller sizes in height and diameter in field conditions (Reis *et al.* 2006), contrary responses are reported between species, as observed in this study. Some responses have pointed to the possibility of distinct functional groups in dry forests (Correia *et al.* 2016), demonstrating high resilience and resistance of these ecosystems (Hoover *et al.* 2014), where herbaceous species invest in the accumulation of biomass above soil (Nogueira *et al.* 2017) and maintains growth rates (Aguiar *et al.* 2020) during moderate droughts.

Therefore, the consequences of increasing predicted droughts in climate models (Dai 2013; IPCC 2013; Zeppel *et al.* 2014; Torres *et al.* 2017; Marengo *et al.* 2017), may vary depending on the group of species that make up dry forests and habitat conditions, and cannot be generalized. The functional attributes of these species and the phenotypic variability of herbaceous populations can contribute to their survival (Valladares *et al.* 2007; Forsman 2015; Bongers *et al.* 2017; Matías Resina *et al.* 2019) in a scenario future of increased

droughts, indicating that it is important to deepen the knowledge of plant ecophysiological responses for a better future design of the changes that will occur in the forests.

The findings of this study showed that annual species responded with drastic reductions in growth rates, in height and diameter, in contrast to the perennial species, which tended to maintain growth or show a moderate reduction only in the simulation of the driest years, as was the case of *C. benghalensis*. Thus, we can indicate that there is a greater probability that the group of annual plants will be more strongly affected. Annual plants may have greater limitations in growth above ground, and are, therefore, a more sensitive group (Kooyers 2015; Copeland *et al.* 2016), although some can recover quickly when rehydrated, increasing the water content in stem tissues (Vandegeer *et al.* 2020). Besides, in response to the dry years, some herbaceous species have even disappeared from the caatinga forests between years, showing that a portion of the species richness can be transitory and significantly affected by variations in rainfall (Reis *et al.* 2006; Santos *et al.* 2013a).

An aspect registered in the historical rain series of the past is the occurrence of consecutive days of drought within the rainy season (Fig. 1b), which reduces the availability of water for plants and induces an increase in mortality rates if occurring soon after the seedling recruitment (Andrade *et al.* 2015; Silva *et al.* 2015). In this study, the water supply reduction within the corresponding period of the rainy season affected the growth of annual species more intensely, especially in T3, which endured more days without rain in the season simulation (Fig. 1b). However, water reduction did not significantly affect the above-ground growth of perennial species, confirming observations from other studies (Poorter *et al.* 2012). Increased water use efficiency of perennial species by reducing transpiration (Moreno *et al.* 2008; Herrera *et al.* 2015) or by interrupting growth and entering the dormancy process has been indicated in some studies (Khodorova and Boitel-Conti 2013; Kooyers 2015). However, we note that *T. triangulare*, for example, maintained its growth, maintaining the water content in the stem. *C. benghalensis*, although with a moderate reduction of growth in T3, increased

the water content in the stem, suggesting that changes in the accumulation of water in the stem tissue may be a strategy that favors the survival of the species in the predicted scenario of reduced rainfall in caatinga vegetation.

Produce and expand leaves or increase longevity in dry years?

The findings of this study showed that production and leaf expansion was higher in the simulation of rainy years, with a reduction in the simulation of dry years. The response of reducing leaf area in conditions of less water availability is indicated as an important strategy to reduce water demand and loss, favoring the survival of plants in critical periods of water deficit (Tardieu 2011; Copeland *et al.* 2016; Aziz *et al.* 2017). However, leaf production can be variable and may decrease (Webster and Grey 2008; Altesor *et al.* 2017) or increase (Wang *et al.* 2009; Aguiar *et al.* 2020), depending on the water deficit.

Besides, we interestingly note that the lower availability of water can alter aspects of leaf morphology, as *D. glabrum* modified the production of simple to compound leaves in the simulation with greater water availability and did the opposite in the simulation of the drier years, indicating high plasticity stimulated by the change in water availability, a response that has not yet been reported for other annual species.

Leaves longevity tends to decrease in many semi-arid regions since woody and herbaceous species are deciduous when water availability decreases (Pérez-Ramos *et al.* 2013; Correia *et al.* 2016). In this study, contrary to expectations, species increased leaf longevity in the driest year simulation, when compared to the rainiest year. This increase in longevity was accompanied by less leaf production and expansion, suggesting a trade-off due to water availability, as it seems to be advantageous to invest in the leaves useful life during the drier years, which would reduce the costs of their periodic renewal.

During dry years is it advantageous to maintain the biomass accumulation or water content in the leaves?

In general, all species presented reducing leaf biomass, as water availability was reduced, except *T. triangulare*, which maintained similar values of leaf biomass between treatments. However, this reduction in biomass occurred without reducing the leaf water content, which was maintained in *T. triangulare* and increased significantly in *C. benghalensis*, *P. oleracea*, and *D. glabrum*. Therefore, lower carbon fixation, and the response for keeping or increase the leaf water content, has been considered as a resistance mechanism to drought (Tardieu 2011; Yousfi *et al.* 2015), Such a mechanism generates an ability to delay tissue dehydration (Pérez-Ramos *et al.* 2013) by declining stomatal responses (Chaves *et al.* 2002; Xu and Zhou 2011).

Contrary to our results, Jin *et al.* (2015) recorded a moderate reduction in leaf water content in *P. oleracea*, or the absence of differences (Jin *et al.* 2016) in response to the water deficit, showing that the same species can present a contrasting response concerning water content in the leaves. Likewise, *T. triangulare* can invest in thinner leaves and low succulence in water deficit (Herrera *et al.* 2015). Therefore, the ecophysiological response can be relative, reflecting the interactive effect of the other functional species attributes, the phenotypic variability existing between populations, and the different conditions in habitats. For example, *T. triangulere* and *P. oleracea* have transient metabolic pathways between C3-CAM and C4-CAM, respectively, which may allow better efficiency in the water use, besides presenting palisade cells, which contribute to water storage and leaf succulence (Lara *et al.* 2003; Herrera 2008; D'Andrea *et al.* 2014; Herrera *et al.* 2015).

Elongation, biomass and water content in the roots

We expected that studied herbs showed an size increase in their roots in the driest years simulation treatment, to increase the water absorption capacity of the deepest layers of

the soil, a trend reported in the literature (Lelièvre *et al.* 2011; Lu *et al.* 2011; Pérez-Ramos *et al.* 2013; Matías Resina *et al.* 2019; Zhang *et al.* 2019). However, this expectation has not been confirmed, and we have detected different behaviors between annual and perennial species regarding root growth, which had already been observed in other dry forests (Moreno *et al.* 2008; Kooyers 2015; Eziz *et al.* 2017).

Annual species maintained root growth, with a reduction of the root biomass and different responses regarding the water content. *P. oleracea* maintained and *D. glabrum* increased the water content in the roots due to reduction in rainfall. Maintaining or increasing the water content of the roots is necessary to prevent tissue dehydration, which favors the ability of the root system to rapidly continue absorbing water from the soil (Tardieu 2013). However, the behavior differences of *P. oleracea* e *D. glabrum* lead us to question whether there is a conflict in the plant choice between accumulating biomass or larger water reserves in the roots? Such question is interesting to be investigated, as it may differ even between annual plants.

According to these findings, annual herbaceous plants are more dependent on the availability of rainwater, absorbing the water resource that is closest to the surface, rather than accessing the underground resource (Schwinning and Sala 2004; Thomey *et al.* 2011; Báez *et al.* 2013; Zeiter *et al.* 2016; Zhang *et al.* 2019). As the topsoil dries faster when compared to the deeper ones, the occurrence of more severe droughts will have a more negative impact below the ground on annual herbs, making this component more susceptible to predicted climate changes.

In perennial plants, reductions of root length occurred in dry years simulation for *C. benghalensis*, but the opposite was registered for *T. triangulare*, which showed a significant increase in the root length, although without increasing the biomass accumulation and maintaining the same water content between treatments. The response to increase root length of *T. triangulare* may be related to the fact that this herb is a geophyte. Geophytes lose their

aerial system in the unfavorable season but keep their buds below ground in latency, during which their roots are kept alive, being able to absorb water and nutrients from the soil and use the reserves for further root growth (Khodorova and Boitel-Conti 2013). This indicates that the life form or biological types of herbaceous species is another important feature, generating differences in the ability of perennial species to tolerate drought conditions for longer periods (Báez *et al.* 2013; Ruppert *et al.* 2015) because the growth of the root system gives it greater efficiency for obtaining the water resource from the deepest layers of the soil (Moreno *et al.* 2008; Pérez-Ramos *et al.* 2013; Lelièvre *et al.* 2011; Kooyers 2015; Zeiter *et al.* 2016).

It is important to note that *C. benghalensis*, although it is a perennial species, behaves similarly to annual species (Schwinning and Sala 2004), and our data suggest that this behavior occurs more in dry years, in which they invest in accumulating more water, with lower root growth and biomass accumulation. This species is creeping and presents a strategy of investing in superficial adventitious roots that rise from several nodes, allowing its propagation (Webster and Grey 2008; Sabila *et al.* 2012; Riar *et al.* 2016), besides forming a seed bank in the soil from the production of aerial and underground seeds (Souza *et al.* 2020). In rainier years, its propagation favors its maintenance in the forest throughout the year, but in drier years, these adventitious roots that are in the most superficial part of the soil, cannot obtain water for a long time, making the plant also complete its life cycle as it were an annual plant.

Relationship of biomass allocation below and above ground

This study showed that when the water resource was relatively more abundant (T1), the plants direct the obtained resources to the fraction of stem biomass, possibly to improve the water and nutrients transport from the roots to the leaves and reproductive organs (Eziz *et al.* 2017), although an exception was registered for *D. glabrum* which allocated a higher

percentage of photoassimilates on the leaves (compound and simple), regardless of treatments.

However, when the water resource was more limited (T3), the plants changed the resource allocation direction towards leaves and roots, possibly because these organs, respectively, grant the advantages of increasing the active photosynthetic area for the assimilation of carbon and to improve soil water acquisition (Müller *et al.* 2000; Poorter *et al.* 2012; Eziz *et al.* 2017; Kvakić *et al.* 2020). Such advantages can increase plant chances of survival, especially the most sensitive ones in the driest years. However, if there is a long sequence of dry years, this advantage may not be maintained, due to the need for investment in other organs (Poorter *et al.* 2012; Kvakić *et al.* 2020).

Thus, although the hypothesis of allometric allocation has been registered for some species from dry ecosystems, with proportional growth between organs, depending on the size of the plant body and the ontogenetic stages (Poorter and Nage 2000; Müller *et al.* 2000; Eziz *et al.* 2017), this study better supports the "functional balance" hypothesis, in which it is advantageous for the plant to invest in a specific organ to optimize the absorption of the most limiting factor and maximize its growth (Shipley and Meziane 2002; Poorter *et al.* 2012; Kvakić *et al.* 2020). Although the response of greater allocation to the roots is consolidated when the water supply is limited (Lelièvre *et al.* 2011; Lu *et al.* 2011; Pérez-Ramos *et al.* 2013; Matías Resina, *et al.* 2019; Zhang *et al.* 2019), surprisingly this study evidenced, in the driest year simulation, greater allocation for the leaves and we believe that this occurs in response to the evolutionary history of these plants and their physiological characteristics in caatinga ecosystems.

However, plants should invest less in leaves to reduce water loss to a minimum (Tardieu, 2011), but the majority are species that form shallow roots and, year after year, experience seasonal droughts (Thomey *et al.* 2011; Zeiter *et al.* 2016). Therefore, the water availability reduction leads first to the drying of the superficial layers of the soil, which is

noticed quickly by the roots. The uncertainty of the drought continuity would lead annual plants to invest more in the leaves and less in the roots so that they can obtain resources to complete their reproductive cycle producing viable seeds since they may not survive in the drought. In the case of perennial species, plants probably store resources in the underground system. However, we have not yet ruled out the possibility of "allometric allocation" of biomass, if the ontogenetic stages are analyzed separately (Peng and Yang 2016).

Conclusion

In the future scenario of reducing the precipitation predicted in the climate models for the caatinga forests, based on the responses of the plants to the past rain simulation, we show that the annual species will suffer greater impacts on the growth rates above ground if the rains reduced by 50%. This fact has been proven, since the 30% reduction in rainfall in the driest years in this experiment has already had significant impacts on this transient herbaceous component.

Plant responses to more or less rainy years vary between the organs considered and between species. Perennials can maintain their growth in height and diameter or have a moderate reduction in drier years. Annuals drastically reduce their growth. Regarding the leaves, both perennial and annual presented the responses to invest in longevity and water storage in the driest years, and greater biomass production, and leaf expansion in the rainiest years.

Below the ground, annual and perennial species present different strategies for water obtaining. The annuals exploit the topsoil water resource, which dries more quickly. Consequently, for annuals, it is more advantageous to invest in increasing tissue water content instead of continuing to increase the root size. The perennials, depending on the species, may continue to invest in the root increase, allowing access to the water resource from more subterranean layers. Changes in leaf type depending on water availability can also be seen in

an annual species. The allocation of biomass can be directed to leaves and roots in situations of reduced water availability.

The climatic models verified expansion of the semiarid regions in South America (Huang et al., 2016), and our data show that the herbaceous cover in terms of biomass tends to decrease in the driest years in a semiarid region from Brazilian Northeast. Besides, it is possible to experience consecutive years of drought, which may have even greater impacts on the herbaceous vegetation that covers a significant portion of these regions. Therefore, further studies are needed to assess whether the expected expansion of semiarid areas would offset the reduction recorded for biomass so as not to affect the availability of food and resources from herbaceous vegetation in semiarid regions.

Funding

This research was supported by the “Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco” (IBPG-1680-2.03/16).

Acknowledgements

We would like to thank researchers and students of the Laboratory of Plant Ecology of the Northeastern Ecosystems (UFRPE), who collaborated actively and integrally to build this work. We would like to thank the “Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco” (FACEPE) and CNPq for financial support and for research productivity scholarship.

References

- Aguiar BAS, Soares ESS, Araujo, VKR, *et al.* (2020) The effect of reducing soil water availability on the growth and reproduction of a drought-tolerant herb. *Acta Oecol (Montrouge)* **107**:103617.
- Aguirrebengoa M, Menéndez R, Müller C, *et al.* (2020) Altered rainfall patterns reduce plant fitness and disrupt interactions between below-and aboveground insect herbivores. *Ecosphere* **11**:e03127.
- Albuquerque UP, Araújo EL, El-Deir ACA, *et al.* (2012) Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry forest. *Sci World J*, Doi: 10.1100/2012/205182
- Altesor A, Leoni E, Guido A, *et al.* (2017) Differential responses of three grasses to defoliation, water and light availability. *J Plant Ecol* **218**:95-104.
- Andrade JR., Silva KA, Santos JMFF, *et al.* (2015) Influence of microhabitats on the performance of herbaceous species in areas of mature and secondary forest in the semiarid region of Brazil. *Rev Biol Trop* **63**:357-368.
- Báez S, Collins SL, Pockman WT, *et al.* (2013) Effects of experimental rainfall manipulations on Chihuahuan Desert grassland and shrubland plant communities. *Oecologia* **172**:1117-1127.
- Bongers FJ, Olmo M, Lopez-Iglesias B, *et al.* (2017) Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites. *Plant Biol* **19**:386-395.
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, *et al.* (2002) How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Ann Bot* **89**:907-916.
- Copeland SM, Harrison SP, Latimer AM, *et al.* (2016) Ecological effects of extreme drought on Californian herbaceous plant communities. *Ecol Monogr* **86**:295-311.

