



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS**  
**DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS DO SOLO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA DO SOLO**

**WILIANA JÚLIA FERREIRA DE MEDEIROS**

**IMPACTOS DE FATORES DO SOLO E DA COMPETIÇÃO COM *Cryptostegia*  
*madagascariensis* SOBRE AS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS  
JOVENS E ADULTAS DE *Copernicia prunifera***

**FORTALEZA**

**2021**

WILIANA JÚLIA FERREIRA DE MEDEIROS

IMPACTOS DE FATORES DO SOLO E DA COMPETIÇÃO COM *Cryptostegia  
madagascariensis* SOBRE AS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS JOVENS  
E ADULTAS DE *Copernicia prunifera*

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ciência do Solo.

Orientador: Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda.

FORTALEZA

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

- M44i Medeiros, Wiliana Júlia Ferreira de.  
Impactos de fatores do solo e da competição com *Cryptostegia madagascariensis* sobre as respostas ecofisiológicas de plantas jovens e adultas de *Copernicia prunifera* / Wiliana Júlia Ferreira de Medeiros. – 2021.  
116 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Fortaleza, 2021.  
Orientação: Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda.
1. Caatinga. 2. Plantações de camaúba. 3. Invasão biológica. 4. Solos afetados por sais. 5. Excesso e déficit hídrico. I. Título.

CDD 631.4

---

WILIANA JÚLIA FERREIRA DE MEDEIROS

IMPACTOS DE FATORES DO SOLO E DA COMPETIÇÃO COM *Cryptostegia  
madagascariensis* SOBRE AS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS JOVENS  
E ADULTAS DE *Copernicia prunifera*

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ciência do Solo.

Aprovada em: 28/06/2021.

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Antônio Marcos Esmeraldo Bezerra  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Carlos Henrique Carvalho de Sousa  
Faculdade Ieducare (FIED)

---

Profa. Dra. Isabel Cristina da Silva Araújo  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Oriel Herrera Bonilla  
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

---

Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Aos meus pais Ângela e José,  
Aos meus irmãos Artur e Cleide,  
Ao meu sobrinho Otávio.  
Dedico.

## AGRADECIMENTOS

Expresso meus sinceros agradecimentos a Universidade Federal do Ceará, ao Programa de Pós Graduação em Ciência do Solo e ao Programa de Pós Graduação em Engenharia Agrícola, especialmente aos professores, por toda contribuição em minha formação profissional.

A todos os professores, servidores e técnicos dos departamentos de Ciências do Solo e Engenharia Agrícola, em especial a Profa Mirian, Prof. Jaedson e a técnica de laboratório Deyse.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

As agências de fomento CNPq, INCTSal e ADECE pelo apoio financeiro que permitiu a realização das nossas pesquisas.

Ao meu orientador, professor Claudivan Feitosa de Lacerda, por todos os ensinamentos, amizade, paciência, compreensão e oportunidades. Gratidão.

A banca examinadora pelas contribuições, grata ao Prof. Esmeraldo, Profa. Roberta, Prof. Oriel e em especial aos professores Carlos Henrique e Isabel, por toda ajuda prestada.

Aos membros do laboratório de Relações Solo-Água-Planta por toda ajuda durante os experimentos, especialmente Bruno, Aureliano, Régis e Juvenaldo, sou muito grata a vocês.

Aos colegas dos PPGs em Ciência do solo, Engenharia Agrícola e Fitotecnia, pelos momentos que compartilhamos conhecimento nas disciplinas, nos experimentos e pelos momentos de descontração.

A Carlota, Kamila, Thallyne, Carol e Tayla, agradeço por ter dividido apartamento e a vida com vocês durante a Pós Graduação. Vocês tornaram essa jornada muito mais leve, ninguém soltava a mão de ninguém. Levarei vocês pra vida toda.

A Mayara, Aureliano, Jardelson e Marina, sou muito grata a vocês por toda ajuda, momentos de descontração, desabafos, lazer e amizade construída ao longo desses anos.

Por último, a minha irmã Cleide, ao meu sobrinho Otávio e ao meu pet 'Negão', por todos os momentos de descontração nos intervalos durante a escrita da tese, vocês foram essenciais para me manter firme nessa fase final.

## RESUMO

A biota global tem sido modificada por invasões biológicas, reduzindo a biodiversidade e causando perdas econômicas. *Copernicia prunifera* (carnaúba), uma palmeira nativa do ecossistema da Caatinga (Nordeste do Brasil), tem sido impactada pela invasora *Cryptostegia madagascariensis* (viúva alegre), causando a morte de centenas de árvores de carnaúba. Neste estudo foram avaliadas as respostas fisiológicas, bioquímicas e nutricionais em plantas jovens e adultas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, buscando um melhor entendimento da interação entre essas duas espécies. O estudo foi dividido em duas etapas: a primeira realizada em campo com plantas adultas e a segunda com plantas jovens em casa de vegetação. O estudo de campo foi realizado em duas áreas, no município de Caucaia, Ceará, Brasil: Distrito de Catuana (intenso déficit hídrico durante a estação seca) e Fazenda Minguau (salinidade, sodicidade e excesso de água ao longo do ano). Nossos resultados mostram que a espécie nativa *C. prunifera* está melhor adaptada a condições de déficit hídrico severo, mas esse desempenho ecofisiológico não é suficiente para manter as populações de carnaúba após a introdução de *C. madagascariensis*. A invasora torna-se mais competitiva sob condições de excesso de água e em solos afetados por sais, e suas respostas ecofisiológicas não são severamente afetadas, mesmo com alto acúmulo de sódio nas folhas. Os resultados também mostram que os impactos negativos na palmeira nativa ocorrem apenas na fase final da infestação, quando o sombreamento causado pela espécie invasora restringe o acesso à radiação solar e acelera o processo de senescência foliar, confirmado pela redução do teor de nitrogênio e taxa fotossintética. No experimento realizado em casa de vegetação buscou-se avaliar o estabelecimento de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, expostas a períodos de excesso hídrico no solo. O experimento foi conduzido sob delineamento estatístico de blocos casualizados, no arranjo de parcelas subdivididas com cinco repetições. Os tratamentos nas parcelas foram formados por cinco períodos de estresse por alagamento (0; 8; 12; 16 e 20 dias) e as subparcelas pelas duas espécies. Para variáveis avaliadas em diferentes épocas considerou o tempo como subsubparcela. As avaliações não destrutivas (trocas gasosas foliares, fluorescência e teor relativo de clorofila) foram realizadas aos 8, 12, 16 e 20 dias de alagamento, bem como aos 32 e 40 dias. As taxas de crescimento em altura e diâmetro foram estimadas para o período de 0 a 20 e de 20 a 40 dias. As plantas foram colhidas aos 40 dias, e amostras foliares foram utilizadas para as análises bioquímicas e nutricionais. Plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* apresentaram tolerância ao alagamento, sobrevivendo a períodos de até 20 dias de estresse e com boa capacidade de

recuperação após a drenagem do excesso hídrico. Em resposta ao alagamento, a espécie invasora reduz a relação raiz/parte aérea, promove a formação de raízes adventícias e concentra suas raízes na camada superficial do solo (0 a 8 cm). De forma contrária, a espécie nativa tem maior relação raiz/parte aérea, a qual é ligeiramente aumentada sob estresse por alagamento, e tem melhor distribuição das raízes no solo. A taxa de fotossíntese líquida em folhas maduras é maior e menos impactada pelo alagamento na espécie invasora, apesar do maior acúmulo de sódio nas folhas. Entretanto, a acumulação de biomassa é menos impactada na espécie nativa, indicando que características foliares, especialmente a baixa área foliar específica, e adaptações morfológicas e anatômicas do sistema radicular podem assegurar maior capacidade de assimilação líquida de carbono na planta inteira, em ambientes com alagamento temporário, em relação à *C. madagascariensis*. Os resultados reforçam a vulnerabilidade das populações de carnaúba no ecossistema da Caatinga, que podem ser severamente impactadas sem o desenvolvimento de tecnologias para mitigar os impactos nas áreas invadidas.

**Palavras-chave:** caatinga; plantações de carnaúba; invasão biológica; fotossíntese; déficit hídrico; excesso hídrico; solos afetados por sais.



## ABSTRACT

The global biota has been modified by biological invasions, reducing biodiversity and causing economic losses. *Copernicia prunifera* (carnauba), a palm tree native to Caatinga ecosystem (Northeastern Brazil), has been impacted by invasive *C. madagascariensis* (viúva alegre), causing death of hundreds of carnauba trees. In this study we evaluated physiological, biochemical, and nutritional responses in adult plants of *C. prunifera* and *C. madagascariensis*, seeking a better understanding of the interaction between these two species. The study was divided into two stages: the first carried out in the field with mature plants and the second with young plants in a greenhouse. The field study was carried out in two areas, in the municipality of Caucaia, Ceará, Brazil: District of Catuana (intense water deficit during dry season) and Minguau Farm (salinity, sodicity and excess water throughout the year). Our results show that the native species *C. prunifera* is better adapted to severe water deficit conditions, but this ecophysiological performance is not sufficient to maintain the carnauba populations after introduction of the *C. madagascariensis*. The invader becomes more competitive under waterlogging in salt-affected soils, and its ecophysiological responses are not severely impacted even with high sodium accumulation in the leaves. The results also show that the negative impacts on the native palm tree occur only in the final stage of infestation, when the shading caused by the invasive species restricts access to solar radiation and accelerates the leaf senescence process, confirmed by the reduction of nitrogen content and photosynthetic rate. The experiment carried out in a greenhouse aimed to evaluate the establishment of young plants of *C. prunifera* and *C. madagascariensis*, exposed to periods of excess water in the soil. The experiment was carried out under a randomized block statistical design, in a split-plot arrangement with five replications. The treatments in the plots were formed by five periods of stress by flooding (0, 8, 12, 16 and 20 days) and the subplots by the two species. For some variables the time was considered as a sub-subplot. Non-destructive evaluations (leaf gas exchange, fluorescence and relative chlorophyll content) were carried out at 8, 12, 16 and 20 days of flooding, as well as at 32 and 40 days. The growth rates in height and diameter were estimated for the period from 0 to 20 and from 20 to 40 days. Plants were harvested at 40 days, and leaf samples were used for biochemical and nutritional analyses. Young plants of *C. prunifera* and *C. madagascariensis* showed tolerance to flooding, surviving periods up to 20 days of stress and with good recovery capacity after draining excess water. In response to flooding, the invasive species reduces the root/shoot ratio, promotes the formation of adventitious roots and concentrates its roots in the topsoil (0

to 8 cm). Conversely, the native species has a higher root/shoot ratio, which is slightly increased under flood stress, and has better root distribution in the soil. The net photosynthesis rate in mature leaves is higher and less impacted by flooding in the invasive species, despite the greater accumulation of sodium in the leaves. However, biomass accumulation is less impacted on native species, indicating that leaf characteristics, especially low specific leaf area, and morphological and anatomical adaptations of the root system can ensure greater capacity for net carbon assimilation in the whole plant, in flooded environments temporary, in relation to *C. madagascariensis*. The results reinforce the vulnerability of carnauba populations in the Caatinga ecosystem, which can be severely impacted without the development of technologies to mitigate the impacts in the invaded areas.

**Keywords:** caatinga; carnauba forest; biological invasion; photosynthesis; water deficit; excess water; soils affected by salts.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	8
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	10
2.1	Espécies nativas do Brasil.....	10
2.2	<i>Copernicia prunifera</i> .....	11
2.3	Espécies invasoras no Brasil.....	13
2.4	<i>Cryptostegia madagascariensis</i> .....	14
2.5	Efeitos das espécies invasoras sobre a vegetação nativa.....	16
2.6	Déficit hídrico e seus efeitos sobre as plantas.....	18
2.7	Alagamento e seus efeitos sobre as plantas.....	19
3	RESTRICÇÕES DO SOLO E COMPETIÇÃO COM A INVASORA <i>Cryptostegia madagascariensis</i> IMPACTANDO AS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PALMEIRAS <i>Copernicia prunifera</i> SOB CLIMA TROPICAL.....	31
4	ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS DE <i>Copernicia prunifera</i> E <i>Cryptostegia madagascariensis</i> SOB EXCESSO HÍDRICO.....	72
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	107
	REFERÊNCIAS.....	110

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As comunidades de plantas nativas são compostas por espécies com tolerâncias ambientais semelhantes (ZILVERBERG *et al.*, 2016). No entanto, as respostas das plantas aos fatores bióticos e abióticos podem variar de acordo com a espécie, fazendo-se necessário o conhecimento sobre suas respostas à água, à luz, à temperatura, aos nutrientes e às relações competitivas (GIORIA; OSBORNE, 2014; GORGONE-BARBOSA *et al.*, 2020).

A carnaúba (*Copernicia prunifera*) é uma palmeira nativa do nordeste brasileiro, com maior ocorrência nos Estados do Ceará, Piauí e Rio Grande do Norte (SOUSA *et al.*, 2015). Essa espécie é conhecida como “árvore da vida”, destacando-se por sua importância econômica e social, sobretudo, pela ampla variedade de produtos que podem ser obtidos com a sua exploração, seja na construção civil, no artesanato, na alimentação animal ou na indústria, tendo como principal riqueza a cera que recobre suas folhas (PEREIRA *et al.*, 2014).

Nas últimas décadas, os carnaubais da região Nordeste vêm sendo seriamente ameaçados pelos fatores bióticos e abióticos, dentre eles destacam-se: as plantas invasoras, o excesso e o déficit hídrico. A maioria dos carnaubais está localizado nos vales dos rios, que muitas vezes formam extensas áreas inundadas, sobretudo, no período chuvoso, podendo permanecer nessas condições por alguns meses do ano e, posteriormente, serem submetidos ao estresse pela falta de água, no período seco (MORO *et al.*, 2015).

Dentre as plantas invasoras, a *Cryptostegia madagascariensis* (popularmente conhecida na região como viúva alegre ou unha do diabo) tem causado grandes alterações na estrutura da vegetação nativa de áreas invadidas, principalmente nos carnaubais. Essa espécie é nativa de Madagascar e foi introduzida no Brasil para fins ornamentais, contudo, na região Nordeste se tornou uma invasora junto à palmeira nativa *C. prunifera*, devido a sua capacidade de escalar as plantas e formar densas populações (SOUSA *et al.*, 2016).

A ameaça aos carnaubais pela *C. madagascariensis* tem se tornado bastante evidente nos últimos anos. Além dos impactos ecológicos, essa espécie vem causando danos econômicos, alterando a dinâmica de exploração dos carnaubais. Tem sido

observada a morte de centenas de carnaúbas, em vários estágios de desenvolvimento, em diferentes localidades do Ceará, por asfixia e sombreamento (SOUSA *et al.*, 2016).