- Correia AC, Costa-E-Silva F, Dubbert M, *et al.* (2016) Severe dry winter affects plant phenology and carbon balance of a cork oak woodland understory. *Acta Oecol* **76**:1-12.
- Dai A (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat Clim Chang* **3**:52-58.
- D'andrea RM, Andreo CS, Lara MV (2014) Deciphering the mechanisms involved in *Portulaca oleracea* (C4) response to drought: metabolic changes including crassulacean acid-like metabolism induction and reversal upon re-watering. *Physiol Plant* **152**:414-430.
- Estiarte M, Vicca S, Peñuelas J, *et al.* (2016) Few multi-year precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. *Glob Chang Biol* **22**:2570-2581. <https://doi.org/10.1111/gcb.13269>
- Eziz A, Yan Z, Tian D, *et al.* (2017) Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecol Evol* **7**:11002-11010.
- Felton AJ, Zavislan-Pullaro S, Smith MD (2019) Semiarid ecosystem sensitivity to precipitation extremes: weak evidence for vegetation constraints. *Ecology* **100**:e02572.
- Forsman A (2015) Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity* **115**:276-284.
- Herrera A (2008) Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Ann Bot* **103**:645-653.
- Herrera A, Ballestrini C, Montes E (2015) What is the potential for dark CO₂ fixation in the facultative crassulacean acid metabolism species *Talinum triangulare*? *J. Plant Physiol* **174**:55-61.
- Hoover DL, Knapp AK, Smith MD (2014) Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology* **95**:2646-2656.

- Hoover DL, Wilcox KR, Young KE (2018) Experimental droughts with rainout shelters: a methodological review. *Ecosphere* **9**:e02088.
- Huang J, Ji M, Xie Y, *et al.* (2016) Global semi-arid climate change over last 60 years. *Clim Dyn* **46**:1131-1150.
- IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p.1535.
- Jin R, Shi H, Han C, *et al.* (2015) Physiological changes of purslane (*Portulaca oleracea* L.) after progressive drought stress and rehydration. *Sci Hort* **194**:215-221.
- Jin R, Wang Y, Liu R, *et al.* (2016) Physiological and metabolic changes of purslane (*Portulaca oleracea* L.) in response to drought, heat, and combined stresses. *Front Plant Sci* **6**:1123.
- Jongen M, Hellmann C, Unger S (2015) Species-specific adaptations explain resilience of herbaceous understorey to increased precipitation variability in a Mediterranean oak woodland. *Ecol Evol* **5**:4246-4262.
- Khodorova NV, Boitel-Conti M (2013) The role of temperature in the growth and flowering of geophytes. *Plants* **2**:699-711.
- Knapp AK, Carroll CJ, Griffin-Nolan RJ, *et al.* (2018) A reality check for climate change experiments: Do they reflect the real world? *Ecology* **99**:2145-2151.
- Kooyers NJ (2015) The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant Sci* **234**:155-162.
- Kvakić M, Tzagkarakis G, Pellerin S, *et al.* (2020) Carbon and phosphorus allocation in annual plants: an optimal functioning approach. *Front Plant Sci* **11**:149.

- Lara MV, Disante KB, Podestá FE, *et al.* (2003) Induction of a Crassulacean acid like metabolism in the C₄ succulent plant, *Portulaca oleracea* L.: physiological and morphological changes are accompanied by specific modifications in phosphoenolpyruvate carboxylase. *Photosyn Res* **77**:241.
- Lelièvre F, Seddaiu G, Ledda L, *et al.* (2011) Water use efficiency and drought survival in Mediterranean perennial forage grasses. *Field Crops Res* **121**:333-342.
- Lima LCP, Queiroz LP, Tozzi, AMGDA, *et al.* (2014) A taxonomic revision of *Desmodium* (Leguminosae, Papilionoideae) in Brazil. *Phytotaxa* **169**:1-119.
- Lu N, Chen S, Wilske B, *et al.* (2011) Evapotranspiration and soil water relationships in a range of disturbed and undisturbed ecosystems in the semi-arid Inner Mongolia, China. *J Plant Ecol* **4**:49-60.
- Marengo JA, Torres RR, Alves LM (2017) Drought in Northeast Brazil-past, present, and future. *Theor Appl Climatol* **129**:1189-1200.
- Matías Resina L, Montero Ramírez A, Hidalgo MD, *et al.* (2019) Phenological responses to climate change in communities of plants species with contrasting functional strategies. *Environ Exp Bot* **170**:103852.
- Miranda J, Padilla FM, Pugnaire FI (2009) Response of a Mediterranean semiarid community to changing patterns of water supply. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* **11**:255-266.
- Morellato LPC, Alberton B, Alvarado ST, *et al.* (2016) Linking plant phenology to conservation biology. *Biol Conserv* **195**:60-72.
- Moreno M, Gulías J, Lazaridou M, *et al.* (2008) Ecophysiological strategies to overcome water deficit in herbaceous species under Mediterranean conditions. *Opt Medit* **79**:247-257.
- Müller I, Schmid B, Weiner J (2000) The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* **3**:115-127.

- Nogueira C, Bugalho MN, Pereira JS, *et al.* (2017). Extended autumn drought, but not nitrogen deposition, affects the diversity and productivity of a Mediterranean grassland. *Environ Exp Bot* **138**:99-108.
- Okello J, Ssegawa P (2007) Medicinal plants used by communities of Ngai Subcounty, Apac District, northern Uganda. *Afr J Ecol* **45**:76-83.
- PBMC (2014) Base científica das mudanças climáticas. Contribuição do Grupo de Trabalho 1 do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas ao Primeiro Relatório da Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas. [Ambrizzi, T, Araujo, M (eds.)]. COPPE. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, 464p.
- Peng Y, Yang Y (2016) Allometric biomass partitioning under nitrogen enrichment: Evidence from manipulative experiments around the world. *Sci Rep* **6**:28918.
- Pérez-Ramos IM, Volaire F, Fattet M, *et al.* (2013) Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environ Exp Bot* **87**:126-136.
- Pettigrew WT, Heitholt JJ, Vaughn KC (1993) Gas exchange differences and comparative anatomy among cotton leaf-type isolines. *Crop Sci* **33**:1295-1299.
- Pompelli MF, Santos JN, Santos MA (2019) Estimating leaf area of *Jatropha nana* through non-destructive allometric models. *AIMS Environmental Science* **6**:59.
- Poorter H, Nagel O (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Funct Plant Biol* **27**:1191-1191.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, *et al.* (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol* **193**:30-50.
- Radford PJ (1967) Growth analysis formulae-their use and abuse 1. *Crop Sci* **7**:171-175.

- Reis AMS, Araújo EL, Ferraz EMN, *et al.* 2006. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of "caatinga" vegetation in Pernambuco, Brazil. *Braz J Biol* **29**:497-508.
- Riar MK, Carley DS, Zhang C, *et al.* (2016) Environmental influences on growth and reproduction of invasive *Commelina benghalensis*. *Int J Agron* **2016**:1687-8167.
- Ruppert JC, Harmoney K, Henkin Z, *et al.* (2015) Quantifying drylands' drought resistance and recovery: the importance of drought intensity, dominant life history and grazing regime. *Glob Chang Biol* **21**:1258-1270.
- Sabila MH, Grey TL, Webster TM, *et al.* (2012) Evaluation of factors that influence Benghal dayflower (*Commelina benghalensis*) seed germination and emergence. *Weed Sci* **60**:75-80.
- Santos DM, Santos JMFF, Silva KA, *et al.* (2016) Composition, species richness, and density of the germinable seed bank over 4 years in young and mature forests in Brazilian semiarid regions. *J Arid Environ* **129**:93-101.
- Santos DM, Silva KA, Santos JMFF, *et al.* (2018) Soil seed bank and its importance in the natural regeneration of degraded areas. *Ethnobiol Conserv* **7**:5.
- Santos JMFF, Santos DM, Lopes CGR, *et al.* (2013a) Natural regeneration of the herbaceous community in a semiarid region in Northeastern Brazil. *Environ Monit Assess* **185**:8287-8302.
- Santos DM, Silva KA, Albuquerque UP, *et al.* (2013b). Can spatial variation and inter-annual variation in precipitation explain the seed density and species richness of the germinable soil seed bank in a tropical dry forest in north-eastern Brazil? *Flora* **208**:445-452.
- Schwinning S, Sala OE (2004) Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**:211-220.

- Shipley B, Meziane D (2002) The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Funct Ecol* **16**:326-331.
- Silva KA, Andrade JR, Santos JMFFD, et al. (2015) Effect of temporal variation in precipitation on the demography of four herbaceous populations in a tropical dry forest area in Northeastern Brazil. *Rev Biol Trop* **63**:903-914.
- Silva KA, Santos JMFF, Andrade JR, et al. (2016) The influence of microhabitat on the population dynamics of four herbaceous species in a semiarid area of northeastern Brazil. *Braz J Biol* **76**:45-54.
- Souza JD, Aguiar BAS, Santos DM, et al. (2020) Dynamics in the emergence of dormant and non-dormant herbaceous species from the soil seed bank from a Brazilian dry forest. *J Plant Ecol* **13**:256-265.
- Souza JT, Ferraz EMN, Albuquerque UP, et al. (2014) Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? *Plant Biol (Stuttg)* **16**:748-756.
- Swarna J, Ravindhran R, Lokeswari TS (2015) Characterization of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. germplasm using molecular descriptors. *S Afr J Bot* **97**:59-68.
- Tardieu F (2011) Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *J Exp Bot* **63**:25-31.
- Tardieu F (2013) Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Front Physiol* **4**:17.
- Thomey ML, Collins SL, Vargas R, et al. (2011) Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Glob Chang Biol* **17**:1505-1515.
- Torres RR, Lapola DM, Gamarra NLR (2017) Future Climate Change in the Caatinga. In: Silva J.M.C., Leal I.R., Tabarelli M. (eds). *Caatinga*: Springer, Cham, 383-410.

- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* **176**:749-763.
- Vandegeer RK, Tissue DT, Hartley SE, *et al.* (2020) Physiological acclimation of a grass species occurs during sustained but not repeated drought events. *Environ Exp Bot* **171**:103954.
- Wade RN, Karley AJ, Johnson SN, *et al.* (2017) Impact of predicted precipitation scenarios on multitrophic interactions. *Funct Ecol* **31**:1647-1658.
- Wang YH, He WM, Yu FH, *et al.* (2009) Brushing effects on the growth and mechanical properties of *Corispermum mongolicum* vary with water regime. *Plant Biol* **11**:694-700.
- Webster TM, Grey TL (2008) Growth and reproduction of Benghal dayflower (*Commelina benghalensis*) in response to drought stress. *Weed Sci* **56**:561-566.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, *et al.* (2011) Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Glob Chang Biol* **17**:927-942.
- Xu Z, Zhou G (2011) Responses of photosynthetic capacity to soil moisture gradient in perennial rhizome grass and perennial bunchgrass. *BMC Plant Biol* **11**:21.
- Yousfi N, Saïdi I, Slama I, *et al.* (2015) Phenology, leaf gas exchange, growth and seed yield in *Medicago polymorpha* L. populations affected by water deficit and subsequent recovery. *Flora-Morphology* **214**:50-60.
- Zeiter M, Schärer S, Zweifel R, *et al.* (2016) Timing of extreme drought modifies reproductive output in semi-natural grassland. *J Veg Sci* **27**:238-248.
- Zeppel MJB, Wilks JV, Lewis JD (2014) Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. *Biogeosciences* **11**:3083-3093.
- Zhang B, Cadotte MW, Chen S, *et al.* (2019) Plants alter their vertical root distribution rather than biomass allocation in response to changing precipitation. *Ecology* **100**:e02828.

Zhou YX, Xin HL, Rahman K, *et al.* (2015) *Portulaca oleracea* L.: a review of phytochemistry and pharmacological effects. *BioMed Res Int* **2015**:925631.

Table 1. Models, regression coefficients (β_0 , β_1), standard errors of estimates (S_{xy}), adjusted determination coefficients (R^2), freedom degrees of the residues (DF), residual mean square ($MS_{residual}$) and leaf area estimation equation (\hat{y}) as a function of linear measurements of annual and perennial herbaceous leaves and leaflets. L: leaf length (cm); W: leaf width (cm); significance value $p < 0.01$.

Espécies	Coefficients		$S_{(xy)}$	R^2	DF	$MS_{residual}$	p	Estimador = (\hat{y})
	β_0	β_1						
<i>Portulaca oleracea</i> L.	0.09	0.62	0.06	0.98	178	0.004	<0.01	$\hat{Y} = 0.09064 + 0.62404(LW)$
<i>Desmodium glabrum</i> (Mill.) DC. (simple leaves)	1.91	0.60	0.86	0.99	58	0.748	<0.01	$\hat{Y} = 1.9154 + 0.60364(LW)$
<i>Desmodium glabrum</i> (Mill.) DC. (leaflet of compound leaves)	2.28	0.58	1.32	0.99	58	1.755	<0.01	$\hat{Y} = 2.2842 + 0.58441(LW)$
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	1.13	0.58	1.05	0.98	178	1.111	<0.01	$\hat{Y} = 1.1347 + 0.58835(LW)$
<i>Commelina Benghalensis</i> L.	-0.05	0.65	1.53	0.97	178	2.370	<0.01	$\hat{Y} = -0.0541 + 0.65402(LW)$

Table 2. Generalized Linear Models (GLMs) of the effect of rainfall simulations on the relative growth rate in height (RGRh), diameter (RGRd) and leaf area (RGRfa), leaf longevity (LL), total leaf production (TLP), in length roots and root/stem ratios (R/S) of annual and perennial caatinga herbaceous. DF: degrees of freedom; R^2 : adjusted determination coefficients MS: mean square; MS_{residual} : mean residual square; SS: sum of squares; SS_{residual} : sum of residual squares; F: Fisher's test; p: <0.05, significant differences.

Species	Attributes	DF	R^2	MS	MS_{residual}	SS	SS_{residual}	F	p
<i>Portulaca oleracea</i> L.	RGRh	2	0.48	0.02	0.0004	0.04	0.04	42.84	0.00
	RGRd	2	0.32	0.01	0.0003	0.01	0.02	21.66	0.00
	RGRfa	2	0.20	0.09	0.0035	0.09	0.31	12.19	0.00
	LL	2	0.37	519.3	19.05	1038.6	1657.5	27.25	0.00
	TLP	2	0.25	34179	2121.5	68358	184572	16.11	0.00
	Length roots	2	0.01	656.4	724.4	1312.9	8693.1	0.90	0.42
	R/S	2	0.11	0.01	0.0098	0.03	0.117	1.90	0.19
<i>Desmodium glabrum</i> (Mill.) DC.	RGRh	2	0.52	0.01	0.0002	0.02	0.02	48.93	0.00
	RGRd	2	0.55	0.01	0.0002	0.03	0.02	55.89	0.00
	RGRfa (simple leaves)	2	0.47	0.40	0.0049	0.40	0.42	41.15	0.00
	RGRfa (compound leaves)	2	0.16	0.43	0.0322	0.43	1.84	6.68	0.00
	LL (simple leaves)	2	0.48	109.6	2.60	219.35	226.4	42.14	0.00
	LL (compound leaves)	2	0.15	59.3	9.37	118.63	534.30	6.32	0.00
	TLP	2	0.10	211.1	35.19	422.1	3061.6	5.99	0.00
	Length roots	2	0.13	1690.8	822.5	3381.6	9870.9	2.05	0.17
R/S	2	0.58	0.03	0.0035	0.07	0.04	11.05	0.00	
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	RGRh	2	-0.02	0.00	0.0004	0.00	0.04	0.11	0.89
	RGRd	2	0.02	0.00	0.0001	0.00	0.01	1.84	0.16
	RGRfa	2	0.31	0.04	0.0010	0.04	0.09	20.58	0.00
	LL	2	0.27	476.3	26.71	952.6	2323.9	17.83	0.00
	TLP	2	0.30	16465.5	791.24	32931	68838	20.80	0.00
	Length roots	2	0.39	1387.7	245.9	2775.5	2951.8	5.64	0.01
	R/S	2	0.64	0.04	0.0031	0.08	0.03	13.96	0.00
<i>Commelina benghalensis</i> L.	RGRh	2	0.46	0.00	0.0001	0.01	0.01	38.35	0.00
	RGRd	2	0.53	0.00	0.0001	0.01	0.005	51.08	0.00
	RGRfa	2	0.20	0.36	0.0148	0.36	1.29	12.32	0.00
	LL	2	0.21	101.10	7.85	202.2	683.4	12.87	0.00
	TLP	2	0.84	127333	537.03	254666	46722	237.1	0.00
	Length roots	2	0.74	173660	8153.3	347320	97840	21.29	0.00
R/S	2	0.42	0.0	0.007	0.1	0.09	6.12	0.01	

Tabela 3. Generalized Linear Models (GLMs) of the effect of rainfall simulations on the biomass and water content of annual and perennial caatinga herbaceous. SBF: stem biomass fraction; LBF: leaves biomass fraction; RBF: roots biomass fraction; SWC: stem water content; LWC: leaf water content; RWC: root water content; DF: degrees of freedom; R^2 : adjusted determination coefficients MS: mean square; $MS_{residual}$: mean residual square; SS: sum of squares; $SS_{residual}$: sum of residual squares; F: Fisher's test; p: <0.05, significant differences;

Species	Attributes	DF	R^2	MS	$MS_{residual}$	SS	$SS_{residual}$	F	p
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Stem biomass	2	0.52	0.12	0.01	0.24	0.17	8.73	0.00
	Leaf biomass	2	0.48	0.06	0.008	0.12	0.10	7.36	0.01
	Root biomass	2	0.25	0.0003	0.0001	0.0005	0.001	3.35	0.07
	SBF*LBF*RBF	8	0.94	2451.4	26.28	19611.6	946.12	93.28	0.00
	SBF	2	0.48	333.27	44.29	666.55	531.48	7.52	0.01
	LBF	2	0.37	149.19	29.02	298.37	348.31	5.14	0.02
	RBF	2	0.63	71.37	5.52	142.73	66.33	12.91	0.00
	SWC	2	0.28	0.87	0.23	1.73	2.77	3.75	0.05
	LWC	2	0.54	2.73	0.29	5.46	3.49	9.38	0.00
RWC	2	0.18	29.63	11.60	59.26	139.23	2.55	0.12	
<i>Desmodium glabrum</i> (Mill.) DC.	Stem biomass	2	0.90	2.64	0.04	5.29	0.49	65.11	0.00
	Leaf biomass	2	0.75	2.96	0.13	5.91	1.65	21.48	0.00
	Root biomass	2	0.72	0.09	0.004	0.18	0.06	19.28	0.00
	SBF*LBF*RBF	8	0.98	2382.4	9.26	19059.48	333.40	257.26	0.00
	SBF	2	0.72	207.78	10.68	415.55	128.25	19.44	0.00
	LBF	2	0.67	197.54	12.94	395.07	155.36	15.26	0.00
	RBF	2	-0.15	0.30	4.14	0.61	49.78	0.07	0.93
	SWC	2	0.62	60.51	4.69	121.01	56.31	12.89	0.00
	LWC	2	0.14	13.76	6.36	27.52	76.29	2.16	0.16
RWC	2	0.59	217.28	19.27	434.55	231.29	11.27	0.00	
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	Stem biomass	2	0.79	7.82	0.29	15.64	3.50	26.79	0.00
	Leaf biomass	2	0.08	0.08	0.04	0.16	0.60	1.58	0.25
	Root biomass	2	0.28	0.55	0.14	1.10	1.79	3.69	0.06
	SBF*LBF*RBF	8	0.80	6598.5	71.78	71.78	3014.7	91.92	0.00
	SBF	2	0.39	357.80	65.79	715.61	789.59	5.44	0.02
	LBF	2	0.69	357.92	21.45	715.85	257.45	16.68	0.00
	RBF	2	0.01	41.47	37.77	82.94	453.35	1.10	0.36
	SWC	2	0.13	0.13	2.73	11.03	32.71	2.02	0.17
	LWC	2	0.06	5.57	3.80	11.14	45.57	1.47	0.27
RWC	2	0.06	16.04	10.97	32.09	131.59	1.46	0.27	
<i>Commelina Benghalensis</i> L.	Stem biomass	2	0.97	71.00	0.32	142.01	3.86	220.50	0.00
	Leaf biomass	2	0.95	12.75	0.09	25.51	1.16	132.41	0.00
	Root biomass	2	0.44	10.75	1.67	21.49	20.10	6.41	0.01
	SBF*LBF*RBF	8	0.91	9180.5	38.28	18361	1608.09	239.7	0.00
	SBF	2	0.00	25.82	26.64	51.65	319.75	0.97	0.41
	LBF	2	0.43	86.77	14.03	173.53	168.46	6.18	0.01
	RBF	2	0.37	206.84	40.08	413.68	481.03	5.16	0.02
	SWC	2	0.69	4.20	0.25	8.40	3.00	16.79	0.00
	LWC	2	0.71	240.72	13.16	481.44	157.94	18.29	0.00
RWC	2	0.11	21.69	11.44	43.38	137.23	1.90	0.19	

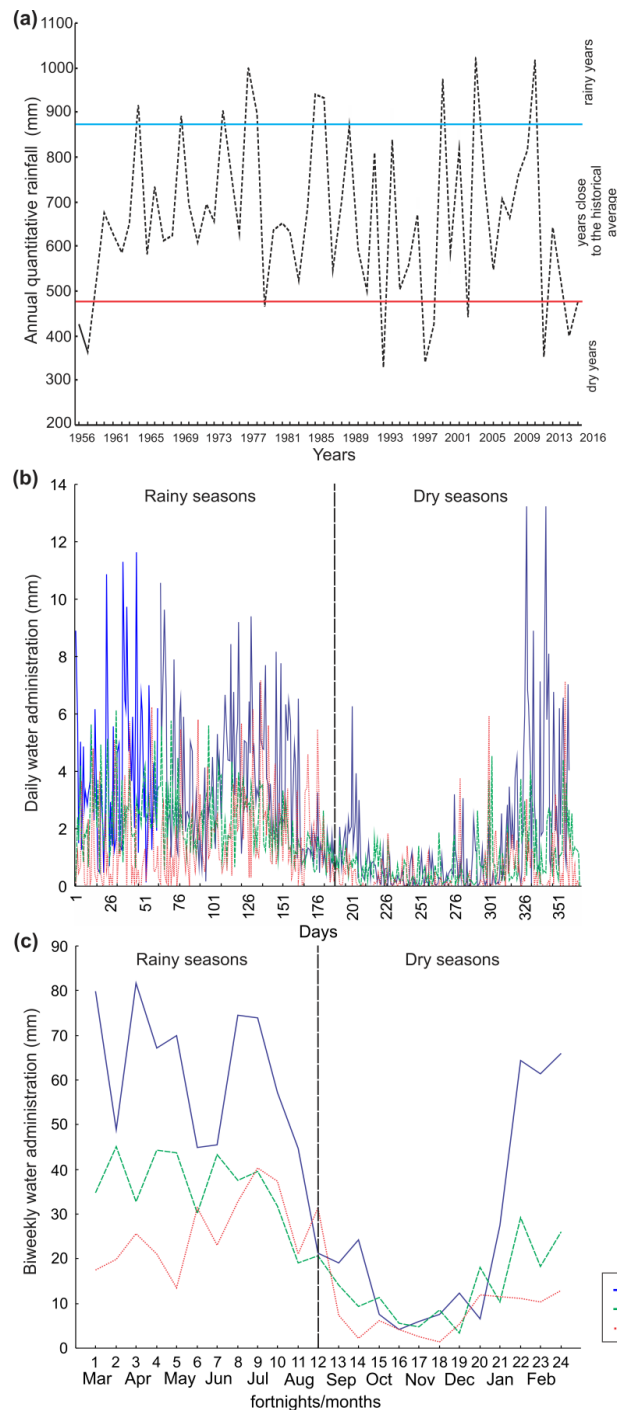


Fig. 1 (a) Annual quantitative rainfall for 60 years (1956-2016) of a Caatinga fragment obtained from the IPA weather station (Instituto Agrônômico de Pernambuco - Experimental Station José Nilson de Melo, Caruaru-PE), the blue line refers to the cutoff value for selection of extremely rainy years and red line for dry years, the range represents years fluctuating close to the historical average. (b) Daily water administration and (c) biweekly water administration in millimeters (mm) for the dry and rainy seasons of the rain simulation experiment (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3- RS of dry years.

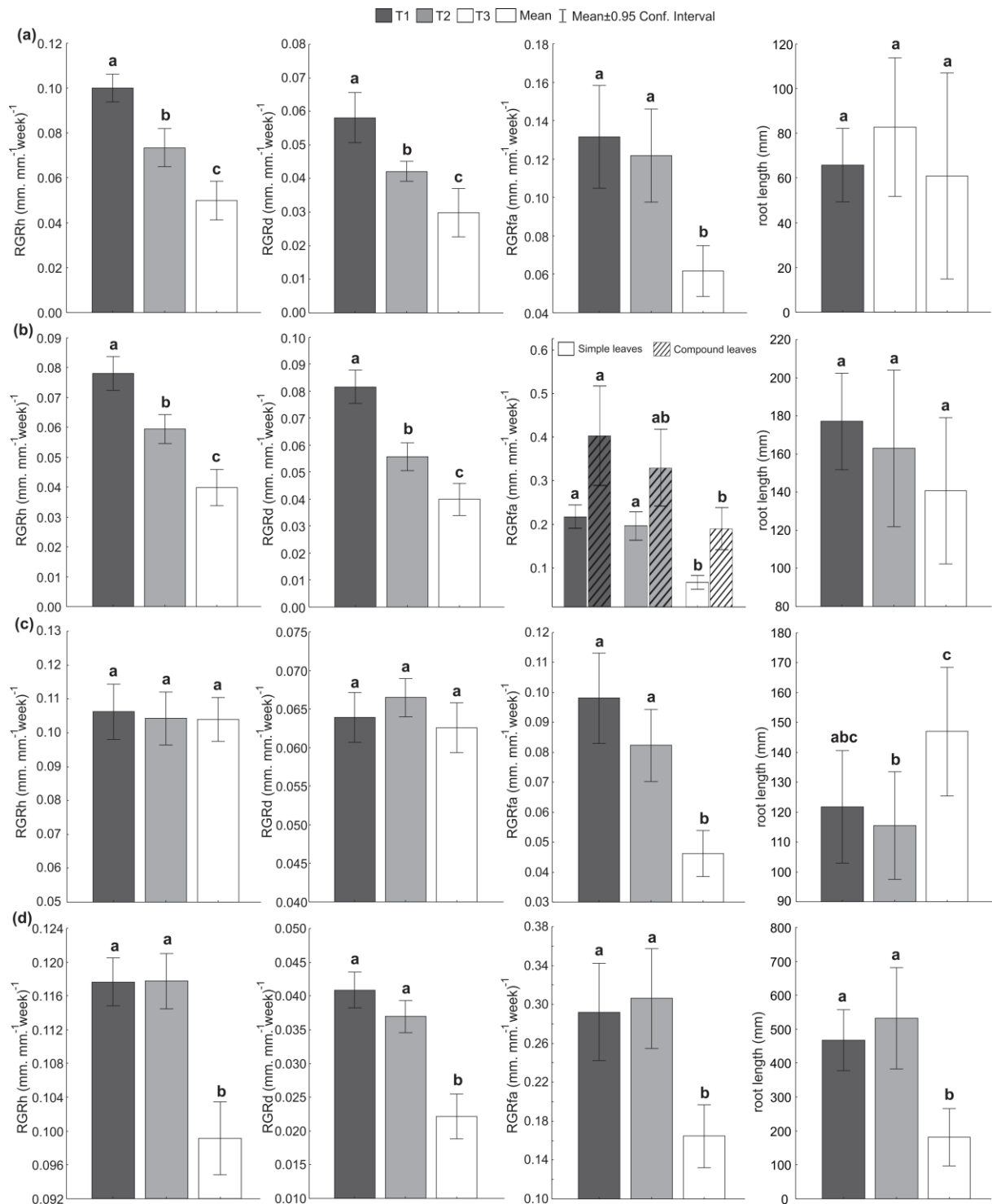


Fig. 2 Effect of rainfall simulations on average values of relative growth rate in height (RGRh), diameter (RGRd), leaf area (RGRfa) and length roots among annual herbaceous (**a** - *P. oleracea*; **b** - *D. glabrum*) and perennial (**c** - *T. triangulare*; **d** - *C. benghalensis*) from caatinga. Different letters denote differences between treatments (Test Tukey; $p < 0.05$). Rain simulation (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

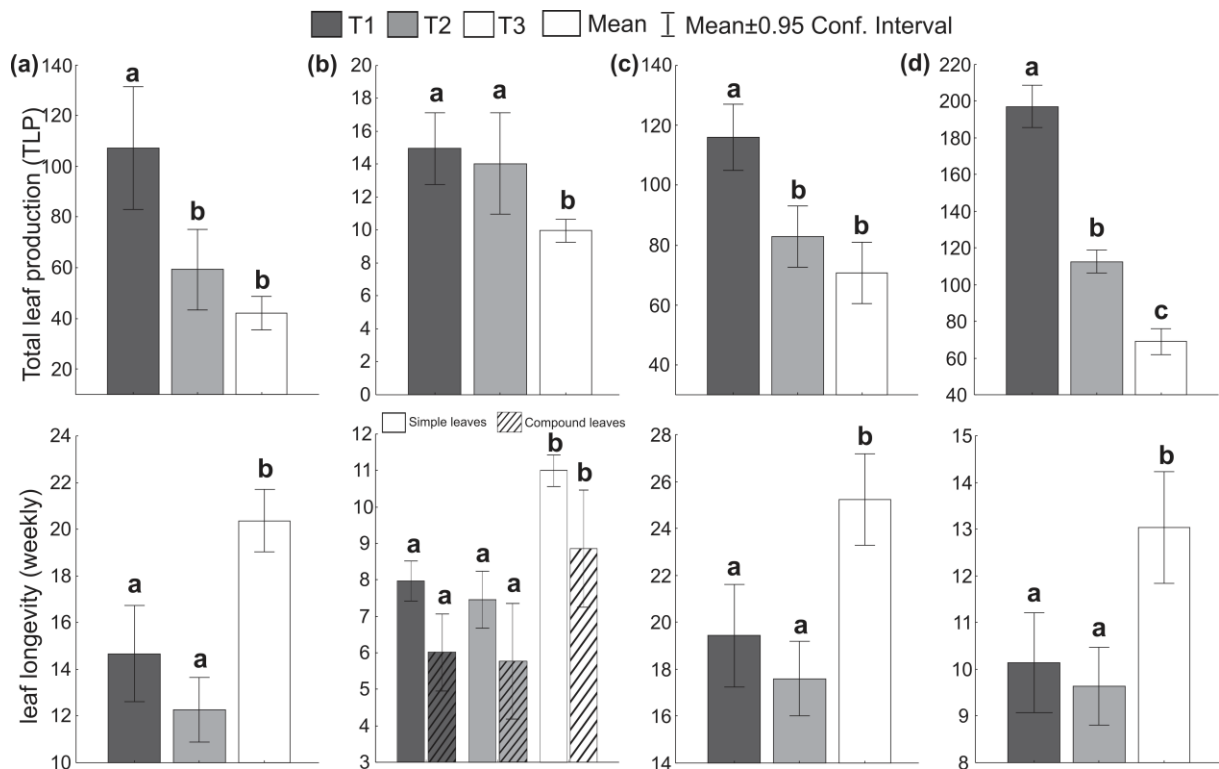


Fig. 3 Effect of rainfall simulations on leaf production and longevity among annual herbaceous (**a** - *P. oleracea*; **b** - *D. glabrum*) and perennial (**c** - *T. triangulare*; **d** - *C. benghalensis*) from caatinga. Different letters denote differences between treatments (Test Tukey; $p < 0.05$). Rain simulation (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