O sombreamento causado pela *C. madagascariensis* pode reduzir a fotossíntese das folhas de carnaúba, em qualquer estágio de desenvolvimento da planta, causando mudanças no funcionamento dos cloroplastos, afetando a eficiência fotoquímica e inibindo a atividade do fotossistema II (LI *et al.*, 2010; MU *et al.*, 2010). Com isso, ocasiona diminuição e mudanças na distribuição de fotoassimilados nos órgãos das plantas (MAURO *et al.*, 2011; WANG *et al.*, 2015). Além disso, podem ocorrer mudanças no balanço nutricional das plantas de carnaúba, com a redução da transpiração e a competição por nutrientes pela espécie invasora. Entretanto, pouco se sabe sobre as respostas fisiológicas, bioquímicas e nutricionais das plantas de carnaúba isoladas e associadas com *C. madagascariensis*, em seus diferentes estágios de infestação e níveis de sombreamento, nos períodos secos e chuvosos, e nas diferentes áreas que essas espécies habitam.

As características de rusticidade apresentadas por *C. prunifera* permitem a sobrevivência e vantagem competitiva da espécie sobre a invasora, sob condições de estresses prolongados por excesso ou déficit hídrico. Por outro lado, a planta invasora seria competitiva em ambiente que mantém alta umidade na maior parte do tempo. Para verificação de tais hipóteses torna-se necessário avaliar as respostas de crescimento, fisiológicas, bioquímicas e nutricionais de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* aos fatores de estresse presentes nas áreas ocupadas pelos carnaubais. Diante do exposto, o objetivo da pesquisa foi avaliar as respostas de plantas adultas de *C. prunifera*, isoladas e associadas à *C. madagascariensis*, sob excesso e déficit hídrico, em duas áreas naturais, no Estado do Ceará. Também buscou-se avaliar as respostas de plantas jovens dessas duas espécies ao excesso hídrico, sob condições controladas.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Espécies nativas no Brasil

Muitas espécies arbóreas nativas do Brasil são potencialmente aptas para o cultivo, onde apresentam diversas finalidades: ornamental, madeireiro, alimentício, artesanato, extração de fibras, substâncias químicas usadas na indústria farmacêutica e de cosméticos, produção de celulose e papel ou preservação (SCALON *et al.*, 2011).

Considerando a diversidade genética existente no país, essas espécies possuem grande importância para o contínuo desenvolvimento dos diferentes setores da economia brasileira. A crescente utilização das espécies nativas da flora brasileira vem despertando o interesse dos agricultores, em âmbito local e regional, pela definição das espécies com potencial para serem utilizadas como novas opções de cultivo e também como novas oportunidades de investimento pelo setor empresarial (FRISON; CHERFAS; HODGKIN, 2011).

Diversos recursos vegetais nativos são considerados de grande importância atual e potencial, podendo ser utilizados como fontes de renda alternativa. Para isso, são necessários investimentos para gerar e disponibilizar tecnologia de uso sustentável, de forma a viabilizar a utilização comercial desses recursos. Assim, torna-se imprescindível investir em uma política de valorização e reintrodução dos recursos vegetais nativos, nos diversos sistemas produtivos (CORADIN; SIMINSKI; REIS, 2011).

Devido as suas propriedades genéticas, as espécies de árvores nativas possuem arquiteturas individuais distintas, morfologias foliares, características anatômicas, fisiológicas e bioquímicas que possivelmente atuam atribuindo-lhes níveis de tolerância contra os estresses, principalmente (BUSSOTTI, 2008). Entretanto, as comunidades de plantas nativas, grupo de espécies que coexistem em determinado ambiente apresentam tolerâncias ambientais semelhantes (ZILVERBERG *et al.*, 2016). Mesmo assim, as respostas das plantas aos fatores bióticos e abióticos podem variar, fazendo-se necessário o conhecimento sobre suas respostas à água, à luz, à temperatura, aos nutrientes e às relações competitivas (GIORIA; OSBORNE, 2014).

Essas espécies também podem desempenhar papel fundamental para o enfrentamento das consequências decorrentes das mudanças climáticas. Por serem produto de um longo processo de seleção natural, essas espécies podem apresentar genes de resistência às alterações climáticas, como elevações de temperatura, secas e inundações. Grande parte das espécies nativas do Brasil apresentam diferentes estratégias adaptativas, que potencializam sua utilização nos diversos setores produtivos, bem como na recuperação de áreas degradadas.

Vale ressaltar que essas espécies nativas possuem importante papel no equilíbrio ecológico dos habitats e nas comunidades florestais a que pertencem, sendo muitas dessas indicadas a fazer parte de programas de recuperação de áreas degradadas ou sujeitas à degradação (COSTA *et al.*, 2015). Elas constituem uma preciosa fonte de riqueza e de alimentos para o país, as quais precisam ser adequadamente preservadas, estudadas e utilizadas. Com isso, há necessidade de conhecimento sobre os requerimentos quanto ao manejo e a adaptabilidade das espécies florestais nativas a ambientes distintos, sobretudo, às características edafoclimáticas, que ainda são escassas.

Há carência de informações sobre a morfologia e a fisiologia da germinação e das plântulas de espécies nativas, que poderiam auxiliar o manejo e conservação das espécies em seu habitat natural. As características das plantas nos estádios iniciais de desenvolvimento são bem distintas, em relação às observadas no indivíduo adulto. Estas características subsidiam a identificação mais precisa das espécies, sobretudo aquelas presentes nos ecossistemas florestais (GURGEL *et al.*, 2012).

## **2.2 *Copernicia prunifera***

A *C. prunifera* (carnaúba), de acordo com a classificação botânica, pertence ao reino Plantae, divisão Magnoliophyta, classe Liliopsida, ordem Arecales, família Areaceae, gênero *Copernicia* e espécie *Copernicia prunifera*. É pertencente à família Areaceae, sendo esta constituída por 207 gêneros e 2.675 espécies, distribuídas por todo o mundo, predominantemente em áreas úmidas das regiões tropicais e subtropicais. Devido ao conjunto de suas características botânicas, os membros da família Areaceae

constituem um grupo vegetal muito peculiar, além de possuírem grande valor ornamental, econômico e nutricional (BAUERMANN *et al.*, 2010).

Essa espécie possui grande porte, podendo atingir de 10 a 15 m de altura e 15 a 25 cm de diâmetro, crescendo em média cerca de 30 cm por ano, atingindo a maturidade botânica (primeira floração) entre 12 e 15 anos de idade. Trata-se de uma planta nativa da região Nordeste do Brasil, bastante adaptada ao clima e com diversas possibilidades de uso. O principal aproveitamento econômico da carnaúba dá-se pelo corte das folhas, sendo que cada árvore pode chegar a produzir 60 folhas. É uma palmeira elegante, e em alguns casos, espontânea em grandes florestas nas margens de alguns rios nordestinos e em alguns trechos do litoral (PIMENTEL GOMES, 2007).

O Brasil é o único país do mundo que se produz e exporta cera de carnaúba, embora a árvore cresça com facilidade em diversos locais de clima tropical, tendo sua maior distribuição próxima de rios e áreas inundáveis (RODRIGUES *et al.*, 2013). Dentre os recursos florestais, a carnaubeira possui grande representatividade, oferecendo ocupação e complemento de renda para inúmeros trabalhadores rurais no período de estiagem.

Essa espécie apresenta maior ocorrência nos Estados do Ceará, Piauí e Rio Grande do Norte (SOUSA *et al.*, 2015). Ela é conhecida como “árvore da vida”, destacando-se por sua importância econômica e social, sobretudo, pela ampla variedade de produtos que podem ser obtidos com a sua exploração, seja na construção civil, no artesanato, na alimentação animal ou na indústria, tendo como principal riqueza a cera que recobre suas folhas (PEREIRA *et al.*, 2014).

Rodrigues *et al.* (2013) registrou o uso da carnaúba para fins artesanais, pelas comunidades rurais no sertão do Rio Grande do Norte, na produção de bolsas, chapéus e esteiras, confeccionados com as folhas da carnaúba e vendidos em feiras livres. Nesse contexto, o manejo racional dos produtos oriundos da *C. prunifera* está diretamente relacionado à conservação dos ambientes de ocorrência da espécie.

Nas últimas décadas, os carnaubais da região Nordeste vêm sendo seriamente ameaçados pelos fatores bióticos e abióticos, dentre eles destacam-se: as plantas invasoras, o excesso e o déficit hídrico. A maioria dos carnaubais está localizado nos vales dos rios, que muitas vezes formam extensas áreas inundadas, sobretudo, no período chuvoso, podendo permanecer nessas condições por alguns meses do ano e,



posteriormente, serem submetidos ao estresse pela falta de água, no período seco (MORO *et al.*, 2015). A ocorrência periódica da inundação nos carnaubais dos vales dos rios indica que, essa espécie pode apresentar adaptações para suportar a diminuição do oxigênio no solo (ARRUDA; CALBO, 2004).

### **2.3 Espécies invasoras no Brasil**

Atualmente, vários problemas ambientais assolam distintos ecossistemas em várias partes do mundo, sendo que a invasão por espécies vegetais é um dos mais graves. Diversos ecossistemas encontram-se hoje muito descaracterizados e degradados devido a processos de invasão biológica e, por isso, ela é considerada uma das maiores ameaças à biodiversidade (SHEIL, 2001; GORGONE-BARBOSA *et al.*, 2020). No Brasil, os primeiros registros de invasões biológicas datam de 1824, com a observação da expansão populacional gradativa de espécies invasoras (ZENNI; ZILLER, 2011).

A invasão biológica é um fenômeno complexo que resulta da translocação de determinada espécie de um local para outro em que não havia a sua presença (FALLEIROS *et al.*, 2011). Ocorre com a introdução e estabelecimento de espécies que não fazem parte de um determinado ecossistema, mas que são capazes de se estabelecer e desenvolver populações autoregenerantes (MORO *et al.*, 2012). Estas espécies, chamadas exóticas invasoras, podem ocupar o espaço de nativas, alterar os processos ecológicos naturais dos ecossistemas invadidos e se tornarem dominantes, gerando não só danos ao meio ambiente, como também prejuízos econômicos.

A maioria das espécies invasoras atingem altas densidades e dominância na comunidade invadida, reduzem a abundância e riqueza de espécies nativas através da competição, modificam os processos ecossistêmicos e causam hibridização, alterando a diversidade genética e a estrutura da comunidade. Também são capazes de modificar as propriedades do solo, a ciclagem de nutrientes, a produtividade, a disponibilidade de luz e de água e o microclima. Para melhor compreender as espécies, a dinâmica das populações, a área de distribuição e o impacto de plantas exóticas invasoras, uma série de estudos de campo já foram realizados sobre a ocorrência e o impacto de plantas exóticas invasoras (VILÀ *et al.* 2011; SHEN *et al.*, 2017).

Dentre as características que permitem que as espécies exóticas se tornem potenciais invasoras, destacam-se: alta taxa de crescimento, produção de sementes de fácil dispersão, alta longevidade das sementes no solo, alta taxa de germinação, maturação precoce das plantas já estabelecidas, bem como floração e frutificação, alto potencial reprodutivo por brotação e alelopatia (GENOVESI, 2005; SPIAZZI *et al.*, 2017). Mesmo com o grande impacto das diferentes espécies vegetais exóticas, elas têm sido introduzidas no território brasileiro, há séculos, para utilização na alimentação e ornamentação.

De acordo com Zenni e Ziller (2011), atualmente no Brasil, há 117 espécies de plantas exóticas estabelecidas e reconhecidas como de potencial invasor ou invasoras, bem como um número desconhecido de plantas introduzidas. Somente nas áreas de influência das obras do Projeto de Integração do Rio São Francisco com Bacias Hidrográficas do Nordeste Setentrional (PISF) já foram identificadas mais 60 espécies exóticas, sendo 10% destas consideradas exóticas invasoras (FABRICANTE; SIQUEIRA-FILHO, 2012).

#### **2.4 *Cryptostegia madagascariensis***

Uma das espécies introduzidas no Brasil para fins ornamentais foi a *C. madagascariensis*. Popularmente conhecida como leiteira, trepadeira, unha do cão (ANDRADE, 2013), unha de bruxa, viúva alegre, entre outros nomes populares. Essa espécie é originária do continente africano, destacando-se como uma das espécies invasoras que mais danos tem causado ao bioma Caatinga (CRUZ *et al.*, 2016).

A introdução no Brasil da *C. madagascariensis*, espécie nativa de Madagascar, se deu para fins ornamentais, pela sua vistosa inflorescência de coloração de tons de rosa a violeta (SILVA *et al.*, 2008). Pertencente à família Apocynaceae, a *C. madagascariensis* é uma invasora em distintos países, a exemplo da Austrália, Estados Unidos, Índia, e Porto Rico (INVASIVE SPECIES SPECIALIST GROUP, 2010), onde tem ocasionado danos ambientais e demandado elevados custos para minimizar seus impactos.

Além de ser invasora, a *C. madascariensis* é uma espécie arbustiva escandente, esse tipo de hábito tem como característica escalar até sombrear completamente a copa

dos seus hospedeiros, competindo por luz. Suas raízes se localizam na rizosfera do hospedeiro competindo também por recursos do solo (DILLENBURG *et al.*, 1995, TOLEDO-ACEVES; SWAINE, 2008). Assim sendo, as espécies arbustivas escandentes podem exercer forte pressão competitiva sobre a vegetação arbustiva - arbórea (SCHNITZER 2005, MARTÍNEZ-IZQUIERDO, *et al.*, 2016), e o impacto delas na regeneração destas espécies, pode modificar a composição da comunidade e levar a lentidão no processo sucessional (SCHNITZER; BONGERS, 2002).

No Brasil, essa espécie vem se destacando como uma das invasoras que mais tem causado danos ao bioma caatinga, na região nordeste (CRUZ *et al.*, 2016). A *C. madagascariensis* possui ramos flexíveis que se entrelaçam em outras plantas (ANDRADE, 2013) e tem como característica a capacidade de estabelecer densas populações, invadindo locais úmidos nas regiões semiáridas do nordeste brasileiro, principalmente em áreas próximas aos rios e junto à palmeira nativa *C. prunifera* (SOUSA *et al.*, 2016).

As sementes dessa espécie apresentam características de dispersão anemocórica, sendo pequenas e leves, dotadas de plumas, que facilitam o transporte pelo vento, favorecendo a ocupação de outras áreas. Estudos existentes acerca dessa espécie mostram que seus sítios preferenciais de ocorrência estão na região Nordeste, em alagadiços e áreas de matas ciliares, onde formam maciços populacionais de alta densidade, que dificultam ou impedem o estabelecimento de espécies locais, por limitação de recursos, bem como o acesso de pessoas e animais de médio e grande porte (ANDRADE, 2013; SILVA *et al.*, 2017).

A *C. madagascariensis* é uma planta bastante agressiva, tende a escalar as plantas próximas, produzindo uma densa cobertura sobre a copa, resultando em um intenso sombreamento, impedindo a fotossíntese e causando a morte destas plantas (SILVA *et al.*, 2008). Sob o dossel formado por esta invasora, não são observados o crescimento de outras plantas. Assim, a *C. madagascariensis* é capaz de inibir o estabelecimento de espécies nativas em áreas invadidas e reduzir a diversidade de espécies (SOUSA *et al.*, 2016; BARBOSA *et al.*, 2019).