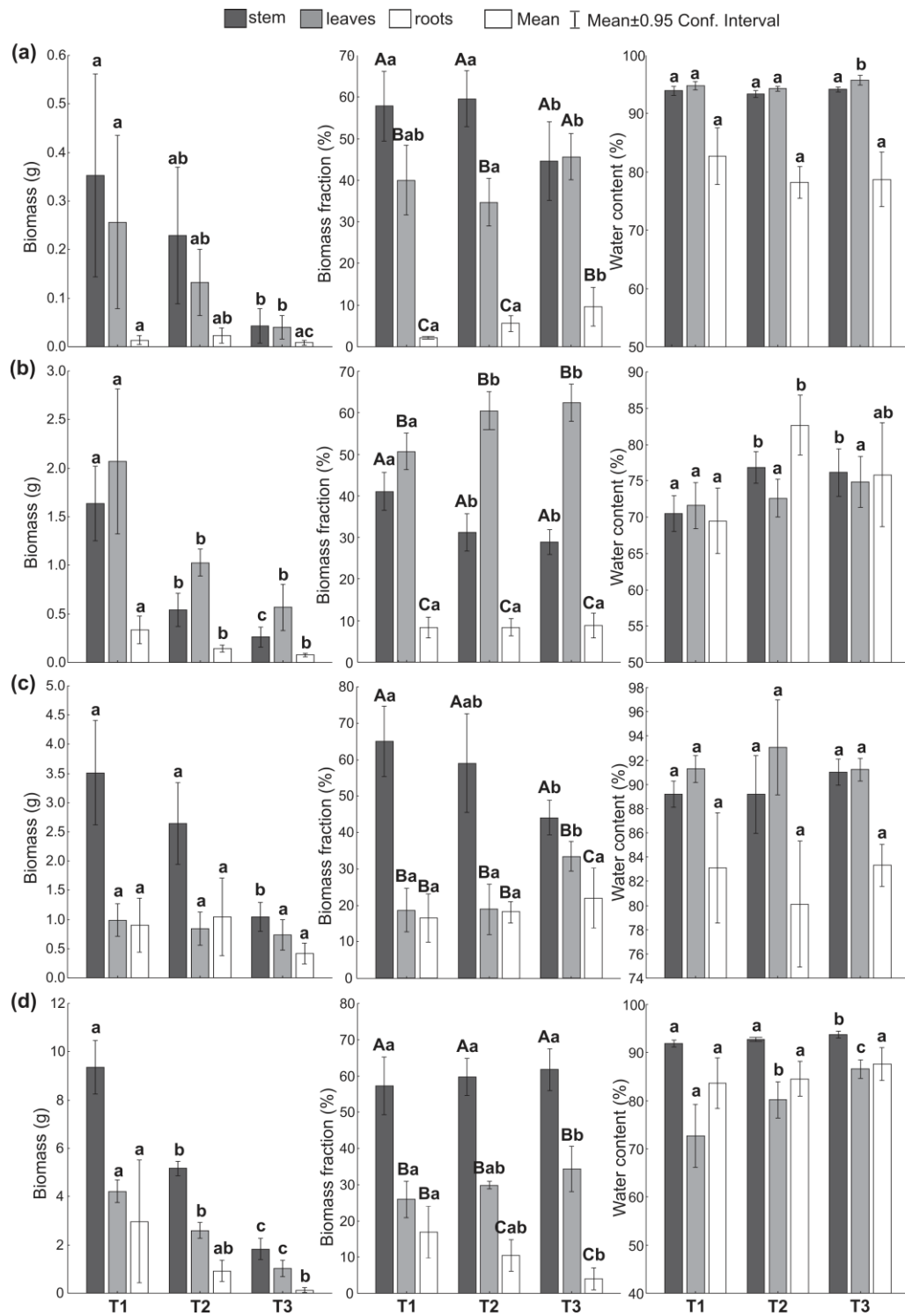


Fig. 4 Effect of rainfall simulations on the quantity of biomass, biomass allocation, and water content of vegetative structures below and above ground in annual herbaceous (**a** - *P. oleracea*; **b** - *D. glabrum*) and perennial (**c** - *T. triangulare*; **d** - *C. benghalensis*) from caatinga. Lower case letters denote differences between treatments in each plant organ (Tukey test; $p < 0.05$). Capital letters denote differences in each treatment between the allocation of biomass above and below ground (Tukey test; $p < 0.05$). Rain simulation (RS): T1 - RS of rainy years; T2 - RS of years close to the historical average; T3 - RS of dry years.

Capítulo 2 – Manuscrito 2

Title: Precipitation simulation of past years and its effects on the vegetative phenology of perennial and annual herbaceous plants in seasonally dry forests

Manuscrito em **SUBMETIDO** no periódico:

Plant Biology

ISSN: 1438-8677

CiteScore 2020: 4,5

Highest percentile: 83% - Plant Science

Fator de impacto: 3.081 (2019-2020)

Qualis capes: A2 (2013-2016)

Simulação de precipitação de anos passados e seus efeitos na fenologia vegetativa de herbáceas perenes e anuais de florestas sazonalmente secas

Bruno Ayron de Souza Aguiar^{1*} • Kleber Andrade da Silva² • Elcida de Lima Araújo^{1,3}

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Rua Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil. ²Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória (CAV), Rua Alto do Reservatório, s/n, Bela Vista, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brasil. ³Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Av. Prof. Moraes Rego, 1235 - Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brasil.

*Correspondence:

Tel, +5581998460750; e-mail: bruno_ayron@hotmail.com.

Resumo

- Detectar mudanças nas respostas fenológicas de espécies herbáceas em função das mudanças climáticas previstas é uma questão importante para predições de futuros cenários de funcionamento das florestas tropicais secas, especialmente quando se prevê o aumento da frequência e intensidade de secas extremas. Devido à sensibilidade das plantas à disponibilidade de água, nosso estudo levanta a hipótese de que, se os anos se tornarem mais secos, as plantas herbáceas irão refletir tais variações com mudanças no início e na duração de suas fenofases.
- Utilizamos uma série histórica de 60 anos de precipitação registrada na vegetação da caatinga para definirmos a média diária de precipitação de anos chuvosos (T1), medianos (T2) e secos (T3). Simulamos a média diária de chuvas do passado (T1, T2, T3) no cultivo de plantas herbáceas perenes e anuais. Monitoramos o crescimento das plantas e aferimos a atividade e intensidade das fenofases vegetativas. Utilizamos análise de estatísticas circulares para avaliar as diferenças entre os tratamentos.
- Nossos resultados revelaram que a emissão de folhas era sazonal, porém próximo da uniformidade para espécies perenes e altamente sazonal (estação chuvosa) para as espécies anuais. Anos secos induzem menor brotação de forma mais concentrada em poucos meses em espécies anuais, enquanto esse efeito é mais significativo em apenas uma das espécies perene.

A senescência e a abscisão foliar são fenofases sazonais, mas em anos secos a expressão desses eventos é registrada mais tardiamente e altamente concentrada. Dentro da estação chuvosa, a troca foliar é mais intensa nos anos com maior disponibilidade de água quando comparado aos anos secos.

- Portanto, se reduções de precipitação ocorrerem no futuro, as mudanças no comportamento fenológico indicam que, a cobertura herbácea de diferentes grupos funcionais deverá tornar-se reduzida, modificando a paisagem e o funcionamento das florestas tropicais secas. Tais achados são fundamentais para o entendimento de suas distribuições atuais e futuras.

Palavras-chave brotamento foliar · senescência · abscisão · mudanças climáticas · estresse hídrico

INTRODUÇÃO

A vegetação tem um papel importante na regulação do clima, mas este também pode modificar o comportamento fenológico das plantas porque os eventos fenológicos são recorrentes e altamente sensíveis as características do clima (Richardson *et al.* 2013; Schwartz 2013; Cortés-Flores *et al.* 2017; Pérez-Ramos *et al.* 2020), sobretudo no que diz respeito ao comportamento das chuvas que em áreas de florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) apresenta variação interanual em seu total limitado e na sua distribuição (Reis *et al.* 2006; Albuquerque *et al.* 2012; Alberton *et al.* 2019; Aguiar *et al.* 2020).

O início das chuvas nas FTSS é considerado um primeiro “gatilho” para que as plantas emitam nova folhagem e sua continuidade impulsiona a expansão foliar e o crescimento das plantas (Moreno *et al.* 2008; Poorter *et al.* 2012; Tardieu 2013; Alberton *et al.* 2019), possibilitando, com o passar do tempo, mudança do crescimento vegetativo para o reprodutivo que promove a produção de sementes necessária para a continuidade da próxima geração no habitat (Takeno 2016). Desta forma, o estudo fenológico constitui-se uma boa ferramenta para rastrear possíveis mudanças na ecologia das espécies vegetais em resposta as variações de precipitação (IPCC 2014; Morellato 2016; Alberton *et al.* 2019; Májeková *et al.* 2019).

Estudos recentes sobre o clima têm proposto modelos de mudanças climáticas com previsões de redução de 30% das chuvas para áreas semiáridas, podendo ocorrer alteração no comportamento das chuvas com antecipação, atrasos e ocorrência de períodos extremos de chuva ou de seca (Dai 2011; IPCC 2013; PBMC 2014; Marengo *et al.* 2017). Tais mudanças sinalizam a possibilidade de mudanças futuras no comportamento fenológico das plantas, as

quais podem se expressar no tempo de início e de duração das respostas fenológicas de crescimento e/ou reprodução, o que pode gerar mudanças no funcionamento das florestas (Amorim *et al.* 2009; Alberton *et al.* 2019; Pérez-Ramos *et al.* 2020; Aguiar *et al.* 2020). Por exemplo, atrasos e antecipação da emissão da folhagem vêm sendo observadas em alguns habitats, o que vem influenciando as interações bióticas porque as alterações na produção de folhagem pode induzir maior sobreposição entre as fases do ciclo de vida das plantas e dos insetos, favorecendo a um aumento na população de alguns insetos que podem, temporalmente, gerar um surto de pragas, consumindo massivamente a biomassa das plantas, e, por conseguinte, gerar alterações no ciclo anual do carbono (Morellato *et al.* 2016).

Desta forma, detectar as respostas fenológicas às mudanças nos padrões das chuvas é uma questão importante na agenda global, pois a fenologia pode funcionar como um bioindicador relevante e possibilitar a realização de predições sobre cenários futuros de funcionamento das florestas tropicais secas (Ruppert *et al.* 2015; Knapp *et al.* 2018; Pérez-Ramos *et al.* 2020). Embora não seja possível garantir o real quantitativo de chuvas que vão ocorrer no futuro com as mudanças do clima, para alguns habitats temos conhecimento do quantitativo de chuvas diárias de anos passados. Com base no registro histórico dessas chuvas diárias, podemos identificar anos que choveram acima (considerados chuvosos) e abaixo da média (considerados anos secos) e definir a média do comportamento diário da distribuição das chuvas dos anos secos, cuja frequência poderá aumentar nas áreas semiáridas, se a redução de 30% de suas chuvas ocorrer (Dai 2011; IPCC 2013; Marengo *et al.* 2017).

A simulação da disponibilidade diária de água, com base na média histórica dos anos secos é uma alternativa interessante que pode auxiliar a compreender os efeitos das mudanças do clima no crescimento das plantas em condições de laboratório e pode gerar inferências sobre a biodiversidade das florestas secas (Wu *et al.* 2011; Kooyers *et al.* 2015; Copeland *et al.* 2016; Estiarte *et al.* 2016; Hoover *et al.* 2018; Knapp *et al.* 2018), especialmente sobre as espécies do componente herbáceo que, neste tipo de floresta, como as que ocorrem, por exemplo, na vegetação da caatinga do Brasil, são altamente sensíveis a variação sazonal e interanual do comportamento das chuvas, apresentando aumento ou redução do tamanho de suas populações ou até mesmo redução da biodiversidade entre os anos (Lima *et al.* 2007; Reis *et al.* 2006; Silva *et al.* 2015; Santos *et al.* 2013; Aguiar *et al.* 2020; Souza *et al.* 2020).

Devido a sensibilidade das plantas a disponibilidade de água das florestas secas, nosso estudo tem por hipótese que se os anos se tornarem mais secos, as plantas herbáceas irão refletir tais variações com mudanças no início e na duração de suas fenofases vegetativas. Assim, simulamos a disponibilidade anual de água, com base em registro do histórico de

chuvas do passado, e avaliamos como as respostas fenológicas de plantas herbáceas anuais e perenes diferem em função de tal disponibilidade, visando entender o que poderá acontecer com o crescimento e sobrevivência das plantas em função das mudanças climáticas previstas.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies estudadas

Selecionamos espécies herbáceas anuais (*Portulaca oleracea* L.; *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) e perenes (*Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; *Commelina benghalensis* L.), que possuem ampla distribuição em florestas tropicais secas (Sabila *et al.* 2012; Jin *et al.* 2016; Souza *et al.* 2020), e elevada densidade na vegetação da caatinga (Reis *et al.* 2006; Santos *et al.* 2013). Essas espécies são usadas por populações humanas para fins alimentícios, forrageiros e medicinais (Sabila *et al.* 2012; Swarna *et al.* 2015; Zhou *et al.* 2015). As espécies *P. oleracea* e *T. triangulare* possuem folhas e caules suculentos, bem como vias fotossintéticas alternativas do metabolismo, respectivamente, entre C3-CAM e C4-CAM, características consideradas adaptações à seca (D'Andrea *et al.* 2014; Herrera *et al.* 2015).

Coleta de sementes e cultivo de plantas

As sementes das espécies foram coletadas de um fragmento preservado de floresta de caatinga, localizado no Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA - Estação Experimental José Nilson de Melo; 8° 14'18"S; 35 ° 55'20" W; 535m altitude), Caruaru, Pernambuco, Brasil. A região tem um clima sazonal, com precipitação média anual de 662,3 mm (1956-2016). No ano mais seco dos últimos 60 anos (1993), houve uma redução de cerca de 70% na quantidade de chuvas em relação ao ano de maior precipitação (2004) (Fig. 1a). Nesse tipo de vegetação, ainda podem ocorrer secas esporádicas dentro da estação chuvosa (veranicos) e chuvas esporádicas dentro da estação seca (Santos *et al.* 2013; Silva *et al.* 2015; Santos *et al.* 2016; Marengo *et al.* 2017; Aguiar *et al.* 2020). Além disso, a precipitação anual de anos mais secos pode ocorrer basicamente concentrada em apenas dois meses consecutivos (Silva *et al.* 2016; Fig. 1c). As coletas de sementes foram realizadas no final do período chuvoso (agosto/2016) que nesta floresta é o período de maior dispersão de sementes das plantas herbáceas (Souza *et al.* 2014). Em adição, coletamos solo do mesmo local onde coletamos as sementes para montagem do experimento em casa de vegetação. Este solo apresenta as seguintes características: textura do solo: areia (19%), argila (69%), silte (12%); pH: 5,5; química do solo (ppm): K (27,6), P (12), Na (23,2), Fe (52) (Aguiar *et al.* 2020).

As sementes coletadas foram limpas com hipoclorito de sódio 2,5% e submetidas a tratamentos pré-germinativos em laboratório para quebra de dormência, seguindo as recomendações de Souza *et al.* (2020). Em seguida, foram colocados em placas de Petri, contendo papel de filtro e algodão, previamente umedecido. As placas foram mantidas na câmara de germinação (B.O.D.), à temperatura de 25°C e fotoperíodo de 24 horas. Dez dias após a emergência das mudas, 90 indivíduos saudáveis de cada espécie foram cuidadosamente transferidos para sacos de polietileno (área de circunferência de 250 cm²), devidamente enumerados, contendo 3 kg de solo previamente autoclavado para evitar competição com o banco de sementes.

Após a transferência para os sacos, as mudas foram aclimatadas por 20 dias em casa de vegetação (luminosidade: 10449,06 lux; temperatura média: 28,7 ° C; umidade relativa média: 64,8), sendo o solo mantido em capacidade de campo (CC). Durante o período de aclimação houve queda de 60% dos cotilédones das plântulas. Após aclimação, 30 indivíduos por espécie foram submetidos a tratamentos de simulação de precipitação, com base numa série histórica de chuvas de anos passados, conforme análise estatística descrita a seguir.

Design do experimento de simulação de chuvas

Os valores anuais das chuvas dos últimos 60 anos (1956-2016), fornecidos pela estação meteorológica do IPA-Caruaru, foram submetidos a uma análise de estatística descritiva e de interquartis, para determinação do valor de corte (mm), que permitisse classificar os anos como secos, chuvosos, e próximo à média histórica (medianos) (Fig. 1a). Para isso, o desvio interquartil da série temporal foi somado à média aritmética para determinar o valor de corte (mm) dos anos mais chuvosos ou subtraído para definir os anos secos (Fig. 1a). Os anos classificados como próximos da média histórica foram todos aqueles que apresentaram a precipitação total oscilando entre o valor de corte dos anos chuvoso e seco (Fig. 1a). Dos 60 anos, dez foram classificados como chuvosos, com mais de 891,4 mm.ano⁻¹, sete como anos secos, com menos de 433,3 mm.ano⁻¹, e 43 como medianos, com precipitação acima de 433,3 e abaixo de 891,4 mm.ano⁻¹. Dentro desses anos, historicamente, os meses de março a agosto correspondem a estação chuvosa e os de setembro a fevereiro corresponde a estação seca. Cerca de 82% do total anual de chuvas ocorrem dentro da estação chuvosa (Aguiar *et al.* 2020).

Posteriormente, com base na precipitação diária de cada ano, calculamos a média diária das chuvas (mm) para o conjunto de anos chuvosos (correspondendo ao tratamento 1),

medianos (correspondendo ao tratamento 2) e secos (correspondendo ao tratamento 3) (Fig. 1b). Usamos o valor médio diário calculado para regar as plantas durante 12 meses em casa de vegetação, conforme tratamento estabelecido, simulando as estações chuvosa (indo 1^a a 26^a semana) e seca (indo da 27^a a 52^a semana), totalizando 52 semanas de aplicação de rega e de monitoramento das plantas. Assim, neste estudo todos os tratamentos e estações climáticas foram feitos com base em simulações, replicando o ocorrido com as médias históricas de anos chuvosos, medianos e secos. Em adição, considerando que as plantas foram cultivadas em sacos de polietileno, com área de circunferência de 250 cm², a precipitação média diária foi convertida em litros/m² e depois em litros/cm². O delineamento do experimento de simulação de chuva foi inteiramente casualizado, com 4 espécies, 3 tratamentos (T) e 30 repetições por tratamento.

Monitoramento fenológico

Realizamos o monitoramento semanal da atividade (presença/ausência) e da intensidade das fenofases vegetativas (brotação, senescência e abscisão foliar). Com base na presença (1) ou ausência (0) das fenofases, o índice de atividade foi calculado, para descrever o ritmo e a sincronia fenológica das populações herbáceas, sendo expresso pelo percentual de indivíduos que estavam manifestando simultaneamente um determinado evento fenológico (Bencke e Morelalto 2002; Morellato *et al.* 2010). Para aferir a intensidade das fenofases, que expressa a magnitude desta, foi adotado 5 categorias visuais de expressão da fenofase, conforme proposto por Fournier (1974), foram elas: 0 – ausência da fenofase; 1 – plantas com até de 25% da expressão da fenofase; 2 – plantas com mais de 25% até 50%; 3 - plantas com mais de 50% até 75% e 4 - plantas com mais de 75% até 100% da expressão da fenofase.

Análise de dados

O índice de atividade semanal de cada fenofase foi calculado pelo somatório da presença (1)/ausência (0) da fenofase, dividido pelo total de indivíduos monitorados, sendo o resultado expresso em porcentagem. O índice de intensidade de cada fenofase por semana foi calculado somando-se os valores das categorias de Fournier atribuídas a cada planta. Este somatório foi dividido pelo total de plantas, sendo o quociente multiplicado por 4 (que corresponde a categoria de maior magnitude) e o produto resultante expresso em porcentagem (Fournier 1974; Benker e Morellato 2002; Aguiar *et al.* 2020).

Para avaliar se existia sazonalidade nos padrões fenológicos vegetativos de cada espécie monitorada e por tratamento de simulação de chuvas, usamos análises de estatística

circular, conforme adotado e recomendado em estudos de fenologia (Morellato *et al.* 2000, 2010; Aguiar *et al.* 2020). Para calcular os parâmetros estatísticos circulares, as semanas de monitoramento das fenofases foram convertidas em ângulos. Para isso as 52 semanas foram divididas previamente por 360°, resultando num intervalo de 7° entre semanas (1ª semana = 7° e 52ª semana = 360°, formando o círculo). Os percentuais de atividade e de intensidade de cada fenofase por semana foram utilizados para o cálculo dos parâmetros da estatística circular: ângulo médio (μ), significância do ângulo médio (Z) e comprimento do vetor médio (r).

O ângulo médio (μ) é o ângulo central que corresponde ao ponto, ou seja, a uma data ou a semana média, no qual, as médias dos percentuais de atividade e de intensidade de cada fenofase dos indivíduos foram elevadas (Morellato *et al.* 2000, 2010). É importante lembrar que o ângulo médio (ou data/semana correspondente) não aponta necessariamente para a semana de pico de cada fenofase, mas indica a tendência central dos dados de atividade e de intensidade de cada fenofase.

A significância do ângulo médio (μ) foi avaliada pelo teste de Rayleigh (Z), o qual permitiu avaliar se os indivíduos estavam concentrados em torno do ângulo médio ou distribuídos uniformemente entre os períodos de observação. As hipóteses testadas no teste de Rayleigh (Z) foram: H_0 = percentuais de atividade e intensidade de cada fenofase são distribuídos uniformemente em torno do ângulo médio, significando ausência de sazonalidade; H_A = percentuais de atividade e intensidade de cada fenofase não são distribuídos uniformemente ao longo do ano, havendo uma direção média significativa na distribuição, significando existência de um padrão de sazonalidade.

O comprimento do vetor médio (r) indica a magnitude da concentração dos indivíduos em torno do ângulo médio, significando o grau de sazonalidade. O vetor r varia de 0 a 1. Valores próximo a 1, representa maior grau de sazonalidade e próximos a 0, baixa sazonalidade. As diferenças dos ângulos médios de cada fenofase entre os tratamentos de simulação de chuvas foram avaliadas pelo teste de Watson-Williams (teste F), sendo a dispersão da amostra previamente testada pelo Teste U^2 de Watson para verificar se os dados tinham distribuição de Von Mises (distribuição uniforme circular). Todas as análises da estatística circular foram realizadas no software Oriana 4.2 (Kovach 2011).

RESULTADOS

Brotamento Foliar

A espécie perene *T. triangulare* emitiu, de forma sincrônica e contínua, nova folhagem apresentando baixa sazonalidade em T1 ($r=0,23$), T2 ($r=0,29$) e T3 ($r=0,38$). Apenas em T3, *T. triangulare* apresentou ausência completa de brotação foliar logo nos primeiros meses de simulação da estação seca (Tabela 1; Fig. 2a). Apesar da atividade de emissão da folhagem ter sido próxima da uniformidade ($r \leq 0,38$) nos três tratamentos, as maiores intensidades em todos os tratamentos foram concentradas dentro do período de simulação da estação chuvosa ($r \leq 0,56$) (Fig. 2a, Tabela 1).

Em *C. benghalensis* foi detectado baixa sazonalidade ($r \leq 0,3$) na emissão foliar em T1 e T2. No T3 foi registrado considerável concentração de indivíduos emitindo folhas em torno do ângulo médio ($r=0,6$), que se localizou dentro da simulação da estação chuvosa (Tabela 1; Fig. 2b). Podemos observar que esta fenofase estendeu-se, ainda que em baixa intensidade, até os primeiros meses da simulação da estação seca em T1 e T2, enquanto em T3 os índices chegaram a zero nas primeiras semanas, confirmando a presença de sazonalidade bem definida apenas neste tratamento (Fig. 2b).

Verificamos que apenas T1 e T2 não apresentavam diferenças nos ângulos médios do brotamento foliar em *T. triangulare* ($F_{(atividade)} = 0,642$, $p=0,42$; $F_{(intensidade)} = 1,526$, $p=0,21$) e em *C. benghalensis* ($F_{(atividade)} = 7,603$, $p=0,06$; $F_{(intensidade)} = 1,939$, $p=0,16$), ou seja, estes tratamentos sincronizavam o ângulo médio desta fenofase. Simulação de anos secos (T3) gerou mudanças no comportamento foliar das duas espécies, induzindo menor atividade e intensidade de emissão de folhas, o que foi significativamente diferente dos demais tratamentos em *T. triangulare* (T1 e T3: $F_{(atividade)} = 76,87$, $p < 0,01$; $F_{(intensidade)} = 18,58$, $p < 0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)} = 77,70$, $p < 0,01$; $F_{(intensidade)} = 31,99$, $p < 0,01$) e em *C. benghalensis* (T1 e T3: $F_{(atividade)} = 55,15$, $p < 0,01$; $F_{(intensidade)} = 35,54$, $p < 0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)} = 26,06$, $p < 0,01$; $F_{(intensidade)} = 26,57$, $p < 0,01$).

A brotação foliar nas espécies anuais (*P. oleracea*, *D. glabrum*) foi sazonal em todos os tratamentos (Tabela 1), visto que ocorreu especificamente na simulação da estação chuvosa ou no máximo na transição chuvosa-seca, uma vez que estas espécies são terófitas e completam seu ciclo de vida na estação chuvosa (Fig. 2d,c). Houve redução semelhante na atividade e na intensidade da brotação foliar das espécies anuais, ocorrendo na 10ª semana para *D. glabrum* e 12ª semana para *P. oleracea* em T1 e T2, e ainda mais cedo em T3, ocorrendo na 6ª semana para ambas as espécies (Fig. 2d,c).

O ângulo médio da atividade e intensidade do brotamento foliar diferiu entre os tratamentos tanto em *D. glabrum* (T1 e T2: $F_{(atividade)} = 1,46$, $p=0,04$; $F_{(intensidade)} = 8,58$, $p < 0,01$; T1

e T3: $F_{(atividade)}=8,69$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=7,93$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=15,82$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=31,25$, $p<0,01$) quanto em *P. oleracea* (T1 e T2: $F_{(atividade)}=119,69$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=3,80$, $p<0,01$, T1 e T3: $F_{(atividade)}=63,36$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=11,27$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=8,90$, $p<0,01$; $F_{(atividade)}=2,79$, $p<0,01$), indicando que poderá ocorrer variabilidade interanual no período de expressão dos eventos de brotação entre os anos chuvosos, secos e medianos.

Senescência Foliar

Nas espécies perenes, a senescência foliar foi sazonal (tabela 1), iniciando-se na simulação da estação chuvosa, especificamente na 10^a semana em T1, na 11^a semana em T2 e entre a 12^a e 13^a semana em T3 (Fig. 3a,b). A maior concentração de indivíduos em atividade em torno do ângulo médio foi verificada na simulação da estação seca ou na transição chuvosa-seca, onde também foram observados os picos de intensidade fenológica (Fig. 3a,b). Durante o período chuvoso a senescência foliar foi mais intensa em T1 e T2, quando comparada a T3 nas duas espécies perenes. Em *C. benghalensis*, a presença de folhas em senescência foliar ocorreu em 100% das plantas monitoradas (Fig.3b) em todos os tratamentos, mostrando que as plantas mantiveram suas folhas em senescência ligadas a planta-mãe por um longo período de tempo.

Nas espécies anuais, a senescência foliar foi sazonal (Tabela 1). Em *P. oleraceae*, iniciou-se na 10^a semana no T1, na 12^a semana no T2 e na 14^a semana no T3 (Fig. 3c). Em *D. glabrum* a senescência teve início na 6^a semana em T1 e T2, mas em T3 iniciou na 8^a semana (Fig. 3d). O ângulo médio da intensidade da senescência em *D. glabrum* foi sincronizado entre T1 e T2 ($F_{(intensidade)}$: $F=1,14$, $p=0,2$), mas diferiu na atividade ($F_{(atividade)}=9,41$, $p<0,01$). Ambos (atividade e intensidade) diferiram significativamente de T3 (T1 e T3: $F_{(atividade)}=25,20$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=8,41$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=3,29$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=16,03$, $p<0,01$). Já em *P. oleraceae* não houve sincronia na expressão da senescência foliar entre os tratamentos (T1 e T2: $F_{(atividade)}=0,001$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=46,36$, $p<0,01$; T1 e T3: $F_{(atividade)}=65,59$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=116,39$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=65,59$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=27,77$, $p<0,01$).