A redução da diversidade de espécies em áreas invadidas por *C. madagascariensis*, vêm sendo associada principalmente ao sombreamento (SOUSA *et al.*, 2016), contudo também pode estar relacionado a liberação de compostos

alelopáticos, que aumentam o sucesso da invasão, reduzindo a diversidade de espécies nativas e a competição por recursos. No Ceará, essa espécie ocupa densas áreas, ocorrendo de forma destrutiva sobre a vegetação nativa, especialmente sobre a *C. prunifera*, podendo asfixiar e matar essa palmeira, escalando e eliminando completamente o acesso a luz (SOUSA *et al.*, 2016). Esta espécie nativa pode ser afetada de forma competitiva pela *C. madagascariensis*, em condições de campo.

Espécies invasoras como a *C. madagascariensis* podem causar impactos negativos não só sobre a vegetação, mas também nos solos das áreas invadidas (alteração na composição da comunidade microbiana, alteração na ciclagem de nutrientes e redução da diversidade macro e microbiana do solo). Estudos de outros lugares do mundo mostraram que ao longo do tempo, as espécies de plantas invasoras afetam as propriedades do solo, como o pH, o fósforo disponível e alteração na comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (FMA), contribuindo para o declínio da diversidade de FMA (SOUZA *et al.*, 2017).

## **2.5 Efeitos das espécies invasoras sobre a vegetação nativa**

As invasões biológicas tem sido um tema-chave da pesquisa ecológica nas últimas décadas (HEJDA *et al.*, 2009; POWELL *et al.*, 2013; WORZ; THIV, 2015), modificando o funcionamento de ecossistemas inteiros e causando perdas econômicas significativas. Embora o número crescente e a expansão de espécies não nativas na flora mundial estejam bem documentados, seus impactos permanecem não quantificados para a maioria das plantas invasoras (RICHARDSON; PYŠEK, 2012).

Muitas espécies invasoras alteram a composição, estrutura e funcionamento dos ecossistemas, causando declínios significativos na diversidade de espécies nativas (VILÀ *et al.*, 2011). Em casos extremos, podem modificar a estrutura da vegetação em extensas áreas, através da dominância, habilidade competitiva superior e modificação nos parâmetros do ecossistema, deslocando as espécies nativas e perturbando a estrutura da vegetação, causando a redução da diversidade nas áreas afetadas (HEJDA *et al.*, 2009).

Os problemas causados por espécies invasoras estão aumentando, de modo que, a invasão biológica tornou-se um importante agravante para a conservação da

diversidade biológica. Elas ameaçam os ecossistemas nativos e alteram os regimes de manejo, prejudicando a manutenção da agricultura, das pastagens e das florestas (SONG, 2017). Os impactos potenciais das plantas invasoras são amplamente reconhecidos em todo o mundo, porém poucas avaliações quantitativas acerca dos impactos foram realizadas (PYŠEK E RICHARDSON, 2012). Estudos que medem impactos a nível de comunidade, por exemplo, através da supressão de plantas nativas, devido ao domínio de espécies exóticas invasoras ainda são escassos (HEJDA *et al.*, 2009).

A concorrência é um aspecto fundamental que molda as comunidades de plantas e a dinâmica do ecossistema (SHELBY *et al.*, 2016), porém o desempenho do invasor é modulado por condições ambientais, como matriz de vegetação e disponibilidade de recursos. Espécies invasoras podem crescer e se espalhar rapidamente e o resultado pode ser uma grave perda agrícola e florestal (MINDELL, 2009).

Com a redução na diversidade nativa, podem ocorrer mudanças na ciclagem de nutrientes e alteração nos processos ecológicos e evolutivos (DOSTÁL *et al.*, 2012). As plantas invasoras podem indiretamente modificar características abióticas de um habitat, tais como as propriedades físicas e químicas dos solos (umidade e nutrientes do solo) (BEWLEY; PRETO, 1994), sendo capazes de causar efeitos negativos no estabelecimento e desenvolvimento das espécies nativas. As invasoras competem pelos recursos nutricionais do solo, que pode acarretar mudanças na morfofisiologia vegetal e na quantidade de nutrientes absorvidos pelas plantas nativas (VILÀ *et al.*, 2011).

Além disso, elas podem ter efeito alelopático sobre as espécies nativas, caracterizado pela liberação de substâncias do metabolismo secundário das plantas e que produzem efeito negativo nas plantas vizinhas, como: redução do crescimento, da atividade fotossintética (ZHENG *et al.*, 2010) e quando liberadas no solo, pode inibir a germinação de sementes (RUCKLI *et al.*, 2014).

A biota mundial tem sido modificada por invasões biológicas, provocando mudanças no papel de espécies nativas nas comunidades, alterando processos evolutivos e a abundância de espécies, por vezes levando-as à extinção. Como consequência, a introdução de espécies invasoras é atualmente considerada uma das maiores ameaças à

diversidade biológica em escala global, inclusive em unidades de conservação (SPEAR *et al.*, 2013).

A falta de avaliações detalhadas dos impactos causados pelas plantas invasoras sobre a vegetação nativa, em muitos casos, frustrou a implementação de estratégias efetivas no manejo de plantas invasoras. O conhecimento acerca das perturbações causadas pelas plantas invasoras vem de estudos observacionais, que comparam habitats invadidos e não invadidos (PYŠEK *et al.*, 2012; BARNEY *et al.*, 2013). Os impactos sobre a vegetação nativa, em sua maioria, ainda não foram estudados experimentalmente (BARNEY *et al.*, 2015).

## **2.6 Déficit hídrico e seus efeitos sobre as plantas**

Durante o ciclo de vida das plantas, elas podem passar por períodos de exposição ao déficit hídrico que, potencialmente, prejudica os processos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos e moleculares, resultando em inibição do crescimento. Além disso, essas flutuações na disponibilidade de água comprometem o cultivo da maioria das plantas, causando instabilidade da produção, perdas de rendimento e na qualidade dos produtos colhidos (SILVA *et al.*, 2014).

As respostas das plantas ao estresse hídrico podem ser entendidas de acordo com o grau de exposição; adaptação, que é a resistência genética adquirida por processos de seleção durante muitas gerações; aclimatação, que pode ser entendida como a tolerância aumentada como consequência da exposição anterior ao estresse; e a tolerância, que é a aptidão de uma planta para enfrentar um ambiente desfavorável. (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Sob deficiência hídrica, as plantas apresentam mudanças nos padrões de crescimento e alocação de biomassa, muitas vezes acarretando mais incrementos às raízes, que na parte aérea. O déficit hídrico beneficia o desenvolvimento do sistema radicular em detrimento à parte aérea na maioria das espécies. Assim, restringindo o potencial de crescimento na parte aérea, contudo, estimulando o crescimento das raízes, na tentativa de explorar um maior volume de solo e alcançar água em maiores profundidades (SANTOS *et al.*, 2012).

A deficiência hídrica é considerada um dos principais fatores ambientais que induzem alterações em vários processos fisiológicos e bioquímicos nas plantas (MANAVALAN *et al.*, 2009). Quando as células dos vegetais sofrem desidratação, observa-se uma redução na sua turgescência, tendo em vista que, o potencial hídrico celular depende do teor de umidade do solo, da capacidade de absorção de água pelas raízes e do transporte para a parte aérea (TAIZ; ZEIGER, 2013).

A fotossíntese é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao déficit hídrico (PINHEIRO; CHAVES, 2011), pois os estômatos se fecham para proteger a planta contra a perda excessiva de água, sobretudo, nos horários mais quentes do dia (SENGUPTA *et al.*, 2011). Muitos processos metabólicos das plantas podem ser influenciados, como o fechamento estomático, ocasionando a redução da fotossíntese, da transpiração e nos padrões de alocação de biomassa, afetando o crescimento da planta. A deficiência hídrica é uma das condições que mais limitam a produção primária dos ecossistemas e o rendimento das culturas, principalmente pelas restrições que impõe à fixação fotossintética de carbono (LARCHER, 2006; TAIZ; ZEIGER, 2013).

De maneira geral, fatores abióticos afetam diretamente a atividade fisiológica das plantas em suas diferentes fases de crescimento. Fatores como baixa disponibilidade de luz, hídrica e nutricional tornam mais difícil o estabelecimento das plantas, principalmente na fase jovem.

## **2.7 Alagamento e seus efeitos sobre as plantas**

Ao serem submetidas ao excesso de água do solo, as plantas produzem sinais metabólicos de vários tipos, em resposta à diminuição dos níveis de oxigênio. Nesse período elas alteram sua morfologia, anatomia, metabolismo e crescimento como estratégia de sobrevivência (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; TEAKLE *et al.*, 2012). As respostas das plantas a esse fator adverso são complexas e podem variar com o estágio fenológico, no qual as plantas se encontram.

Apenas determinadas espécies predominam em solos que são encharcados com frequência e, para muitos vegetais, a inundação é tida como uma condição adversa, que pode conduzir à morte dentro de poucos dias de exposição. A maioria das plantas

cultivadas de interesse econômico perece mais rapidamente, em uma situação de inundação, do que mesmo de deficiência hídrica no solo (LARCHER, 2006).

A deficiência de oxigênio e o baixo potencial redox do solo, induzidos pelo encharcamento, afetam desfavoravelmente vários aspectos da fisiologia vegetal, como mudanças na assimilação de carbono, absorção de macronutrientes e supressão do metabolismo respiratório das raízes (KREUZWIESER *et al.*, 2004; LIU; JIANG, 2015). O fechamento estomático, danos no fotossistema II e a diminuição na fotossíntese também são respostas comuns à deficiência de oxigênio no solo causada pelo encharcamento (PEZESHKI, 1993). Além disso, o encharcamento promove indisponibilidade de determinados nutrientes essenciais às plantas (GAZOLLA-NETO *et al.*, 2012).

O conhecimento sobre o desempenho das espécies vegetais, sob o excesso de água, é essencial para a definição das estratégias de tolerância ao encharcamento apresentadas por elas (SINGH, 2015). O acúmulo de reservas nas raízes é uma das estratégias que as plantas, sob esse tipo de estresse, podem apresentar como forma de tolerar essa condição. Essas reservas podem ser utilizadas para desenvolver raízes adventícias (FERREIRA *et al.*, 2009).

O estresse vegetal por excesso de água ocorre como resultado da inundação dos solos e os efeitos deletérios da água em excesso na zona radicular são decorrentes das implicações ocasionadas pela remoção do oxigênio ao longo do perfil de solo (TAIZ; ZEIGER, 2013). Quando as plantas são submetidas ao encharcamento, o mau funcionamento das raízes leva grande parte destas à morte, e em alguns casos, como ocorre em várias espécies, há indução da produção de raízes adventícias que possuem aerênquima (VISSER; VOESENEK, 2004).

Apesar das condições desfavoráveis, pesquisas mostram que o encharcamento não impede completamente a ocorrência de determinados processos fisiológicos. Mesmo quando cultivadas em solo encharcado, algumas espécies arbóreas perenes são fotossinteticamente ativas e podem continuar crescendo e produzindo folhas, flores e frutos durante a incidência do encharcamento (SCHONGART *et al.*, 2002; GARCÍA; MENDOZA, 2014).



## REFERÊNCIAS

ANDRADE, L. A. **Plantas Invasoras: espécies vegetais exóticas invasoras da Caatinga e ecossistemas associados**. 1. Ed. Campina Grande: Epgraf, 2013. 100 p.

ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). **Acta Botânica Brasileira**, v.18, n.2, p.219-224, 2004.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. **Annual Review Plant Biology**, v.59, p.313-339, 2008.

BARBOSA, E. M.; BONILLA, O. H.; LUCENA, E. M. P.; ANDRADE, L. M. Estrutura de um Fragmento de Caatinga Infestado por *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne1. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 12, n. 05, p. 1952-1966, 2019.

BARNEY, J. N.; TEKIELA, D. R.; BARRIOS-GARCIA, M. N.; DIMARCO, R. D.; HUFBAUER, R. A.; LEIPZIG-SCOTT, P.; NUNEZ, M. A.; PAUCHARD, A.; PYŠEK, P.; VÍTKOVÁ, M.; MAXWELL, B. D. Global Invader Impact Network (GIIN): toward standardized evaluation of the ecological impacts of invasive plants. **Ecology and Evolution**, v.5, p.2878-2889, 2015.

BARNEY, J. N.; TEKIELA, D. R.; DOLLETE, E. S. J.; TOMASEK, B. J. What is the real impact of invasive plant species? **Frontiers in Ecology and the Environment**, v.11, p.322-329, 2013.

BAUERMANN, S. G.; EVALDT A. C. P.; ZANCHIN J. R.; BORDIGNON S. A. Diferenciação polínica de *Butia*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Syagrus* e *Thrillerinax* e implicações paleoecológicas de Arecaceae para o Rio Grande do Sul. **Iheringia, Série Botânica**, v.65, n.1, p.35-46, 2010.

BEWLEY, J. D.; BLACK M. **Seeds: Physiology of development and germination.** Plenum Press, New York, 1994, 445p.

BUSSOTTI, F. Functional leaf traits, plant communities and acclimation processes in relation to oxidative stress in trees: a critical overview. **Global Change Biology**, v.14, p.2727-2739, 2008.

CORADIN, L.; SIMINSKI, A.; REIS, A. **Espécies nativas da flora Brasileira de valor econômico atual ou potencial:** Plantas para o futuro – Região Sul. Brasília: MMA, 2011. 934p.

COSTA, M. S.; FERREIRA, K. E. B.; BOTOSSO, P. C.; CALLADO, C. H. Growth analysis of five Leguminosae native tree species from a seasonal semideciduous lowland forest in Brazil. **Dendrochronologia**, n.36, p.23-32, 2015.

CRUZ, F. R. S.; ANDRADE, L. A.; ALVES, E. U. Estresse salino na qualidade fisiológica de sementes de *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. **Ciência Florestal**, v.26, n.4, p.1189-1199, 2016.

DILLENBURG, L. R.; TERAMURA A. H.; FORSETH I. N.; WHIGHAM, D. F. Photosynthetic and Biomass Allocation Responses of *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) to Vine Competition. **American Journal of Botany**, v. 82, n. 4, 1995.

FABRICANTE, J. R.; SIQUEIRA-FILHO, J. A. Plantas Exóticas e Invasoras das Caatingas do Rio São Francisco. In: SIQUEIRA-FILHO, J. A. **Flora das Caatingas do Rio São Francisco: História Natural e Conservação.** Rio de Janeiro, 2012. p.366-393.

FALLEIROS, R. M.; ZENNI, R. D.; ZILLER, S. R. Invasão e manejo de *Pinus taeda* em campos de altitude do parque estadual do Pico Paraná, Paraná, Brasil. **Floresta**, v.41, n.1, p.123-134, 2011.

FERREIRA, C. D. S.; PIEDADE, M. T. F.; TINÉ, M. A. S.; ROSSATTO, D. R.; PAROLIN, P.; BUCKERIDGE, M. S. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. **Annals of Botany**, v.104, p.1111-1119, 2009.

FRISON, E. A.; CHERFAS, J.; HODGKIN, T. Agricultural biodiversity is essential for a sustainable improvement in food and nutrition security. **Sustainability**, v.3, p.238-253, 2011.

GARCÍA, I.; MENDONZA, R. Lotus tenuis seedlings subjected to drought or waterlogging in a saline sodic soil. **Environmental and Experimental Botany**, v.98, p.47-55, 2014.

GAZOLLA-NETO, A.; AUMONDE, T. Z.; PEDÓ, T.; OLSEN, D.; VILLELA, F. A. Níveis de umidade do solo de várzea e seus efeitos sobre a emergência e crescimento inicial de plântulas de soja. **Informativo Abrates**, v.22, n.2, p.28-31, 2012.

GENOVESI, P. Eradications of invasive alien species in Europe: a review. **Biological Invasions**, v.7, p.127-133, 2005.

GIORIA, M.; OSBORNE, B. A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. **Frontiers in Plant Science**, v.5, p.1-21, 2014.

GORGONE-BARBOSA, E.; NOVAES, R. B.; PIVELLO, V. R.; FIDELIS, A. Fire cues and germination of invasive and native grasses in the Cerrado. **Acta Botânica Brasilica**, v.34, p.185-191, 2020.

GREER, M. J.; WILSON, G. W. T.; HICKMAN, K. R.; WILSON, S. M. Experimental evidence that invasive grasses use allelopathic biochemicals as a potential mechanism for invasion: Chemical warfare in nature. **Plant and Soil**, v.385, p.165-179, 2014.

GURGEL, E. S. C. Morfologia de plântulas de Leguminosae e o potencial sistemático. **Rodriguésia**, v.63, n.1, p.65-73, 2012.

HEJDA, M.; PYŠEK, P.; JAROŠÍK, V. Impact of Invasive Plants on the Species Richness, Diversity and Composition of Invaded Communities. **Journal Ecology**, v.97, n.3, p.393-403, 2009.

INVASIVE SPECIES SPECIALIST GROUP. Global invasive species database. 2010. Disponível em: <http://www.issg.org/database/species/distribution.asp?si=1628&fr=1&sts=sss&lang=E>  
N. Acesso em: 26 de janeiro de 2021.

KREUZWIESER, J.; PAPADOPOULOU, E.; RENNENBERG, H. Interaction of flooding with carbon metabolism of forest trees. **Plant Biology**, v.6, n.3, p. 299–306, 2004.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA Artes e Textos, 2006. 532 p.  
LI, H.; JIANG, D.; WOLLENWEBER B.; DAI T.; CAO, W. Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat. **European Journal of Agronomy**, v.33, p.267–275, 2010.

LIU, M.; JIANG, Y. Genotypic variation in growth and metabolic responses of perennial ryegrass exposed to short-term waterlogging and submergence stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.95, p.57-64, 2015.

MANAVALAN L.P.;GUTTIKONDA; S. K.; TRAN L.S.P.; NGUYEN H.T. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. **Plant Cell Physiology**, v.50, p.1260–1276, 2009.

MARTÍNEZ-IZQUIERDO, L.; GARCÍA, M. M.; POWERS, J. S.; SCHNITZER, S. A. Lianas suppress seedling growth and survival of 14 tree species in a Panamanian tropical forest. **Ecology**, v.97, n.1, p. 215–224, 2016.

MAURO, R.P.; OCCHIPINTI, A.; LONGO, A. M. G.; MAUROMICALE, G. Effects of shading on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and photosynthesis of subterranean clover. **Journal Agronomy and Crop Science**, v.197, p.57-66, 2011.

MINDELL, D. P. Humans need biodiversity. **Science**, v.323, p.1562-1563, 2009.

MORO, M. F.; MACEDO, M. B.; MOURA-FÉ, M. M.; CASTRO, A. S. F.; COSTA, R. C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, v.66, p.717-743, 2015.

MORO, M. F.; SOUZA, V. C.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; QUEIROZ, L. P.; FRAGA, C. N.; RODAL, M. J. N.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. Alienígenas na sala: o que fazer com espécies exóticas em trabalhos de taxonomia, florística e fitossociologia?. **Acta Botanica Brasilica**, v.26, n.4, p.991-999, 2012.

MU, H. D.; JIANG, B.; WOLLENWEBER, B.; DAI, T.; JING, Q.; CAO, W. A baixa radiação a longo prazo diminui a fotossíntese de folhas, a eficiência fotoquímica e o rendimento de grãos no trigo de inverno. **Journal Agronomy and Crop Science**, v.196, p.38-47, 2010.

PEREIRA, D. S.; SOUSA, J. E. S.; PEREIRA, M. S.; GONÇALVES, N. R. G.; BEZERRA, A. M. E. Emergence and initial growth of *Copernicia prunifera* (Arecaceae) as a function of fruit maturation. **Journal of Seed Science**, v.36, n.1, p.9-14, 2014.

PEZESHKI, S. R. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood tolerant and flood-sensitive tree species. **Photosynthetica**, v.28, n.3, p. 423-430, 1993.

PIMENTEL GOMES, R. **Fruticultura brasileira**, 13. ed. São Paulo: Nobel, 2007. 446p.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.869–882, 2011.

POWELL, K. I.; CHASE, J. M.; KNIGHT, T. M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. **Science**, v.339, p.316-318, 2013.

PYŠEK, P.; JAROŠÍK, V.; HULME, P. E.; PERGL, J.; HEDJA, M. SCHAFFNER, U.; VILA, M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species traits and environment. **Global Change Biology**, v.18, p.1725-1737, 2012.

RICHARDSON, D. M.; PYŠEK, P. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns. **New Phytologist**, v.196, p.383-396, 2012.

RODRIGUES, L. C.; SILVA, A. A.; SILVA, R. B.; OLIVEIRA, A. F. M.; ANDRADE, L. H. C. Conhecimento e uso da carnaúba e da algaroba em comunidades do sertão do Rio Grande do Norte, nordeste do Brasil. **Revista Árvore**, v.37, n.3, p.451-457, 2013.

RUCKLI, R.; HESSE, K.; GLAUSER, G. RUSTERHOLZ, H. P.; BAUR, B. Inhibitory potential of naphthoquinones leaching from leaves and exuding from roots of the invasive plant *Impatiens glandulifera*. **Journal of Chemical Ecology**, v.40, p.371-378, 2014.

SANTOS, D.; GUIMARÃES, V. F.; KLEIN, J.; FIOREZE, S. L.; MACEDO JÚNIOR, E. K. Cultivares de trigo submetidas a déficit hídrico no início do florescimento, em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.16, n.8, 2012.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; EUZÉBIO, V. L. M.; KODAMA, F. M.; KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v.21, n.4, p. 655-662, 2011.

SCHNITZER, S A. A Mechanistic Explanation for Global Patterns of Liana Abundance and Distribution. **The American Naturalist**, v. 166, p. 262-276, 2005.

SCHNITZER, S. A., BONGERS, F. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, p.223–230, 2002.

SCHONGART, J.; PIEDADE, M. T. F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNAS, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v.18, n.1, p.581-597, 2002.

SENGUPTA, D.; KANNAN, M.; REDDY, A. R. A root proteomics-based insight reveals dynamic regulation of root proteins under progressive drought stress and recovery in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. **Planta**, v.233, p.1111–1127, 2011.

SHEIL, D. Conservation and biodiversity monitoring in the tropics: realities priorities and distractions. **Conservation Biology**, v.15, p.1179-1182, 2001.

SHELBY, N.; HULME, P. E.; VAN DER PUTTEN, W. H.; MCGINN, K. J.; WESER, C.; DUNCAN, R. P. No difference in the competitive ability of introduced and native *Trifolium* provenances when grown with soil biota from their introduced and native ranges. **AoB Plants**, v.8, p.1-11, 2016.

SHEN, S.; XU, G.; LI, D.; CLEMENTS, D. R.; JIN, G.; YIN, X.; GAO, R.; ZHANG, F. Occurrence and damage of invasive alien plants in Dehong Prefecture, western of Yunnan Province. **Acta Ecologica Sinica**, v.37, p.195-200, 2017.

SILVA, J. L.; BARRETO, R. W.; PEREIRA, O. L. *Pseudocercospora cryptostegia-madagascariensis* sp. nov. on *Cryptostegia madagascariensis*, an exotic vine involved in major biological invasions in Northeast Brazil. **Mycopathologia**, v.166, p.87-91, 2008.

SILVA, M. A.; SANTOS, C. M.; VITORINO, H. S.; RHEIN, A. F. L. Pigmentos fotossintéticos e índice spad como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 173-181, 2014.

SILVA, M. L. M.; ANDRADE, L. A.; SOUZA, E. M.; SILVA, P. C. C. Reproductive aspects and potential of seedling emergency of *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 4, p. 1297-1309, 2017.

SINGH, A. Soil salinization and waterlogging: A threat to environment and agricultural sustainability. **Ecological Indicators**, v.57, p.128-130, 2015.

SONG, U. Temperature-dependent performance of competitive native and alien invasive plant species. **Acta Oecologica**, v.84, p.8-14, 2017.

SOUSA, F. Q.; ANDRADE, L. A.; XAVIER, K. R. F. *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne.: impactos sobre a regeneração natural em fragmentos de caatinga. **Agrária - Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.11, n.1, p.39-45, 2016.

SOUSA, R. F.; SILVA, R. A. R.; ROCHA, T. G. F.; SANTANA, J. A. S.; VIEIRA, F. A. Etnoecologia e etnobotânica da palmeira carnaúba no semiárido brasileiro. **Cerne**, v.21, n.4, p.587-594, 2015.

SOUZA, T. A. F.; ANDRADE, L. A. FREITAS, H.; SILVA, A. S. Biological Invasion Influences the Outcome of Plant-Soil Feedback in the Invasive Plant Species from the Brazilian Semi-arid. **Microbial Ecology**, p.1-11, 2017.



SPEAR, D.; FOXCROFT, L. C.; BEZUIDENHOUT, H.; MCGEOCHET, M. A. Human population density explains alien species richness in protected areas. **Biology of Conservation Magazine**, v.159, p.137-147, 2013.

SPIAZZI, F. R.; SILVA, A. C.; HIGUCHI, P.; NEGRINI, M.; GUIDINI, A. L.; SOUZA, T. F.; AGUIAR, M. D.; NUNES, A. S.; CRUZ, A. P.; SOBOLESKI, V. F. Quantificação da contaminação biológica por espécies arbóreas exóticas em um fragmento de floresta ombrófila mista em Lages-SC. **Ciência Florestal**, v.27, n.2, p.403-414, 2017.

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TEAKLE, N. L.; BOWMAN, S.; BARRET-LEONARD, E. G.; REAL, D.; COLMER, T. D. Comparisons of annual pasture legumes in growth, ion regulation and root porosity demonstrate that *Melilotus siculus* has exceptional tolerance to combinations of salinity and waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, v.77, p.175-184, 2012.

TOLEDO-ACEVES, T.; SWAINE, M. D. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. **Plant Ecology**, v. 196, p.233–244, 2008.

VILÀ, M.; ESPINAR, J. L.; HEJDA, M.; HULME, P. E.; JAROSIK, V.; MARON, J. L.; PERGL, J.; SCHAFFNER, U.; SUN, Y.; PYSEK, P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. **Ecology Letters**, v.14, p.702-708, 2011.

VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J. Acclimation to soil flooding – sensing and signal-transduction. **Plant and Soil**, v. 254. p.197-214, 2004.

WANG, L.; DENG, F.; REN, W. Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period. **Field Crops Research**, v.180, p.54–62, 2015.

WORZ, A.; THIV, M. The temporal dynamics of a regional flora – the effects of global and local impacts. **Flora**, v.217, p. 99-108, 2015.

ZENNI, R. D.; S. R. ZILLER. An overview of invasive plants in Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v.34, n.3, p.431-446, 2011.

ZILVERBERG, C. J.; TEOH, K.; BOE, ARVID.; JOHNSON, W. C.; OWENS, V. Strategic use of native species on environmental gradients increases diversity and biomass relative to switchgrass monocultures. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v.215, p.110-121, 2016.

### **3 RESTRIÇÕES DO SOLO E COMPETIÇÃO COM A INVASORA *Cryptostegia madagascariensis* IMPACTANDO AS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PALMEIRAS *Copernicia prunifera* SOB CLIMA TROPICAL**

**Resumo:** A biota global tem sido modificada por invasões biológicas, reduzindo a biodiversidade e causando perdas econômicas. A *Copernicia prunifera*, uma palmeira nativa do ecossistema Caatinga (grande área geográfica sob clima tropical seco do Brasil), tem sido impactada pela invasora arbustiva *Cryptostegia madagascariensis*. Avaliamos as respostas fisiológicas, bioquímicas e nutricionais em plantas adultas de ambas as espécies em duas áreas: Catuana (intenso déficit hídrico durante a estação seca) e Minguau (salinidade, sodicidade e excesso de água ao longo do ano). Nossos resultados mostram que essa interação competitiva é definida principalmente pela adaptabilidade de ambas as espécies para enfrentar as restrições abióticas do solo. A espécie nativa *C. prunifera* está mais bem adaptada às condições de déficit hídrico severo, mas seu desempenho ecofisiológico não é suficiente para enfrentar a invasão de *C. madagascariensis*. A invasora se torna mais competitiva sob alagamento em solos afetados por sais e não é severamente afetada, mesmo com alto acúmulo de sódio nas folhas. Os resultados também mostram que os impactos negativos sobre a palmeira nativa ocorrem principalmente na fase final da infestação, quando o sombreamento causado pela espécie invasora restringe o acesso à radiação solar e acelera a senescência foliar. No entanto, os impactos sobre as espécies nativas precedem o sombreamento permanente, conforme evidenciado pela inibição da abertura estomática e assimilação líquida de CO<sub>2</sub> sob nível intermediário de infestação. Os resultados reforçam a vulnerabilidade das populações de carnaúba no ecossistema Caatinga, que podem ser severamente impactadas sem o desenvolvimento de tecnologias para mitigar os impactos nas áreas invadidas.

**Palavras-chave:** caatinga; floresta de carnaúba; espécies invasoras; estresse hídrico; alagamento; solos afetados por sais.