Abscisão foliar

Nas espécies perenes a abscisão foliar foi sazonal (Tabela 1), iniciando no meado da estação chuvosa (10^a semana no T1 e 11^a semana no T2). Em T3 a abscisão também foi registrada no meado da estação chuvosa, mas ocorrendo a partir da 12^a em *C. benghalensis* (Fig. 4b) e 14^a semana em *T. triangulare* (Fig. 4a). Em adição, em T3 (anos mais secos) a abscisão teve

aumento expressivo (100%) em atividade e intensidade logo no início da chegada do período da seca simulada, enquanto em T2 e T1 a abscisão expressiva ocorreu mais tardiamente, no primeiro mês da estação seca em T2 e até o segundo mês da estação seca em T1 (Fig. 4a,b). O ângulo médio da abscisão foliar das espécies perenes diferiu entre os tratamentos, mostrando que não houve sincronia na expressão dessa fenofase em *C. benghalensis* (T1 e T2: $F_{(atividade)}=5,03$, $p<0,05$; T1 e T3: $F_{(atividade)}=93,93$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=142,34$, $p<0,01$) e em *T. triangulare* (T1 e T2: $F_{(atividade)}=38,19$, $p<0,01$; T1 e T3: $F_{(atividade)}=182,55$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=56,29$, $p<0,01$).

Nas espécies anuais, o padrão sazonal também foi verificado (tabela 1), com resposta semelhante de antecipação do início da abscisão foliar em T1, e atraso no T3, aproximadamente de 6 semanas em *P. oleracea* (Fig.4c) e de 2 semanas em *D. glabrum* (Fig.4d). O ângulo médio da atividade e intensidade da abscisão em *D. glabrum* foi sincronizado entre T1 e T2 ($F_{(atividade)}=0,48$, $p=0,4$; $F_{(intensidade)}=0,08$, $p=0,7$), diferindo significativamente de T3 (T1 e T3: $F_{(atividade)}=28,87$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=5,78$, $p<0,05$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=41,80$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=7,10$, $p<0,01$). Já em *P. oleraceae* houve sincronia na expressão da atividade da abscisão foliar apenas entre T1 e T2 ($F_{(atividade)}=1,58$, $p=0,2$), mas com diferença na intensidade da abscisão ($F_{(intensidade)}=24,38$, $p<0,01$). No ano mais seco (T3) a atividade e intensidade da abscisão foliar diferiu dos demais tratamentos (T1 e T3: $F_{(atividade)}=9,40$, $p<0,01$; $F_{(intensidade)}=65,95$, $p<0,01$; T2 e T3: $F_{(atividade)}=4,91$, $p<0,05$; $F_{(intensidade)}=11,84$, $p<0,01$).

No período de simulação da estação chuvosa, o tempo de permanência das folhas nas plantas de todas as espécies (anuais e perenes) foi curto em T1 e T2, ocorrendo rápida substituição foliar, ou seja, ocorrendo troca foliar mais intensa. Na estação seca ou transição chuvosa-seca, o registro de queda ocorreu mais cedo e mais rapidamente em T3, quando comparado aos demais tratamentos (Fig. 4).

DISCUSSÃO

Nosso experimento, no geral, confirmou a hipótese de que plantas herbáceas da caatinga poderão responder às mudanças climáticas, especificamente relacionada a redução dos totais anuais de chuvas, com deslocamento temporal das fenofases vegetativas e mudanças na duração do evento fenológico entre os anos. Em adição, as diferenças registradas entre os tratamentos adotados sugerem que, a ocorrência de variabilidade interanual nos totais de chuvas, com reduções no total de precipitação, poderá gerar também mudanças na expressão das fenofases quando comparado entre os anos.

Sem dúvida, os eventos fenológicos das plantas são sensíveis as características do clima (Schwartz 2003; Cortés-Flores *et al.* 2017; Alberton *et al.* 2019; Pérez-Ramos *et al.* 2020) e, nas florestas sazonalmente seca, são altamente influenciados pelo total limitado das chuvas que apresenta variação espaço-temporal em sua distribuição entre os anos (Reis *et al.* 2006; Lima *et al.* 2007; Amorim *et al.* 2009; Albuquerque *et al.* 2012; Aguiar *et al.* 2020).

A dinâmica do comportamento das chuvas gera mudanças na umidade do solo, alterando o fluxo de produção de folhas de muitas espécies (Richardson *et al.* 2013; Correia *et al.* 2016; Estiarte *et al.* 2016; Májeková *et al.* 2019; Aguiar *et al.* 2020), especialmente aquelas do componente herbáceo que, em florestas tropicais sazonalmente seca, apresenta elevada diversidade de espécies terófitas (Reis *et al.* 2006; Lima *et al.* 2007; Santos *et al.* 2013; Souza *et al.* 2020).

De fato, os achados de nosso estudo mostraram que, em anos no qual o comportamento das chuvas se aproxima da média histórica, as plantas herbáceas perenes podem emitir folhagem tanto na estação chuvosa quanto na seca, embora ocorra maior intensidade na estação chuvosa. Todavia, em anos secos deverá ocorrer um declínio ou ausência total de emissão foliar na estação seca, embora dependendo da espécie alguma produção ainda possa ser registrada até o início e meados da estação seca. Em adição, deverá também ocorrer um declínio de emissão foliar nas estações chuvosas dos anos secos quando comparado aos anos chuvosos, o que foi registrado em *C. benghalensis*. Estudos prévios vêm indicando que embora *C. benghalensis* seja uma espécie perene ela pode apresentar comportamento de uma planta anual quando os totais de precipitação da estação de crescimento (estação chuvosa) forem baixos (Webster e Gray 2008; Santos *et al.* 2013), comportamento este também registrado em regiões temperadas (Riar *et al.* 2016).

As espécies terófitas são anuais e completam seu ciclo de vida dentro da estação chuvosa (Souza *et al.* 2020; Aguiar *et al.* 2020). Conseqüentemente, expressam maior atividade e intensidade da emissão da folhagem nesta estação. Todavia, os achados deste estudo mostraram que se os anos se tornarem mais secos (<430mm/ano) as plantas anuais passarão a apresentar uma menor brotação e está poderá ocorrer mais concentrada em poucos meses da estação chuvosa.

É importante lembrar que em florestas sazonalmente secas, como as de caatinga, é naturalmente registrado a ocorrência de dias consecutivos com ausência de chuvas (veranico) dentro do período da estação chuvosa e o inverso também, ou seja, ocorrência de curtos períodos de chuvas dentro da estação seca (chuvas erráticas) (Santos *et al.* 2013; Silva *et al.* 2015; Santos *et al.* 2016). Portanto, como os tratamentos adotados neste estudo simularam o

comportamento de chuvas de anos passados, eles também em média consideraram a ocorrência de veranicos ou de chuvas erráticas.

Possivelmente, os veranicos aumentaram o efeito das limitações da disponibilidade de água sobre a fenologia vegetativa das plantas. Esses veranicos naturalmente interrompem o gatilho da favorabilidade da estação chuvosa, mas nos anos secos o seu efeito aumenta ainda mais a severidade do sinal desfavorável para plantas (Marengo *et al.* 2017), o que ao ser percebido é refletido não apenas na fenologia (Amorim *et al.* 2009; Pérez-Ramos *et al.* 2020; Aguiar *et al.* 2020), mas também no crescimento, na chuva de sementes e na dinâmica populacional (Lima *et al.* 2007; Silva *et al.* 2015; Santos *et al.* 2006; Souza *et al.* 2020) em maior ou menor intensidade, dependendo das características da espécie considerada e das estratégias de ajustes que as mesmas adotem para evitar as injúrias do estresse hídrico (Webster e Gray 2008; Nogueira *et al.* 2017; Altesor *et al.* 2017; Alberton *et al.* 2019).

Além da fenologia, a variabilidade da precipitação em ambientes secos e o encurtamento das estações favoráveis ao crescimento (Nogueira *et al.* 2019) podem afetar a produtividade anual das plantas, a alocação de biomassa entre o sistema aéreo e subterrâneo e a taxa de respiração do solo (Thomey *et al.* 2011; Correia *et al.* 2016; Zhang *et al.* 2019). Assim, os achados deste estudo sobre emissão foliar sinalizam para o fato de que se uma sequência de anos secos ocorrerem nas florestas sazonalmente secas, a cobertura da camada herbácea será reduzida em algumas florestas, como as de caatinga, porque a emissão foliar será reduzida, resultando em menor disponibilidade anual de forragem para os animais e maior exposição direta do solo aos raios solares.

A senescência e a abscisão foliar vêm sendo indicadas como intensa em anos mais secos ou em períodos de baixa precipitação, sendo a estratégia da caducifólia considerada eficiente para economia da água (Tardieu 2011; Marengo *et al.* 2017, Alberton *et al.* 2019 Copeland *et al.* 2016; Eziz *et al.* 2017). Contudo, os achados deste estudo mostraram que as fenofases de senescência e a abscisão foliar foram mais precoces e ocorreram mais rapidamente na simulação dos anos mais chuvosos quando comparado ao mais seco. Talvez, a troca foliar tenha sido menos intensa nos anos secos devido a própria limitação imposta pela baixa disponibilidade de água dos anos secos para produção de folhas (Webster e Gray 2008; Altesor *et al.* 2017), sendo mais vantajoso para planta manter por mais tempo o pouco de folhas produzidas, para garantir uma quantidade maior de fotoassimilado, que serão posteriormente direcionados à sua reprodução para garantir um banco de sementes viável (Santos *et al.* 2016; Souza *et al.* 2020).

Outra possibilidade que poderia justificar maior a abscisão foliar na estação chuvosa da simulação dos anos chuvosos, em condições naturais, seria para evitar danos por herbivoria que geralmente são frequentes na estação chuvosa (Morellato *et al.* 2016), embora a perda foliar incorpore também a negatividade da perda de nutrientes (Alberton 2019). Assim, as estratégias de ajustes das plantas a variabilidade de precipitação podem ser diversificadas, sendo importante compreendê-las para que se possa determinar o potencial adaptativo das espécies às mudanças da disponibilidade do recurso hídrico, que poderá afetar suas distribuições atuais e futuras (Májeková *et al.* 2019). Além disso, tais respostas ajudam a mitigar o risco de estresse hídrico induzido pela mudança climática global. Portanto, é necessário, cada vez mais, fortalecer a capacidade de detectar a resistência e resiliência dos campos à seca (Liu *et al.* 2021).

AGRADECIMENTO

Os autores agradecem o apoio Institucional da Universidade Federal Rural de Pernambuco. Ao apoio financeiro Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) que financiou o projeto e a bolsa do primeiro autor (IBPG-1680-2.03/16). Ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa (processo 303504/2018-8). A todos os estagiários do Laboratório de Ecologia Vegetal de Ecossistemas Naturais - LEVEN pelo auxílio na coleta de dados.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

Todos os autores fizeram contribuições substanciais para construção deste trabalho, desde a aquisição, análise e interpretação dos dados. Os autores redigiram e revisaram criticamente o trabalho

Declaração Conflito de interesses - Os autores declaram não haver conflito de interesses.

Referencias

Aguiar B.A.S. Soares, E.S.S., Araujo V.K.R., Santos J.M.F.F., Santos D.M., Santos A.M.M., Silva K.A., Souza J.F., Araújo E.L. (2020) The effect of reducing soil water availability on the growth and reproduction of a drought-tolerant herb. *Acta Oecologica*, **107**, 103617.

- Alberton B., Silva R.T., Silva T.S.F., Rocha H.R., Moura, M.S.B., Morellato L.P.C. (2019) Leafing patterns and drivers across seasonally dry tropical communities. *Remote Sensing*, **11**, 2267.
- Albuquerque U.P., Araújo E., El-Deir A.C., Lima A.L.A., Souto A., Bezerra B.M., Ferraz E.M.N., Freire E.M.X., Sampaio E.V.S.B., Las-Casas F.M.G., Moura G.J.B., Pereira G.A., Melo J.G., Ramos M.A., Rodal M.J.N., Schiel N., Lyra-Neves R.M., Alves R.R.N., Azevedo-Júnior S.M., Telino Júnior W.R., Severi W. (2012) Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry forest. *The Scientific World Journal*, Doi: 10.1100/2012/205182.
- Altesor A., Leoni E., Guido A., Paruelo J.M. (2017) Differential responses of three grasses to aaadefoliation, water and light availability. *Journal of Plant Ecology* **218**, 95-104.
- Amorim I.L., Sampaio E.V.S.B., Araújo E.L. (2009) Fenologia de Espécies Lenhosas da caatinga do Seridó, RN. *Revista Árvore* **33**, 491-499.
- Bencke C.S.C., Morellato L.P.C. (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botanica* **25**, 269-275.
- Copeland S.M., Harrison S.P., Latimer A.M., Damschen E.I., Eskelinen A.M., Fernandez-Going B., Spasojevic M.J., Anacker B.L., Thorne J.H. (2016) Ecological effects of extreme drought on Californian herbaceous plant communities. *Ecological Monographs*, **86**, 295-311.
- Correia A.C., Costa-E-Silva F., Dubbert M., Piayda A., Pereira J.S. (2016) Severe dry winter affects plant phenology and carbon balance of a cork oak woodland understory. *Acta Oecologica*, **76**, 1-12.
- Cortés-Flores J., Hernández-Esquivel K.B., González-Rodríguez A., Ibarra-Manríquez G. (2017) Flowering phenology, growth forms, and pollination syndromes in tropical dry forest species: Influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany*, **104**, 39-49.
- Dai, A.G. (2011) Drought under global warming: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, **2**: 45-65.
- D'andrea R.M., Andreo C.S., Lara M.V. (2014) Deciphering the mechanisms involved in *Portulaca oleracea* (C4) response to drought: metabolic changes including crassulacean acid-like metabolism induction and reversal upon re-watering. *Physiologia Plantarum*, **152**, 414-430.

- Estiarte M., Vicca S., Peñuelas J., et al. (2016) Few multi-year precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. *Global change biology*, **22**, 2570-2581.
- Eziz A., Yan Z., Tian D., Han W., Tanh Z., Fang J. (2017) Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecology and evolution*, **7**, 11002-11010.
- Fournier, L.A. (1974) Un método cuantitativo para La medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, **24**, 422-423.
- Herrera A., Ballestrini C., Montes E. (2015) What is the potential for dark CO₂ fixation in the facultative crassulacean acid metabolism species *Talinum triangulare*? *Journal of plant physiology*, **174**, 55-61.
- Huang J., Ji M., Xie Y., Wang S., He Y., Ran J. (2016) Global semi-arid climate change over last 60 years. *Climate Dynamics*, **46**, 1131-1150.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: 1535pp.
- Knapp A.K., Carroll C.J., Griffin-Nolan, R.J., Slette, I.J., Chaves, F.A., Baur, L.E., Felton, A.J., Gray, J.E., Hoffman, A.M., Lemoine, N.P., Mao, W., Post, A.K., Smith, M.D. (2018) A reality check for climate change experiments: Do they reflect the real world? *Ecology* **99**, 2145-2151.
- Jin R., Wang Y., Liu R., Gou J., Chan Z. (2016) Physiological and metabolic changes of purslane (*Portulaca oleracea* L.) in response to drought, heat, and combined stresses. *Frontiers in Plant Science*, **6**, 1123.
- Kovach W.L. (2011) *Oriana for Windows*, V.4 e. Anglesey, Wales, UK, Kovach Computing Services.
- Kooyers N.J. (2015) The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant Science*, **234**, 155-162.
- Lima E.M., Araújo E.L., Ferraz E.M.N., Sampaio E.V.S.B., Silva K.A., Pimentel R.M.M. (2007) Fenologia e dinâmica de duas populações herbáceas da caatinga. *Revista de Geografia*, **24**, 124-141.
- Liu Y., You C., Zhang Y., Chen S., Zhang Z., Li J., Wu Y. (2021) Resistência e resiliência das pastagens à seca detectada pelo SIF no interior da Mongólia, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, **308**, 108567.