**Soil constraints and competition with invasive *Cryptostegia madagascariensis*  
impacting ecophysiological responses of *Copernicia prunifera* palm trees under  
tropical climate**

**Abstract:** The global biota has been modified by biological invasions, reducing biodiversity and causing economic losses. *Copernicia prunifera*, a palm tree native to Caatinga ecosystem (large geographical area under dry tropical climate of Brazil), has been impacted by invasive climbing-shrub *Cryptostegia madagascariensis*. We evaluated physiological, biochemical, and nutritional responses in mature plants of both species in two areas: Catuana (intense water deficit during dry season) and Minguauí (salinity, sodicity and excess water throughout the year). Our results show that this competitive interaction is mainly defined by the adaptability of both species to face soil abiotic constraints. The native species *C. prunifera* is better adapted to severe water deficit conditions, but its ecophysiological performance is not sufficient to face the invasion of *C. madagascariensis*. The invader becomes more competitive under flooding in salt-affected soils, and it is not severely impacted even with high sodium accumulation in the leaves. The results also show that the negative impacts on the native palm tree occur specially in the final stage of infestation, when the shading caused by the invasive species restricts access to solar radiation and accelerates the leaf senescence. However, the impacts on the native species precede the permanent shading, as evidenced by inhibition of stomatal opening and net assimilation of CO<sub>2</sub> under intermediary level of infestation. The results reinforce the vulnerability of carnauba populations in the Caatinga ecosystem, which can be severely impacted without the development of technologies to mitigate the impacts on invaded areas.

**Key Words:** caatinga; carnauba forest; invasive species; drought stress; waterlogging; salt-affected soils.

## INTRODUÇÃO

A biota global tem sido modificada por invasões biológicas, causando mudanças na funcionalidade das espécies nativas nas comunidades, alterando processos evolutivos e reduzindo a biodiversidade (REIMÁNEK; RICHARDSON 1996; GRICE, 2008; SCHNITZER; CARSON 2010; MARTÍNEZ-IZQUIERDO, 2016; SILVA et al., 2017; LINDERS et al., 2019). Em geral, as espécies vegetais tornam-se invasoras porque possuem alguns atributos que as tornam melhores competidoras que as espécies nativas, tais como: rápido crescimento, grande número de sementes com fácil dispersão, alta taxa de germinação e produção de substâncias alelopáticas (REIMÁNEK; RICHARDSON 1996; SILVA et al., 2017).

Além das características das espécies invasoras, a invasibilidade depende do estresse ambiental e da disponibilidade de recursos (LONSDALE, 1999). Postulou-se que o sucesso da invasão está positivamente relacionado à disponibilidade de recursos, pois à medida que a disponibilidade de recursos aumenta, também aumenta a vulnerabilidade do habitat (DAVIS et al., 2000). Esta hipótese foi apoiada por trabalhos anteriores com espécies de ervas em um experimento de jardim (AGRAWAL et al., 2005) e também com gramíneas em experimentos de campo (GOING et al., 2009). Por outro lado, em um experimento de mesocosmos de vaso com seis níveis de suprimentos de nutrientes, não foi observada uma relação direta entre a disponibilidade de nutrientes e o sucesso da invasibilidade (LIU et al., 2018).

Associado a isso, outra relação menos explorada é entre estresse ambiental e invasibilidade. Os altos níveis de restrições abióticas reduzem as chances de sucesso da invasora (ALPERT et al., 2000), como mostrado em um experimento de campo no deserto, onde a escassez severa de água impediu a propagação anual no tratamento de seca (SUAZO et al., 2012). Espécies invasoras com capacidade de crescimento rápido podem ser favorecidas em situações onde a escassez de água causa a mortalidade de espécies nativas (MANEA et al., 2016, MOJZES et al., 2020). A capacidade de tolerar condições estressantes e recursos limitados faz parte da estratégia que torna as espécies invasoras capazes de invadir uma ampla gama de ambientes, ou seja, a alta plasticidade fenotípica (RICHARDSON; PYŠEK, 2006). Embora a relação entre estresse abiótico e

invasibilidade tenha sido estudada, não há consenso e, portanto, mais estudos precisam ser realizados.

Neste estudo, investigamos o efeito da disponibilidade de recursos e do estresse ambiental em um arbusto trepador invasor (videira-seringueira de Madagascar) e sua palmeira nativa de suporte (carnaúba) em diferentes níveis de infestação. Quando a planta invasora é uma espécie trepadeira, a competição com o suporte nativo pode ser forte. Esse tipo de planta sobe até sombrear completamente a copa de seus hospedeiros, competindo por luz. Seu sistema radicular cresce ao redor da rizosfera do hospedeiro, também competindo por recursos do solo (DILLENBURG et al., 1995; TOLEDO-ACEVES; SWAINE, 2008). Portanto, as trepadeiras podem exercer forte pressão competitiva sobre a vegetação de suporte e podem modificar a composição da comunidade e levar à lentidão no processo sucessional (GIANOLI, 2015). Um melhor entendimento de como a disponibilidade de recursos e o estresse abiótico influenciam a competição entre a planta trepadeira invasora e seu suporte, a palmeira nativa, é importante para prever a vulnerabilidade deste ambiente.

A videira-seringueira de Madagascar *Cryptostegia madagascariensis* Bojer, (Apocynaceae), um arbusto com ramos trepadores (FLORA DO BRASIL, 2020), tem sua ocorrência catalogada em quase todos os continentes (JUDD et al., 2009). Em regiões da Austrália, Estados Unidos, Quênia, Havaí, Índia, Ilhas Virgens, Santa Lúcia, Montserrat, Anguilla, Porto Rico e Brasil (INVASIVE SPECIES SPECIALIST GROUP, 2010), esta espécie se tornou uma planta invasora, causando danos ambientais e econômicos. No Brasil, a videira-seringueira de Madagascar foi introduzida para fins ornamentais, mas tornou-se uma invasora em áreas ocupadas por *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E Moore (SOUSA et al., 2015; FLORA DO BRASIL, 2020). A *C. prunifera* (carnaúba) é uma palmeira nativa do ecossistema da Caatinga, que ocupa uma grande área geográfica (850.000 km<sup>2</sup>) do nordeste do Brasil, compreendendo diferentes tipos de vegetação sob um clima tropical seco (MILES et al., 2006; SANTOS et al., 2014; CAMPOS et al., 2020).

A maioria das populações de carnaúba está localizada nos vales dos rios da Caatinga, principalmente nas áreas de Planossolos, Gleissolos e Neossolos. Parte dessas áreas formam extensas áreas inundadas, durante a estação chuvosa (MORO et al., 2015), e apresentam problemas crescentes de salinidade e sodicidade. Por outro lado,

esta região apresenta um período de seca prolongado (6 a 8 meses), com plantas sujeitas a graves déficits hídricos, principalmente em áreas não inundadas. Assim, a *C. prunifera* apresenta alta plasticidade para enfrentar diferentes restrições ambientais, explicada, pelo menos em parte, por características para reduzir as perdas de água, incluindo acúmulo de cera na superfície foliar, e um sistema radicular poroso que favorece a sobrevivência em condições de anoxia temporária. Apesar de sua alta plasticidade, a ameaça às populações de carnaúba por *C. madagascariensis* no ecossistema Caatinga tem se tornado bastante evidente nos últimos anos, com a morte de centenas de carnaúbas, em vários estágios de desenvolvimento, por sombreamento completo (CRUZ et al., 2016; SOUSA et al., 2016).

Para entender o grau de vulnerabilidade dos diferentes tipos de ambientes dominados por esta espécie de palmeira nativa, perguntamos: as espécies invasoras têm maior plasticidade do que as espécies nativas para enfrentar as restrições ambientais do ecossistema Caatinga? Na verdade, quase nada se sabe como os fatores ambientais umidade e salinidade do solo afetam as respostas ecofisiológicas de plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* durante esta competição interespecífica. Esperamos que a invasora *C. madagascariensis* mantenha as taxas de trocas gasosas das folhas e a capacidade de competição com *C. prunifera* em ambientes com diferentes condições edáficas. Assim, para agregar novas e relevantes informações a esta questão, o objetivo deste estudo foi avaliar as respostas fisiológicas, bioquímicas e nutricionais de plantas adultas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, nas estações seca e chuvosa, em duas áreas representativas de populações carnaúba, do ecossistema Caatinga (área alagada e não alagada), buscando um melhor entendimento dessa interação competitiva e como essas espécies enfrentam as restrições abióticas do solo em condições tropicais.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Características das espécies de plantas*

A Carnaúba [*Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore, Arecaceae] é uma palmeira que apresenta de 10 a 15 m de altura e 15 a 25 cm de diâmetro do caule, atingindo a maturidade botânica (primeira floração) entre 12 e 15 anos. É uma palmeira nativa do Nordeste brasileiro, distribuída ao longo das margens dos principais rios do semiárido nos estados do Piauí, Ceará e Rio Grande do Norte. Essas paisagens naturais foram modificadas por atividades antrópicas, seja por desmatamento para implantação de empreendimentos agrícolas (SOUSA et al., 2015) ou pela introdução de espécies invasoras, causando consequências sociais e econômicas.

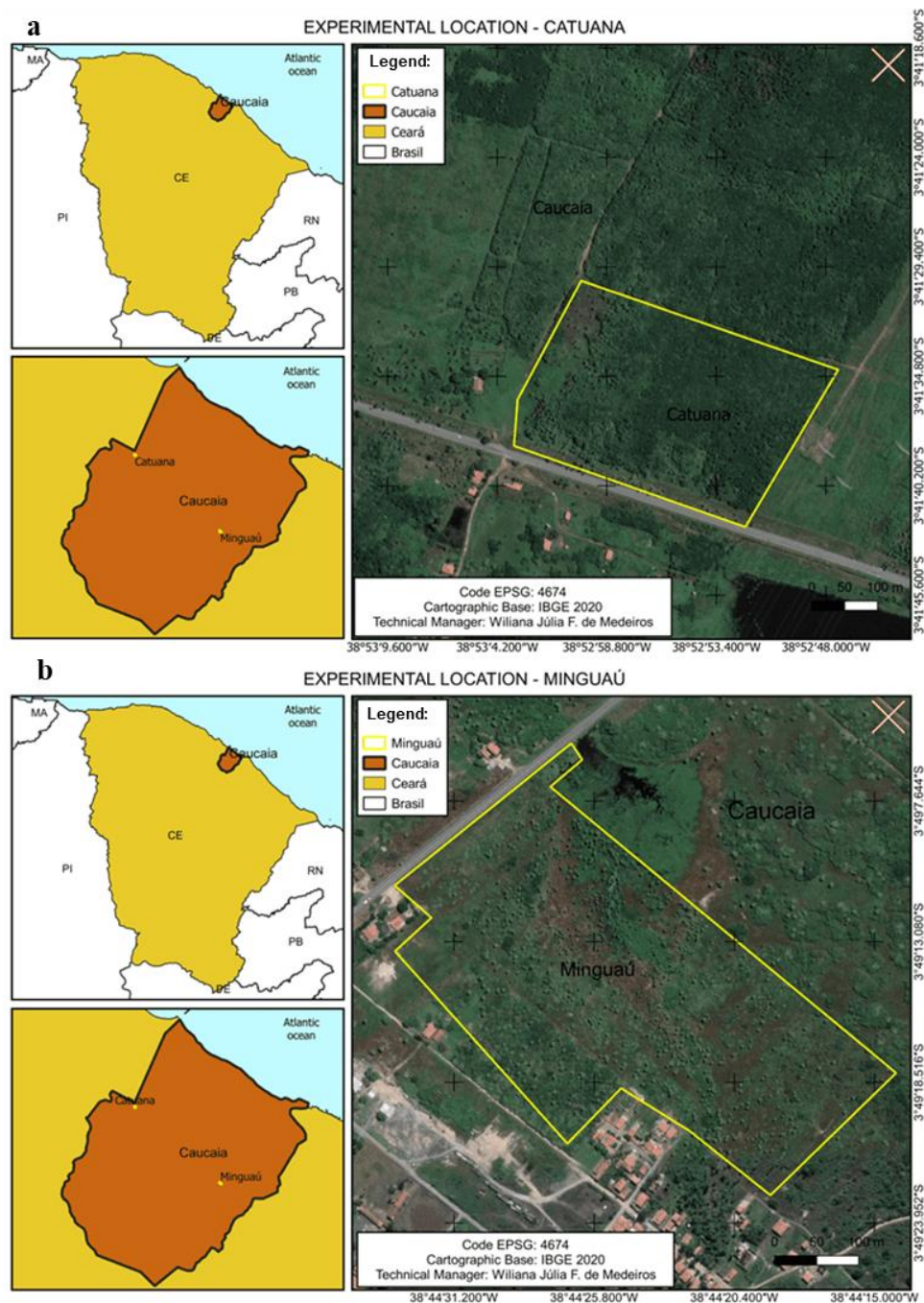
A videira-seringueira de Madagascar [*Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne, Apocynaceae] é um arbusto escandente, heliófita, com ocorrência da costa a regiões mais secas, como savanas no Brasil, notavelmente dominando zonas perturbadas e áreas de florestas ribeirinhas e sazonalmente inundadas (ENDRESS; BRUYNS, 2000; KLACKENBERG, 2001; FLORA BRASIL, 2020). É uma espécie endêmica das Ilhas de Madagascar, que mudou a composição florística e a estrutura das comunidades de plantas em muitos ecossistemas ao redor do mundo (LOWE; WALKER, 1977; WHIGHAM, 1984; JUDD et al., 2009; SOUSA et al., 2016; BARBOSA et al., 2019). Como arbusto trepador (FLORA BRASIL, 2020) com cerca de 2,0 a 3,0 m de altura, a *C. madagascariensis* se desenvolve sobre a copa das árvores nativas (até 15 m de altura), matando-as por impedir a passagem de luz e causando sombreamento excessivo (ANDRADE, 2013; CRUZ et al., 2016; SOUSA et al., 2016). A *C. madagascariensis* vigora em ambientes abertos, com seu sistema radicular crescendo em torno da rizosfera do hospedeiro e competindo por recursos do solo, conforme observado nas populações de carnaúba do ecossistema da Caatinga (DILLENBURG et al., 1995; TOLEDO-ACEVES; SWAINE, 2008).

### *Localização e caracterização dos locais de estudo*

O estudo foi realizado nos anos de 2016 e 2017, em duas localidades distintas; Catuana (03°41,625'S; 38°53,028W; 50 m) e Minguau (03°49,152'S; 38°44,434W; 20 m), ambos no município de Caucaia, Ceará, Brasil (material suplementar S1). A



distância entre as duas áreas é de aproximadamente 23 km e as condições climáticas são semelhantes. Em ambos os locais, a temperatura média mensal do ar varia de 26,2 a 27,3° C e a evapotranspiração potencial anual é superior a 1700 mm. A precipitação média anual é de 970,0 mm para Catuana e 1061,4 mm para Minguauá, com cerca de 80% das chuvas ocorrendo na estação chuvosa (fevereiro a maio).



**Material suplementar S1.** Mapas de localização das áreas experimentais Catuana (a) e Minguauá (b), Caucaia, Ceará, Brasil.