- Májeková M., Martínková J., Hájek, T. (2019) Grassland plants show no relationship between leaf drought tolerance and soil moisture affinity, but rapidly adjust to changes in soil moisture. *Functional Ecology*, **33**, 774-785.
- Marengo J.A., Torres R.R., Alves L.M. (2017) Drought in Northeast Brazil-past, present, and future. *Theoretical and Applied Climatology*, **129**, 1189-1200.
- Morellato L.P.C., Alberti L.F., Hudson I.L. (2010) *Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach*. in IL Hudson, & M. Keatley (Eds.), Phenological research: methods for environmental and climate change analysis, pp. 357-371, Dordrecht: Springer.
- Morellato L.P.C., Camargo M.G.G., Gressler E. (2013) *A review of plant phenology in South and Central America*. In MD Schwartz (Ed.), Phenology: an integrative environmental science, pp. 91-113, Dordrecht: Springer.
- Morellato L.P.C., Alberton B., Alvarado S.T., Borges B., Buisson E., Camargo M.G.G., Mendonza I. (2016) Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, **195**, 60-72.
- Moreno M., Gulías J., Lazaridou M., Medrano H., Cifre J. (2008) Ecophysiological strategies to overcome water deficit in herbaceous species under Mediterranean conditions. *Cahiers Options Méditerranéennes*, **79**, 247-257.
- Nogueira C., Bugalho M.N., Pereira J.S., caldeira M.C. (2017) Extended autumn drought, but not nitrogen deposition, affects the diversity and productivity of a Mediterranean grassland. *Environmental and Experimental Botany*, **138**, 99-108.
- PBMC (2014) *Base científica das mudanças climáticas*. Contribuição do Grupo de Trabalho 1 do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas ao Primeiro Relatório da Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas [Ambrizzi, T, Araujo, M (eds.)]. COPPE. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil: 464p.
- Pérez-Ramos I.M., Cambrollé J., Hidalgo-Galvez M.D., Matías L., Montero-Ramírez A., Santolaya S., Godoy Ó. (2020) Phenological responses to climate change in communities of plants species with contrasting functional strategies. *Environmental and Experimental Botany*, **170**, 103852.
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30-50.

- Reis A.M., Araújo E.L., Ferraz E.M., Moura A.N. (2006) Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “Caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* **29**, 497-508.
- Riar M.K., Carley D.S., Zhang C., Schoeder-Moreno M.S., Jordan D.L., Webster T.M., Rufty T.W. (2016) Environmental influences on growth and reproduction of invasive *Commelina benghalensis*. *International Journal of Agronomy*, **2016**, 1687-8167.
- Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M., Ryu Y., Sonnentag O., Toomey M. (2013) Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, **169**, 156-173.
- Ruppert J.C., Harmoney K., Henkin Z., Snyman H.A., Sternberg M., Willms W., Linstädter A. (2015) Quantifying drylands' drought resistance and recovery: the importance of drought intensity, dominant life history and grazing regime. *Global Change Biology*, **21**, 1258-1270.
- Sabila M.H., Grey T.L., Webster T.M., Vencil H., Shilling D.G. (2012) Evaluation of factors that influence Benghal dayflower (*Commelina benghalensis*) seed germination and emergence. *Weed science*, **60**, 75-80.
- Santos D.M., Santos J.M.F.F., Silva K.A., Araujo V.K.R., Araújo E.L (2016) Composition, species richness, and density of the germinable seed bank over 4 years in young and mature forests in Brazilian semiarid regions. *Journal of Arid Environments*, **129**, 93-101.
- Santos J.M.F.F., Santos D.M., Lopes C.G.R., Silva K.A., Sampaio E.V.S.B., Araújo E.L. (2013) Natural regeneration of the herbaceous community in a semiarid region in Northeastern Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, **185**, 8287-8302.
- Schwartz M.D. (2003) *Phenology: an integrative environmental science*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 564p.
- Swarna J., Ravindhran R., Lokeswari T.S. (2015) Characterization of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. germplasm using molecular descriptors. *South African Journal of Botany*, **97**, 59-68.
- Silva K.A., Andrade J.R., Santos J.M.F.F., Araújo E.L. (2015) Effect of temporal variation in precipitation on the demography of four herbaceous populations in a tropical dry forest area in Northeastern Brazil. *Revista de biología tropical*, **63**, 903-914.
- Silva K.A., Santos J.M.F.F., Andrade J.R., Lima E.N., Albuquerque U.P., Ferraz E.M.N., Araújo E.L. (2016) The influence of microhabitat on the population dynamics of four

- herbaceous species in a semiarid area of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **76**, 45-54.
- Souza J.T., Ferraz E.M.N., Albuquerque U.P., Araújo E.L. (2014) Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? *Plant Biology*, **6**, 748-756.
- Souza J.D., Aguiar B.A.S., Santos D.M., Araujo V.K.R., Simões J.A., Andrade J.R., Araujo E.L. (2020) Dynamics in the emergence of dormant and non-dormant herbaceous species from the soil seed bank from a Brazilian dry forest. *Journal of Plant Ecology*, **13**, 256-265.
- Takeno K. (2016) Stress-induced flowering: the third category of flowering response. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 4925-4934.
- Tardieu F. (2013) Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Frontiers in physiology*, **4**, 17.
- Thomey M.L., Scott L., Collins R.V., Johnson J.E., Brown R.F., Natvig D.O., Friggens, N.M.T. (2011) Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, **17**, 1505-1515.
- Vieira B.D.C., Silveira F.A.O. (2010) Reproductive phenology, seed germination and ex situ conservation of *Pseudananas sagenarius* in a semi-deciduous tropical forest fragment. *Plant Species Biology*, **25**, 214-220.
- Wu Z., Dijkstra P., Koch G.W., Peñuelas J., Hungate B.A. (2011) Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global change biology*, **17**, 927-942.
- Webster T.M., Grey T.L. (2008) Growth and reproduction of Benghal dayflower (*Commelina benghalensis*) in response to drought stress. *Weed Science*, **56**, 561-566.
- Zhang B., Cadotte M.W., Chen S., Tan X., You C., Ren T., Chen M., Wang S., Li W., Chu C., Juang L., Bai Y., Huang H., Han X. (2019) Plants alter their vertical root distribution rather than biomass allocation in response to changing precipitation. *Ecology*, **100**, e02828.
- Zhou Y.X., Xin H.L., Rahman K., Wang S.J., Peng C., Zhang H. (2015) *Portulaca oleracea* L.: a review of phytochemistry and pharmacological effects. *BioMed research international*, **2015**, 925631.

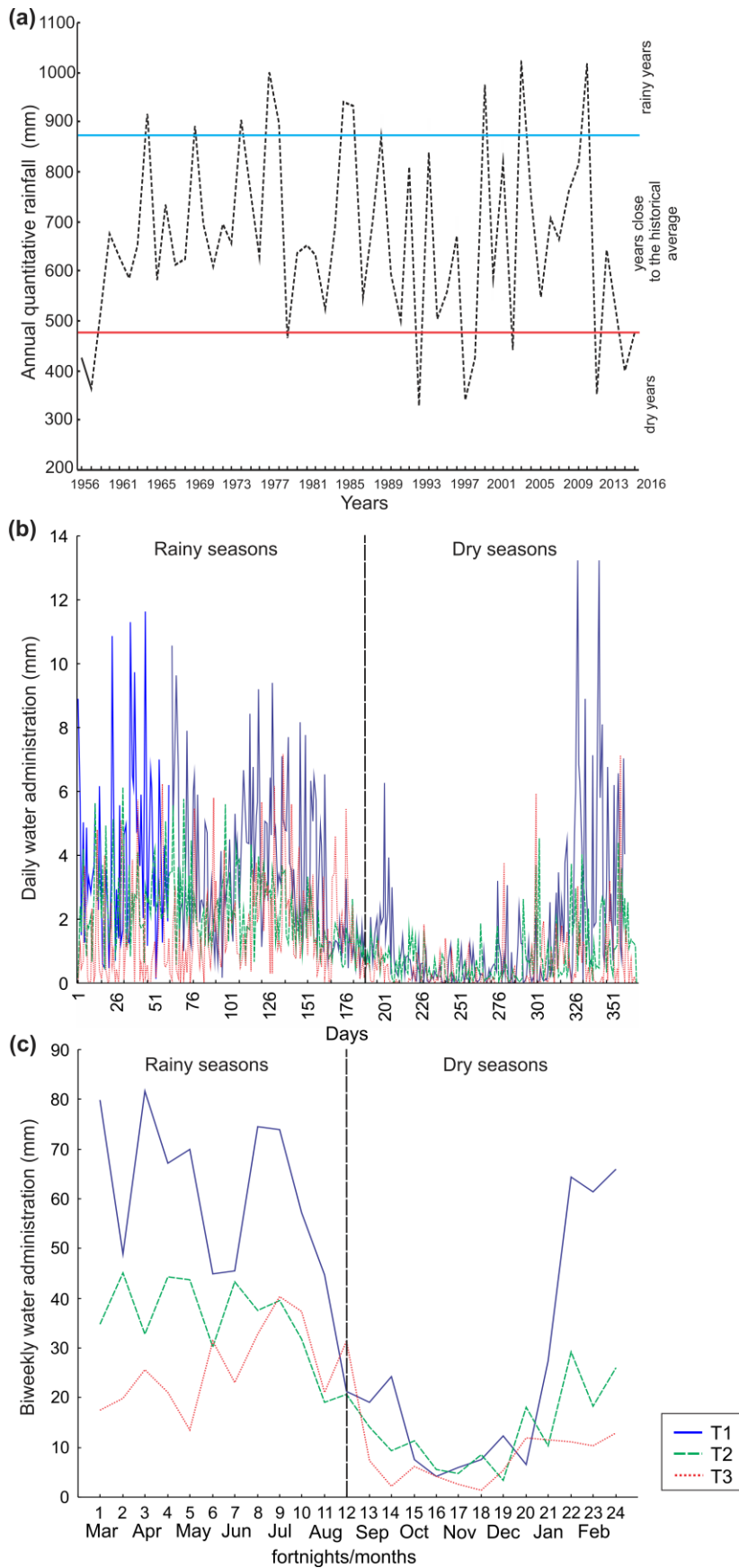


Fig. 1 (a) Quantitativo anual de precipitações de 60 anos (1956-2016) de um fragmento de Caatinga obtido da estação meteorológica - IPA (Instituto Agrônomo de Pernambuco - Estação Experimental José Nilson de Melo, Caruaru-PE). Linha azul se refere a valor de corte para seleção de anos extremamente chuvosos e linha vermelha para anos secos, o intervalo representa os anos fluando próximo à média histórica. (b) Administração diária de água e (c) administração quinzenal de água em milímetros (mm) para as estações secas e chuvosas do experimento de simulação de chuva (SC): T1 - SC dos anos chuvosos; T2 - SC de anos próximo à média histórica; T3- RS de anos secos.

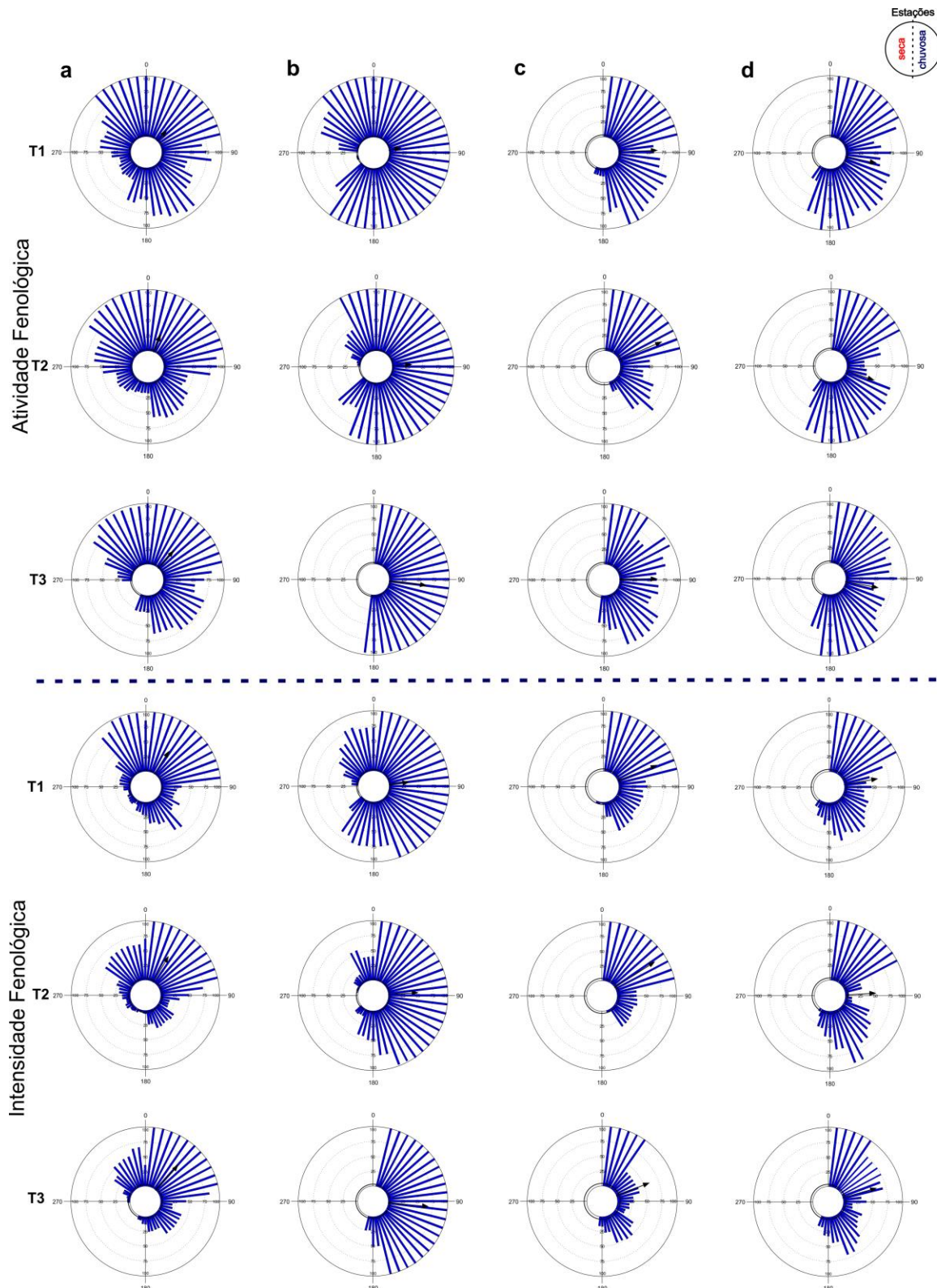


Fig. 2 Distribuição circular do percentual de atividade e intensidade do brotamento foliar em herbáceas perenes (a - *Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; b - *Commelina benghalensis* L.) e anuais (c - *Portulaca oleracea* L.; d - *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas. Simulação das chuvas (SC): T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos medianos; T3- SC dos anos secos. A direção da seta indica a data média (μ) de maior atividade ou intensidade. O comprimento da seta indica o grau de sazonalidade (r).