### *Caracterização das restrições abióticas do solo*

As áreas de Catuana e Minguauí foram escolhidas pela presença de populações de carnaúba infestadas por *C. madagascariensis* e por apresentarem diferentes intensidades de restrições abióticas, relacionadas às condições edáficas e topográficas. Os solos foram classificados como PLANOSSOLO HÁPLICO e PLANOSSOLO NÁTRICO, em Catuana e Minguauí, respectivamente. Esses solos geralmente estão localizados em áreas de relevo plano ou levemente ondulados e apresenta alto acúmulo de argila no horizonte subsuperficial (EMBRAPA 2018; JACOMINE et al., 1973), fatores que favorecem as inundações, principalmente no período chuvoso.

A área de Minguauí fica na parte baixa do terreno, próximo a uma lagoa, e é susceptível a inundações no período chuvoso. O tipo de solo (PLANOSSOLO NÁTRICO) em Minguauí tem alta salinidade e sodicidade, conforme confirmado por análises de solo anteriores, realizadas nas profundidades de 0-20 e 20-40 cm (Tabela 1). Catuana está localizada na parte mais alta do terreno e possui ligeira declividade, fatores que reduzem os alagamentos no período das chuvas, mas intensificam o déficit hídrico no período de seca. Esta área não apresenta alta salinidade e/ou sodicidade (Tabela 1).

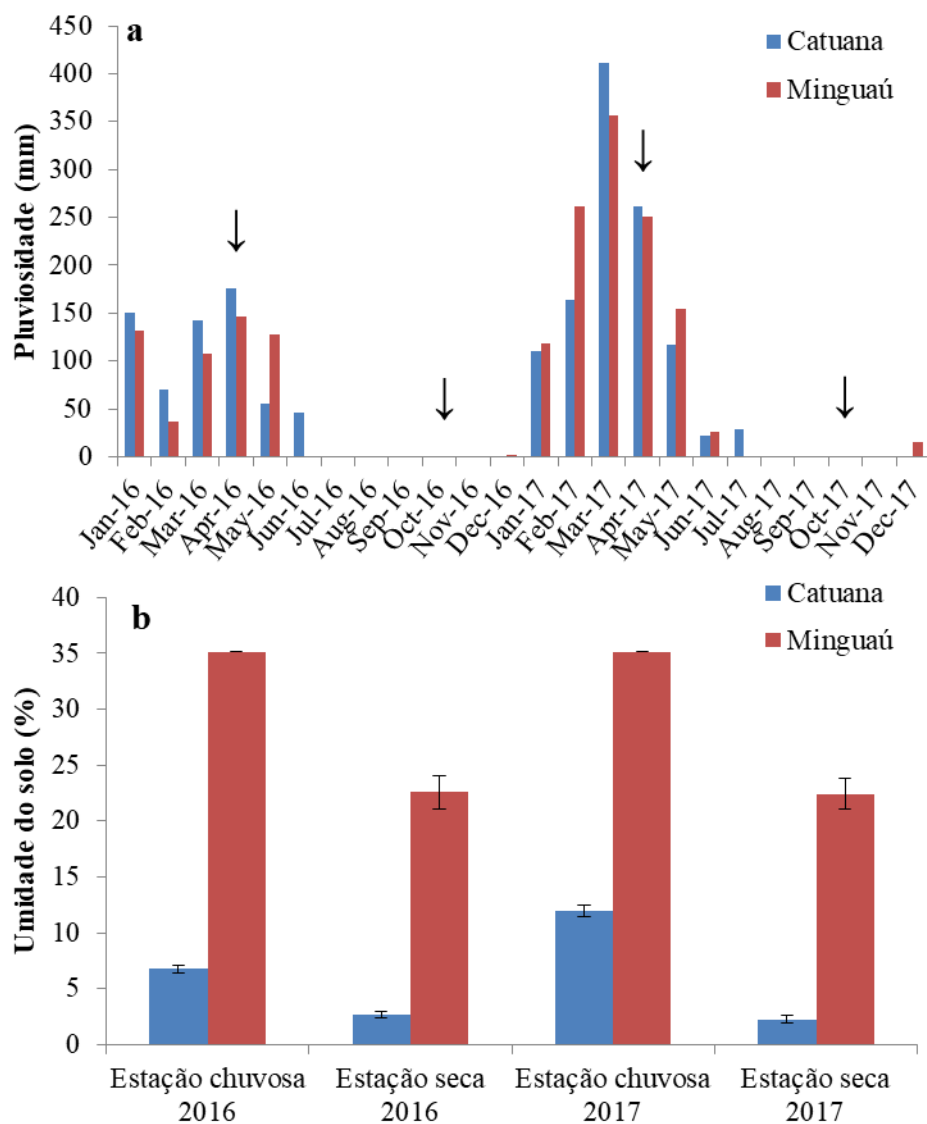
Dados de condutividade elétrica do extrato de saturação do solo -  $EC_{es}$  (RICHARDS, 1954) obtidos na profundidade de 0-20 cm, durante as estações seca e chuvosa (2016/2017), confirmam a maior salinidade na região de Minguauí, com aumento de 32% entre o período chuvoso ( $3,29 \pm 0,02 \text{ dS m}^{-1}$ ) e seco ( $5,11 \pm 0,64 \text{ dS m}^{-1}$ ). Em Catuana os valores de  $EC_{es}$  foram  $0,14 \pm 0,00$  e  $0,49 \pm 0,02 \text{ dS m}^{-1}$ , para os períodos chuvoso e seco, respectivamente.

**Tabela 1.** Caracterização química dos solos das áreas experimentais Catuana e Minguauá, nas profundidades de 0 - 20 e 0 - 40 cm.

Áreas experimentais	pH	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	H <sup>+</sup> + Al <sup>3+</sup>	Al <sup>3+</sup>	CE <sub>es</sub>	
	(H <sub>2</sub> O)	(cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup> )					(dS m <sup>-1</sup> )		
Catuana (0-20 cm)	4.5	2.3	1.7	0.10	0.44	4.5	1.0	0.14	
Catuana (0-40 cm)	4.5	2.5	2.6	0.11	0.39	4.3	1.3	0.14	
Minguauá (0-20 cm)	4.4	1.9	1.9	1.60	0.08	2.6	0.2	3.47	
Minguauá (0-40 cm)	4.5	1.9	2.7	1.69	0.09	1.8	0.3	3.50	
	S	T	V	PST	P	MOS	C	N	C/N
	(cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup> )		(%)	(%)	(mg kg <sup>-1</sup> )	(g kg <sup>-1</sup> )			
Catuana (0-20 cm)	4.5	9.0	50	1	6	10.9	6.3	0.7	9
Catuana (0-40 cm)	5.6	9,9	57	1	6	9.8	5.7	0.6	9
Minguauá (0-20 cm)	5.5	8.1	67	20	9	10.8	6.3	0.7	9
Minguauá (0-40 cm)	6.4	8.2	78	21	7	5.9	3.4	04	10

CE<sub>es</sub>: condutividade elétrica do extrato de saturação; S: soma de bases trocáveis; T: capacidade de troca de cátions; V: saturação de bases; PST: percentagem de sódio trocável; MOS: matéria orgânica do solo.

Dados mensais de precipitação (Figura 1a) e mudanças na umidade do solo também foram avaliados por dois anos (2016 e 2017) em ambas as áreas. As amostras de solo foram coletadas em abril (estação chuvosa) e outubro (estação seca), na profundidade de 0-20 cm e a cerca de 50 cm do caule das plantas de *C. prunifera* e de *C. madagascariensis* (15 plantas de cada espécie em cada evento de amostragem), e a umidade do solo foi obtida pelo método termogravimétrico (EMBRAPA, 2017). Os valores de umidade do solo foram altos em Minguauá, área inundada durante a estação chuvosa, apresentando umidade do solo relativamente alta mesmo durante a estação seca (Figura 1b). Em termos relativos, a umidade do solo na estação seca foi 73,3% e 35,9% menor que na estação chuvosa, nas áreas de Catuana e Minguauá, respectivamente.



**Figura 1.** Precipitação mensal (a) e umidade do solo (b) em duas áreas experimentais, durante as estações chuvosa e seca de 2016 e 2017. As setas indicam o período de amostragem para solo e material vegetal.

#### *Definição dos tratamentos e infestação relativa*

Foram definidos cinco níveis de infestação de *C. madagascariensis* sobre *C. prunifera*, considerando o crescimento da espécie invasora sobre toda a planta nativa: 1. *C. prunifera* sem infestação; 2. Planta de *C. madagascariensis* iniciando o crescimento no caule da carnaúba; 3. Planta de *C. madagascariensis* estendendo-se por todo o caule da carnaúba, mas sem cobrir as folhas; 4. Planta de *C. madagascariensis* cobrindo parte

das folhas de carnaúba; e 5. Planta de *C. madagascariensis* cobrindo totalmente a copa da carnaúba (Figura 2).



**Figura 2.** Níveis de infestação de *C. madagascariensis* sobre *C. prunifera*. 1 – *C. prunifera* sem infestação; 2 - *C. madagascariensis* iniciando o crescimento no caule da carnaúba; 3 - *C. madagascariensis* atingindo todo o caule da carnaúba, mas sem cobrir as folhas; 4 - *C. madagascariensis* cobrindo parte das folhas de carnaúba; e 5 - *C. madagascariensis* cobrindo totalmente a copa da carnaúba.

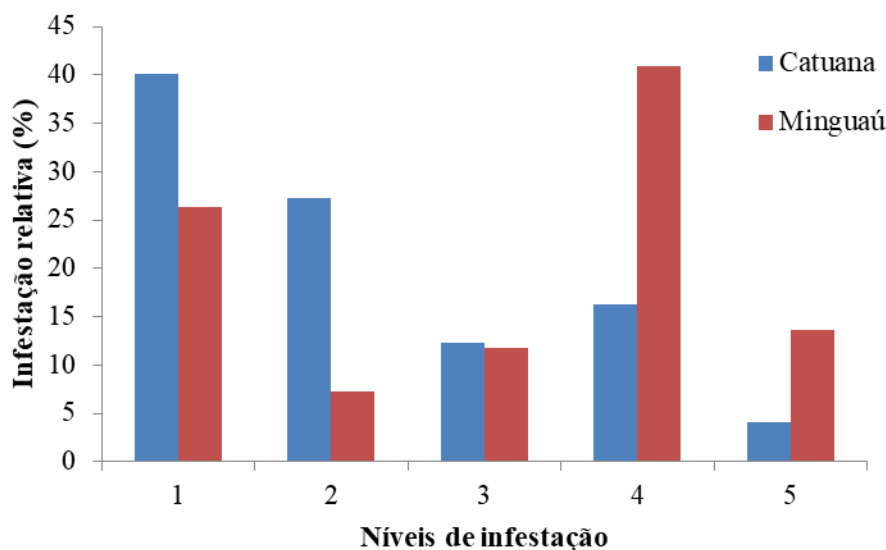
A infestação relativa (IR) foi estimada em uma área de 1,0 hectare tanto para a área de Catuana quanto para Minguau. Os valores de IR foram obtidos relacionando o número de plantas adultas de *C. prunifera* em cada nível de infestação de *C. madagascariensis* (1-5) com o número total de plantas adultas de *C. prunifera* em uma área de 1,0 hectare. A média ponderada da infestação relativa para cada área foi calculada de acordo com a equação descrita a seguir:

$$RI = \sum_{Li=1}^5 (np \times Li) / NT$$

Onde, RI = infestação relativa; np = número de plantas de *C. prunifera* por hectare para cada nível de infestação; Li = nível de infestação (0 a 5); NT = número total de plantas de *C. prunifera* por hectare

A porcentagem de plantas de *C. prunifera* infestadas por plantas de *C. madagascariensis* variou entre as áreas e com o nível de infestação pré-estabelecido

(Figura 3). Em Catuana, aproximadamente 67% das plantas não tiveram infestação ou a infestação estava na fase inicial, enquanto em Minguauá aproximadamente 55% das palmeiras carnaúba estavam quase ou totalmente cobertas. A infestação relativa média foi de 29,3% em Catuana e 52,1% em Minguauá.



**Figura 3.** Porcentagem de plantas de *C. prunifera* infestadas pela espécie invasora para cada nível de infestação previamente definido, nas duas áreas experimentais.

Em ambos os locais (Catuana e Minguauá), cinco plantas maduras de *C. prunifera* foram selecionadas em cada nível de infestação, e foram avaliadas em abril (estação chuvosa) e outubro (estação seca) ao longo de dois anos (2016 e 2017). A altura média e o diâmetro do caule das plantas selecionadas foram:  $9,1 \pm 0,4$  m,  $23,0 \pm 0,6$  cm (Catuana) e  $8,9 \pm 0,6$  m,  $21,5 \pm 1,5$  cm (Minguauá), respectivamente. Um delineamento de medidas repetidas foi implementado no arranjo de parcelas subdivididas, com duas áreas (Catuana e Minguauá), cinco níveis de infestação (1 a 5) e duas épocas de amostragem (chuvosa e seca).

#### *Análise das plantas*

Todas as análises fisiológicas, bioquímicas e nutricionais foram realizadas em folhas de plantas maduras de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*. Os métodos de amostragem e análises são descritos a seguir.

### *Trocas gasosas foliares*

As avaliações das trocas gasosas nas folhas foram realizadas em cinco plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, em folhas maduras totalmente expandidas (uma folha por planta), utilizando um analisador de gases infravermelho portátil (LI-6400XT, Li-Cor, EUA). Para a *C. prunifera*, as folhas foram cortadas e as medições foram feitas imediatamente. Para *C. madagascariensis*, as medições foram realizadas com as folhas ainda conectadas as plantas, tanto na estação chuvosa quanto na seca (folhas remanescentes). Todas as medidas foram realizadas no período da manhã, entre 8:00 e 11:00 h, utilizando uma fonte de radiação artificial com intensidade de  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e em condições ambientais de temperatura, umidade relativa do ar e concentração de  $\text{CO}_2$  (cerca de  $390 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ).

### *Solutos orgânicos*

Após as leituras das trocas gasosas, foi coletado o terço médio das folhas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*. As folhas foram retiradas, envoltas em papel alumínio e imediatamente colocadas em nitrogênio líquido. As amostras foram armazenadas em freezer ( $-20 \text{ }^\circ\text{C}$ ) e posteriormente submetidas ao processo de liofilização. O material liofilizado da *C. prunifera* foi triturado em moinho do tipo Wiley (modelo MA 340, Marconi, Brasil) e o de *C. madagascariensis* foi macerado com nitrogênio líquido. Os extratos para determinação dos solutos orgânicos foram obtidos segundo Cataldo et al. (1975). Os carboidratos solúveis foram determinados de acordo com Dubois et al. (1956), os níveis de aminoácidos solúveis foram determinados pelo método de Yemm e Cocking (1955), e as concentrações de prolina foram determinadas de acordo com Bates et al. (1973). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro (modelo UV-1650PC, Shimadzu, Japão).