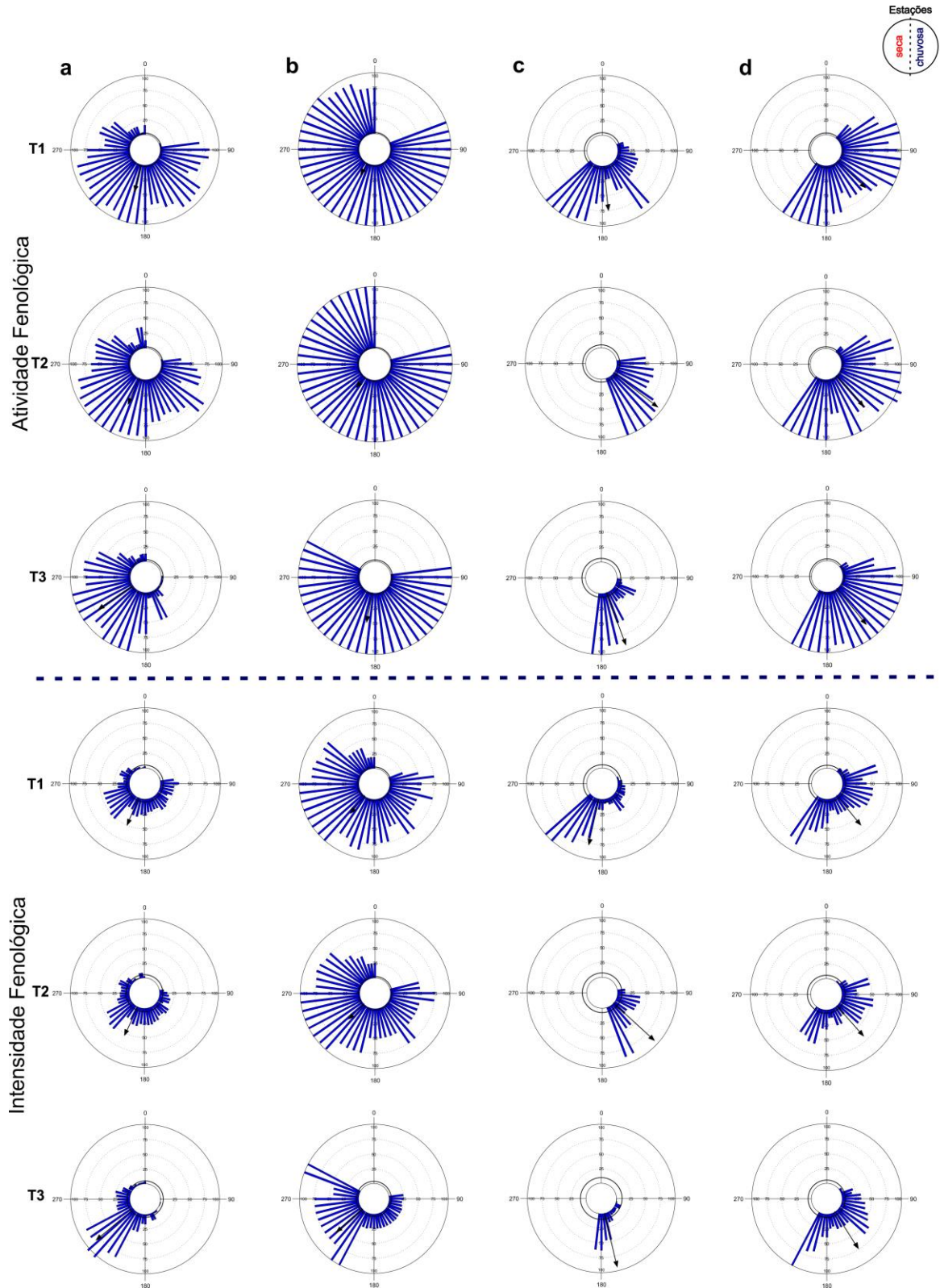


Fig. 3 Distribuição circular do percentual de atividade e intensidade da senescência foliar de herbáceas perenes (a - *Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; b - *Commelina benghalensis* L.) e anuais (c - *Portulaca oleracea* L.; d - *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas. Simulação das chuvas (SC): T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos medianos; T3- SC dos anos secos. A direção da seta indica a data média (μ) de maior atividade ou intensidade. O comprimento da seta indica o grau de sazonalidade (r).

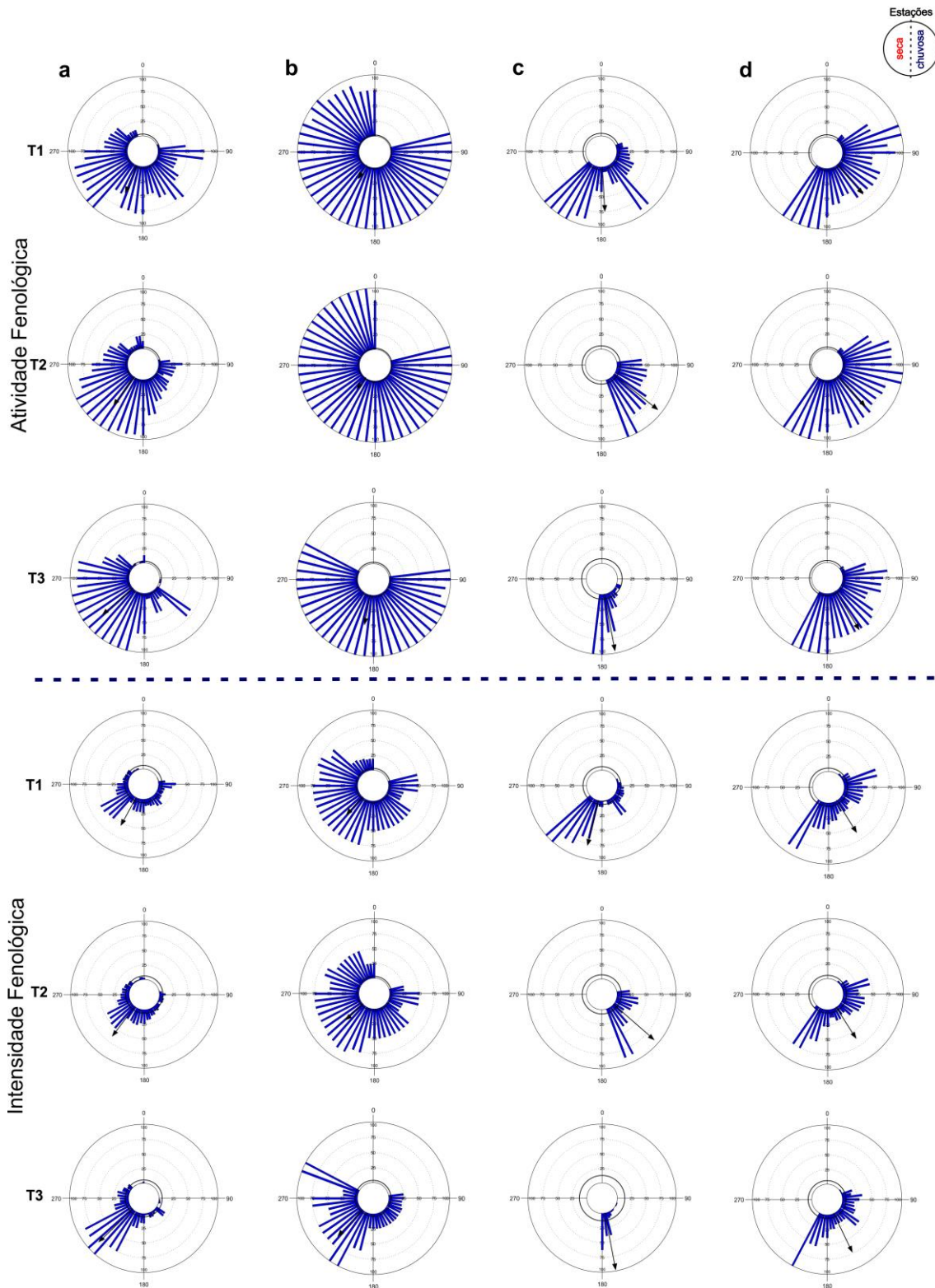


Fig. 4 Distribuição circular do percentual de atividade e intensidade da abscisão foliar de herbáceas perenes (a - *Talinum triangulare* (Jacq.) Will.; b - *Commelina benghalensis* L.) e anuais (c - *Portulaca oleracea* L.; d - *Desmodium glabrum* (Mill.) DC) da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas. Simulação das chuvas (SC): T1- SC dos anos chuvosos; T2- SC de anos medianos; T3- SC dos anos secos. A direção da seta indica a data média (μ) de maior atividade ou intensidade. O comprimento da seta indica o grau de sazonalidade (r).

Tabela 1 Análise circular da fenologia vegetativa de herbáceas anuais e perenes da caatinga às mudanças simuladas nos padrões das chuvas.

Estatística circular	Espécies	Variável	Brotamento foliar			Senescência foliar			Abscisão foliar		
			T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Atividade fenológica	<i>T. triangulare</i>	Obs	3621	3442	3164	2736	2637	1870	2146	2042	1959
		μ^*	43.28°	21.34°	41.34°	194.07°	203.86°	235.72°	202.83°	215.50°	228.85°
		DPC	98.29°	89.11°	79.37°	70.97°	71.04°	48.81°	68.06°	59.69°	50.47°
		r	0.23	0.30	0.38	0.46	0.46	0.70	0.49	0.58	0.68
	<i>C. benghalensis</i>	Obs	4274	3804	2688	4177	4200	3190	4066	4180	3180
		μ^*	79.85°	86.46°	96.50°	208.97°	218.10°	190.73°	211.98°	217.36°	191.10°
		DPC	102.77°	87.52°	56.50°	99.05°	99.06°	68.88°	95.45°	98.35°	68.72°
		r	0.2	0.311	0.615	0.224	0.224	0.485	0.25	0.229	0.487
	<i>P. oleracea</i>	Obs	2264	1681	2054	1301	910	652	1158	753	436
		μ^*	87.49°	66.57°	88.61°	174.28°	127.52°	159.77°	176.37°	128.38°	169.75°
		DPC	55.05°	43.78°	57.05°	44.36°	23.10°	24.96°	45.44°	23.80°	18.21°
		r	0.63	0.75	0.61	0.74	0.92	0.91	0.73	0.92	0.95
<i>D. glabrum</i>	Obs	2518	2463	2477	2128	2086	1986	1787	1980	1552	
	μ	102.32°	108.29°	100.34°	133.29°	138.24°	140.88°	138.81°	137.59°	148.07°	
	DPC	66.33°	70.2°	64.27°	53.43°	50.02°	42.31°	54.43°	51.08°	43.39°	
	r	0.51	0.47	0.53	0.65	0.68	0.76	0.64	0.67	0.75	
Intensidade fenológica	<i>T. triangulare</i>	Obs	2646	2310	2151	910	859	899	701	639	853
		μ	33.24°	30.66°	41.99°	203.11°	205.22°	230.13°	208.35°	217.62°	225.99°
		DPC	72.36°	67.38°	61.38°	68.48°	64.62°	36.37°	63.57°	55.05°	38.08°
		r	0.45	0.501	0.563	0.49	0.529	0.818	0.54	0.63	0.802
	<i>C. benghalensis</i>	Obs	3600	2988	2448	2868	2765	1534	2224	2252	1519
		μ	83.56°	86.41°	95.15°	219.19°	226.31°	228.51°	222.21°	227.42°	222.94°
		DPC	85.56°	68.23°	51.48°	80.05°	81.62°	59.02°	77.58°	78.32°	58.53°
		r	0.33	0.49	0.67	0.38	0.36	0.59	0.40	0.39	0.59
	<i>P. oleracea</i>	Obs	1698	1446	1216	736	492	300	708	471	170
		μ^*	68.00°	57.20°	68.62°	192.60°	132.24°	166.88°	193.44°	131.08°	169.38°
		DPC	48.75°	38.46°	59.49°	41°	23.38°	21.61°	41.12°	25.14°	13.47°
		r	0.70	0.80	0.58	0.77	0.92	0.93	0.77	0.91	0.97
<i>D. glabrum</i>	Obs	1854	1809	1717	1048	860	881	860	790	685	
	μ^*	80.06°	86.57°	74.16°	140.77°	138.11°	147.52°	147.87°	147.03°	154.39°	
	DPC	62.05°	67.60°	59.40°	54.84°	51.87°	45.28°	57.06°	57.01°	46.79°	
	r	0.56	0.50	0.58	0.63	0.66	0.73	0.61	0.61	0.72	

* Ângulos médios significativos (μ) pelo teste de Rayleigh ($P < 0,05$); (Obs) número de observações; (μ) Ângulo médio; (r) Vetor ou medida de concentração ou grau de sazonalidade; (DPC) Desvio padrão circular;

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta tese trouxemos uma nova abordagem experimental que nos permitiu simular a quantidade, frequência, intensidade e sazonalidade das chuvas de caatinga, e analisar as respostas vegetativas estruturais e temporais de espécies herbáceas anuais e perenes. No primeiro capítulo desta tese, mostramos que as espécies anuais sofrerão maiores impactos nas taxas de crescimento acima do solo, ao contrário das espécies perenes que podem manter seu crescimento. Em relação às folhas, é vantajoso investir em longevidade e armazenamento de água nos anos mais secos, e maior produção de biomassa e expansão foliar nos anos mais chuvosos. Abaixo do solo, espécies anuais e perenes apresentam diferentes estratégias de obtenção de água. A alocação de biomassa pode ser direcionada para folhas e raízes em situações de reduzida disponibilidade hídrica, apresentando um “equilíbrio funcional”. No segundo capítulo da tese, verificamos que a emissão de folhas é sazonal, porém em espécies perenes o evento é próximo à uniformidade, enquanto é altamente sazonal nas espécies anuais. Verificamos que anos secos induzem menor brotação e de forma mais concentrada, em poucos meses nas espécies anuais e perenes, além de poder tornar sazonal a brotação de uma espécie perene. Dentro da estação chuvosa, as trocas foliares em anuais e perenes podem ser antecipadas e intensificadas na simulação de anos chuvosos, ao contrário do que foi observado em anos secos, sendo tardios e menos intensos. Tais respostas temporais e estruturais podem ou não ser um resultado de estratégias eficientes para uma maior tolerância nas respostas do crescimento vegetativo em anos extremamente secos ou chuvosos. Todos esses dados obtidos mostram que a capacidade das plantas herbáceas de se ajustar às mudanças nos recursos hídricos disponíveis determinará seu potencial adaptativo e, portanto, são fundamentais para o entendimento de suas distribuições atuais e futuras.

5. APÊNDICE

Manuscript: Dynamics in the emergence of dormant and non-dormant herbaceous species from the soil seed bank from a Brazilian dry forest

OBS.: Esse manuscrito é parte inicial das coletas de dados para construção do experimento de simulação das chuvas, uma vez que, as sementes coletadas, necessárias para obtenção das mudas, seguiram protocolos germinativos elaborados pelos autores.

Manuscrito em **PUBLICADO** no periódico:

Journal of Plant Ecology

ISSN: 1752-9921 **E-ISSN:** 1752-993X

CiteScore 2020: 3,9

Highest percentile: 77% - Ecology

Fator de impacto: 1.833 (2019-2020)

Qualis capes: B1 (2013-2016)