### *Estado nutricional das plantas*

O estado nutricional das plantas foi avaliado com o mesmo material vegetal liofilizado e triturado utilizado para determinar os solutos orgânicos. Para determinar as concentrações foliares de cálcio, magnésio, ferro, zinco, cobre e manganês, o material vegetal foi submetido à digestão úmida com ácido nítrico e perclórico ( $\text{HNO}_3 + \text{HClO}_4$ ) na proporção de 3:1 (EMBRAPA, 2017). As análises foram realizadas por

espectrofotometria de absorção atômica. As concentrações de nitrogênio foram obtidas por extração com digestão sulfúrica e determinação pelo método de Kjeldahl, adaptado de Bremner e Mulvaney (1982) e Tedesco (1995). Os extratos utilizados para a determinação de fósforo, cloreto, sódio e potássio foram obtidos de acordo com a metodologia proposta por Cataldo et al. (1975). O fósforo foi determinado de acordo com a metodologia proposta pela Embrapa (2017). A concentração de cloreto nas folhas foi obtida de acordo com Gaines et al. (1984). As leituras de fósforo e cloreto foram realizadas em espectrofotômetro (modelo UV-1650PC, Shimadzu, Japão). As concentrações de sódio e potássio foram determinadas por fotometria de chama.

#### *Análise estatística*

A ANOVA foi realizada com o auxílio do programa estatístico SISVAR<sup>®</sup> v.5.5 (FERREIRA, 2010). Os dados foram submetidos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk como pré-requisito para a análise de variância pelo teste F e, quando denotados significativos, foi realizado o teste t (5% de probabilidade). Os dados foram submetidos à análise de variância multivariada (MANOVA) e integrados por meio da análise de matriz de correlação de Pearson, análise de componentes principais (ACP) e agrupamento hierárquico, com o auxílio do programa estatístico SPSS<sup>®</sup> v.16. Os testes de esfericidade de Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) e Bartlett foram utilizados para avaliar a adequação da amostra. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando a média dos dois anos de avaliação (2016 e 2017) para cada estação (seca e chuvosa), com três repetições.



## RESULTADOS

### *Correlação de Pearson, ACP e análise de Cluster*

A análise de variância (material suplementar S2) mostrou efeitos significativos para a interação de três fatores (níveis de infestação x área x estação do ano) para quase todas as variáveis analisadas em *C. prunifera* e *C. madagascariensis*. Em seguida, avaliamos essa alta complexidade usando a matriz de correlação de Pearson e análises multivariadas.

Os coeficientes de correlação de Pearson para *C. prunifera* (material suplementar S3a) mostram que a umidade do solo, a condutividade elétrica (CE) e a porcentagem de sódio trocável (PST) estão positivamente correlacionados entre si. Esses parâmetros do solo apresentam correlação negativa com a concentração foliar de K e forte correlação positiva com Na, Cl, Mg, relação Na/K, Fe, concentração interna de CO<sub>2</sub>, teores de prolina e carboidratos. Os teores de sódio mostram uma forte correlação positiva com o conteúdo de prolina e carboidratos e uma correlação negativa com o teor de K. A taxa de fotossíntese e a condutância estomática mostram uma correlação positiva com os teores foliares de N e P. Fortes correlações positivas também foram observadas entre condutância estomática (*gs*), taxa fotossintética (*A*) e transpiração (*E*).

Os coeficientes de correlação de Pearson para *C. madagascariensis* (material suplementar S3b) indicam que as variáveis do solo têm uma forte correlação positiva com N, P, Na, Cl e Na/K da folha e correlação negativa com os teores foliares de cálcio e carboidratos. As trocas gasosas apresentaram correlação positiva com as concentrações foliares de N, P e K e correlação negativa com a prolina, Ca e Mg.

**Material suplementar S2.** Análise de variância (valores de F) de três fatores: níveis de infestação (NI), áreas (A) e estação (E) nas trocas gasosas foliares, teores de solutos orgânicos e nutrição mineral de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*.

	Valores de F																		
	A	gs	Ci	E	Pro	Carb	N-amino	N	P	K	Ca	Mg	Na	Na/K	Cl	Fe	Cu	Zn	Mn
<i>Copernicia prunifera</i>																			
NI	144.0**	83.5**	7.3**	76.8**	2.7 <sup>ns</sup>	8.4**	267.4**	232.8**	7.8**	28.1**	39.7**	3.7 <sup>ns</sup>	15.2**	82.4**	6.3*	32.3**	1.9 <sup>ns</sup>	74.6**	22.3**
A	8.3*	8.6*	114.4**	27.0**	36.5**	147.3**	43.8**	1.11 <sup>ns</sup>	4.7 <sup>ns</sup>	224.1**	0.43 <sup>ns</sup>	23.8**	1213**	1738**	524.0**	396.2**	1.0 <sup>ns</sup>	8.5*	10.1**
E	497.3**	200.8**	4.1 <sup>ns</sup>	137.0**	12.0**	85.3**	61.4**	0.0 <sup>ns</sup>	0.1 <sup>ns</sup>	33.8**	38.5**	4.8*	583.7**	353.0**	146.8**	593.6**	4.9*	1.9 <sup>ns</sup>	43.4**
NI x A	16.1**	2.4 <sup>ns</sup>	4.0*	0.1 <sup>ns</sup>	3.6*	9.1**	5.3*	5.7*	18.1**	10.2**	1.0 <sup>ns</sup>	1.6 <sup>ns</sup>	8.8**	31.5**	6.5**	6.5**	6.5**	62.3**	5.9*
NI x E	3.6*	9.5**	4.4**	14.7**	6.8**	3.0*	7.7**	3.7*	1.0 <sup>ns</sup>	13.2**	12.3**	0.9 <sup>ns</sup>	19.4**	14.7**	18.4**	4.9**	3.5*	17.4**	13.5**
A x E	100.5**	105.4**	17.0**	98.0**	51.0**	52.8**	29.1**	9.5**	36.7**	117.4**	0.9 <sup>ns</sup>	4.6*	586.6**	396.1**	70.7**	362.3**	0.0 <sup>ns</sup>	21.7**	115.3**
NI x A x E	10.6**	2.1 <sup>ns</sup>	1.9 <sup>ns</sup>	0.9*	3.3**	3.23*	4.7**	4.7**	4.5**	6.0**	31.4**	4.4*	26.5**	18.3**	4.2*	31.7**	3.7*	8.7**	41.4**
<i>Cryptostegia. madagascariensis</i>																			
NI	19.8**	4.7*	0.3 <sup>ns</sup>	6.2**	22.5**	16.8**	1.4 <sup>ns</sup>	13.4**	3.1 <sup>ns</sup>	20.2**	25.4**	3.7 <sup>ns</sup>	23.8**	33.1**	31.9**	20.5**	2.5 <sup>ns</sup>	22.3**	1.1 <sup>ns</sup>
A	789.5**	2.8 <sup>ns</sup>	1.9 <sup>ns</sup>	30.9**	9.1*	113.1**	0.1 <sup>ns</sup>	246.3**	141.1**	1.6 <sup>ns</sup>	48.3**	4.2 <sup>ns</sup>	3439**	1716**	49.1**	0.0 <sup>ns</sup>	4.9 <sup>ns</sup>	11.0**	7.1*
E	1462**	848.3**	16.8**	852.5**	13.9**	0.1 <sup>ns</sup>	9.1**	44.0**	83.2**	1129**	125.3**	43.5**	513.4**	1692**	129.2**	3.3 <sup>ns</sup>	42.7**	0.7 <sup>ns</sup>	16.1**
NI x A	15.6**	3.2 <sup>ns</sup>	0.0 <sup>ns</sup>	2.7 <sup>ns</sup>	12.5**	6.4**	6.3**	4.0*	8.6**	9.1**	4.0*	0.7 <sup>ns</sup>	52.0**	55.3**	2.9 <sup>ns</sup>	0.5 <sup>ns</sup>	8.9**	1.8 <sup>ns</sup>	1.6 <sup>ns</sup>
NI x E	5.0**	2.6 <sup>ns</sup>	0.29 <sup>ns</sup>	2.4 <sup>ns</sup>	1.6 <sup>ns</sup>	7.0**	0.6 <sup>ns</sup>	1.0 <sup>ns</sup>	2.1 <sup>ns</sup>	17.9**	15.3**	3.1*	2.5 <sup>ns</sup>	20.6**	3.4*	9.0**	6.6**	6.1**	2.7 <sup>ns</sup>
A x S	887.2**	366.2**	10.3**	497.1**	55.7**	11.4**	0.8 <sup>ns</sup>	116.4**	80.1**	10.4**	75.8**	55.1**	74.3**	261.8**	87.9**	16.3**	15.8**	4.5*	13.7**
NI x A x E	9.1**	4.5**	1.5 <sup>ns</sup>	3.0*	4.8**	2.0 <sup>ns</sup>	0.6 <sup>ns</sup>	6.3**	5.1**	14.5**	9.2**	8.7**	3.6*	45.7**	13.3**	7.6**	5.6**	1.7 <sup>ns</sup>	6.3**

ns = não significativo; \*P ≤ 0.05; \*\*P ≤ 0.01 = nível de significância; Pro = prolina; Carb = carboidratos solúveis; N-amino = N-aminossolúveis.

**Material suplementar S3a.** Matriz de correlação de Pearson para análises de solo e planta (*C. prunifera*), nas áreas de Catuana e Minguaú.

	US	CE <sub>es</sub>	PST	A	G <sub>s</sub>	Ci	E	Prolina	Carb	N-amino	N	P	K	Mg	Na	Cl	Na/K	Fe
US	1																	
CE <sub>es</sub>	0.76**	1																
PST	0.73**	0.99**	1															
A	0.09	-0.10	-0.09	1														
g <sub>s</sub>	0.28	0.07	0.08	0.92**	1													
Ci	0.58**	0.56**	0.58**	0.09	0.41	1												
E	0.33	0.16	0.17	0.88**	0.97**	0.46*	1											
Prolina	0.50*	0.73**	0.74**	0.16	0.29	0.60**	0.34	1										
Carb	0.11	0.60**	0.63**	-0.30	-0.20	0.24	-0.19	0.59**	1									
N-amino	0.15	0.21	0.21	-0.72**	-0.49*	0.40	-0.47*	0.04	0.40	1								
N	-0.11	-0.02	-0.01	0.76**	0.55*	-0.18	0.57**	0.25	-0.12	-0.86**	1							
P	0.04	0.19	0.21	0.57**	0.61**	0.29	0.60**	0.36	0.14	-0.41	0.53*	1						
K	-0.47*	-0.69**	-0.70**	0.25	0.01	-0.61**	-0.01	-0.34	-0.48*	-0.39	0.26	-0.06	1					
Mg	0.58**	0.53*	0.54*	0.18	0.34	0.37	0.39	0.33	0.17	-0.15	0.03	0.18	-0.55**	1				
Na	0.37	0.77**	0.79**	-0.29	-0.07	0.58**	0.04	0.73**	0.73**	0.39	-0.15	0.20	-0.67**	0.40	1			
Cl	0.49*	0.88**	0.89**	-0.27	-0.12	0.47*	-0.06	0.69**	0.78**	0.33	-0.12	0.23	-0.63**	0.37	0.79**	1		
Na/K	0.32	0.73**	0.75**	-0.30	-0.06	0.58**	0.05	0.62**	0.65**	0.37	-0.20	0.19	-0.71**	0.46*	0.97**	0.76**	1	
Fe	0.18	0.68**	0.71**	-0.44	-0.25	0.44	-0.18	0.60**	0.83**	0.46*	-0.27	0.08	-0.68**	0.35	0.91**	0.81**	0.91**	1

US= umidade do solo; CE<sub>es</sub>= condutividade elétrica do extrato de saturação; PST= percentagem de sódio trocável; Carb= carboidratos solúveis; N-amino= N-aminossolúveis.

**Material suplementar S3b.** Matriz de correlação de Pearson para análises de solo e planta (*C. madagascariensis*), nas áreas de Catuana e Minguaú.

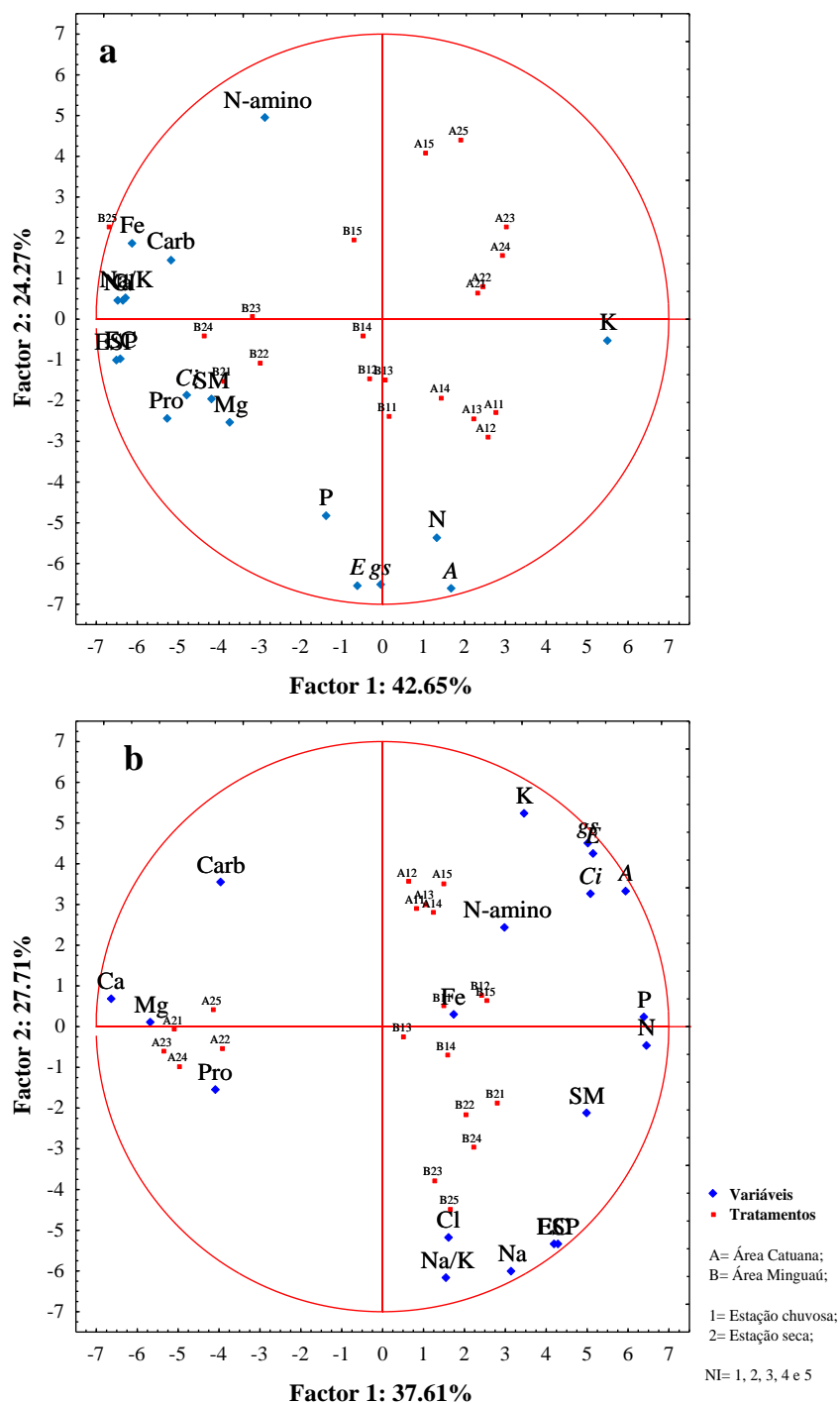
	US	CE <sub>es</sub>	PST	A	gs	Ci	E	Prolina	Carb	N-amino	N	P	K	Ca	Mg	Na	Na/K	Cl	Fe
US	1																		
CE <sub>es</sub>	0.76**	1																	
PST	0.73**	0.99**	1																
A	0.41	0.13	0.15	1															
gs	0.26	-0.09	-0.07	0.96**	1														
Ci	0.34	0.07	0.09	0.84**	0.87**	1													
E	0.26	-0.06	-0.04	0.95**	0.98**	0.86**	1												
Prolina	-0.17	-0.23	-0.26	-0.63**	-0.55**	-0.52*	-0.55**	1											
Carb	-0.62**	-0.72**	-0.72**	-0.24	-0.12	-0.17	-0.12	0.03	1										
N-amino	0.26	-0.02	-0.02	0.44	0.40	0.33	0.46*	-0.04	-0.08	1									
N	0.59**	0.56**	0.58**	0.77**	0.61**	0.59**	0.63**	-0.51*	-0.41	0.42	1								
P	0.67**	0.54**	0.56**	0.78**	0.63**	0.63**	0.66**	-0.57**	-0.44	0.55**	0.85**	1							
K	0.25	-0.26	-0.27	0.73**	0.79**	0.61**	0.76**	-0.32	0.00	0.60**	0.39	0.43	1						
Ca	-0.70**	-0.64**	-0.65**	-0.75**	-0.61**	-0.62**	-0.63**	0.50*	0.60**	-0.32	-0.87**	-0.81**	-0.41	1					
Mg	-0.44	-0.43	-0.46*	-0.69**	-0.57**	-0.55**	-0.56**	0.59**	0.37	-0.18	-0.82**	-0.69**	-0.32	0.83**	1				
Na	0.54*	0.92**	0.92**	-0.02	-0.23	-0.05	-0.17	-0.06	-0.65**	-0.07	0.48*	0.34	-0.41	-0.53*	-0.36	1			
Na/K	0.29	0.74**	0.76**	-0.20	-0.36	-0.12	-0.29	0.06	-0.47*	-0.26	0.30	0.14	-0.65**	-0.28	-0.23	0.89**	1		
Cl	0.18	0.59**	0.61**	-0.11	-0.25	-0.24	-0.21	0.05	-0.47*	-0.08	0.35	0.19	-0.41	-0.23	-0.23	0.73**	0.77**	1	
Fe	0.30	0.15	0.14	0.13	0.14	0.20	0.18	0.24	-0.25	0.40	0.14	0.17	0.41	-0.28	0.07	0.12	-0.03	0.02	1

US= umidade do solo; CE<sub>es</sub>= condutividade elétrica do extrato de saturação; PST= percentagem de sódio trocável; Carb= carboidratos solúveis; N-amino= N-aminossolúveis.

A análise de componentes principais (Figura 4) ilustra as relações entre as características do solo e as respostas fisiológicas, bioquímicas e nutricionais avaliadas em *C. prunifera* (Figura 4a) e *C. madagascariensis* (Figura 4b), em relação aos níveis de infestação, áreas experimentais de amostragem e estação do ano (chuvosa ou seca). A ACP possibilitou a obtenção de dois componentes principais com autovalor maior que 1 para *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, que explicam 67% e 65% dos dados avaliados, respectivamente (Figura 4).

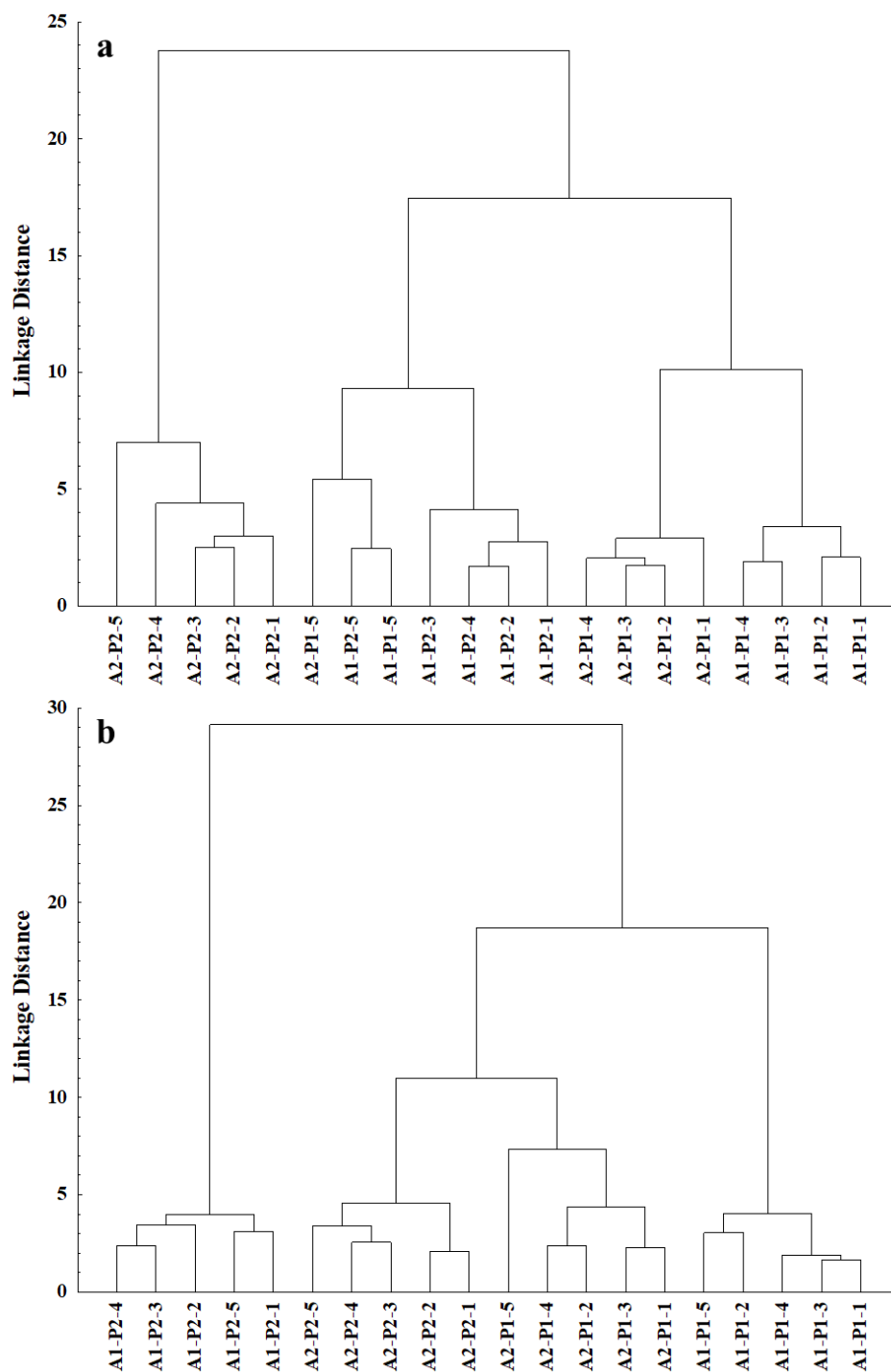
Para *C. prunifera* (Figura 4a), o primeiro componente (com autovalor de 7,7) tem uma forte associação entre CE (-0,91), PST (-0,92), prolina (-0,66), carboidratos (-0,71), K (0,75), Na (-0,92), Cl (-0,90), razão Na/K (-0,89) e Fe (-0,87). As taxas fotossintéticas (-0,89), a condutância estomática (-0,91), a transpiração (-0,92), o nitrogênio (-0,70) e os N-aminossolúveis (0,64) estão relacionados ao segundo componente (autovalor de 4,4).

Para *C. madagascariensis* (Figura 4b), o primeiro componente (autovalor de 7,1) mostrou uma forte associação entre umidade do solo (0,71), taxa fotossintética (0,84), condutância estomática (0,71), concentração interna de CO<sub>2</sub> (0,55), transpiração (0,73), N (0,88) e P (0,86). O segundo componente (autovalor de 5,3) apresentou forte associação entre CE (-0,76), PST (-0,76) e K (0,72).



**Figura 4.** Análise de Componentes Principais (ACP) para características de solo e planta em *C. prunifera* (a) e *C. madagascariensis* (b) em função dos níveis de infestação (NI), áreas experimentais (Catuana e Minguau) e períodos de amostragem (seco e chuvoso). Teste KMO: 0,698 e 0,701; Teste de Bartlett: 153 e 171 ( $p < 0,05$ ) respectivamente para *C. prunifera* e *C. madagascariensis*.

O agrupamento hierárquico permitiu a identificação de seis grupos para *C. prunifera* (Figura 5a) e quatro grupos para *C. madagascariensis* (Figura 5b).



**Figura 5.** Dendrograma resultante da análise de agrupamentos com dados obtidos nas áreas experimentais, períodos de amostragem e níveis de infestação (1-5) para *C.*

*prunifera* (a) e *C. madagascariensis* (b). A1 = área Catuana; A2 = área Minguauí; P1 = estação chuvosa; P2 = estação seca.

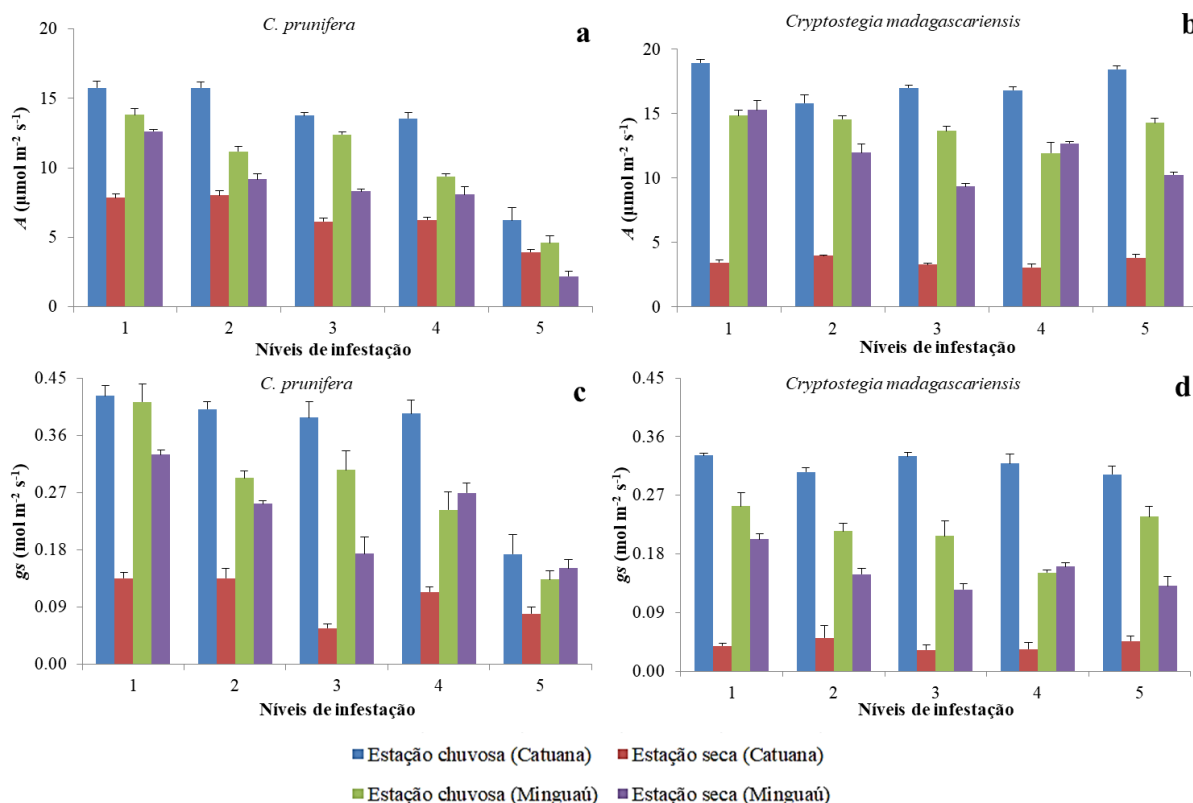
Para *C. madagascariensis*, os quatro grupos distinguem claramente os locais de amostragem e a estação do ano. A área de Catuana, que apresenta as maiores diferenças de umidade do solo entre as estações seca e chuvosa, forma os grupos 1 e 4, que apresentam grandes diferenças principalmente nas trocas gasosas foliares. A área de Minguauí, que difere, sobretudo, pela salinidade do solo e apresenta pequena variação na umidade do solo entre as estações do ano, forma os grupos 2 e 3, com diferenças significativas nas respostas bioquímicas e nutricionais nas diferentes estações. Para *C. prunifera*, os quatro grupos também distinguem as duas áreas e as duas estações do ano (chuvosa e seca). Ao contrário da espécie invasora, não há maiores dissimilaridades entre os grupos de uma mesma área, com os grupos 2 e 5 representando Minguauí e os grupos 4 e 6 representando Catuana. No entanto, houve dois grupos adicionais para *C. prunifera*, relacionados aos tratamentos com maior nível de infestação (grupos 1 e 3, Figura 5a), que não foram verificados para a espécie invasora.

#### *Trocas gasosas foliares e teores de nitrogênio*

As trocas gasosas foliares e os teores de nitrogênio foram influenciados pela interação entre áreas, estação do ano e nível de infestação ( $p < 0,01$ ). As duas espécies apresentaram tendência semelhante (Figura 6), com os maiores valores de *A* e *gs* em Catuana, durante a estação chuvosa. Na estação seca, este local apresentou as maiores reduções, com queda acentuada nos valores de *A* e *gs*, principalmente em *C. madagascariensis* (redução de aproximadamente 80% na taxa fotossintética). Em Minguauí, essas reduções foram menores ou inexistentes.

Observou-se inibição das trocas gasosas foliares em *C. prunifera*, principalmente no maior nível de infestação, com redução de 60,5% e 49,8% nas taxas fotossintéticas em Catuana, nos períodos chuvoso e seco, respectivamente, e redução de 66,71% e 82,44% em Minguauí, quando comparado ao tratamento controle (sem infestação) (Figuras 6a, c).

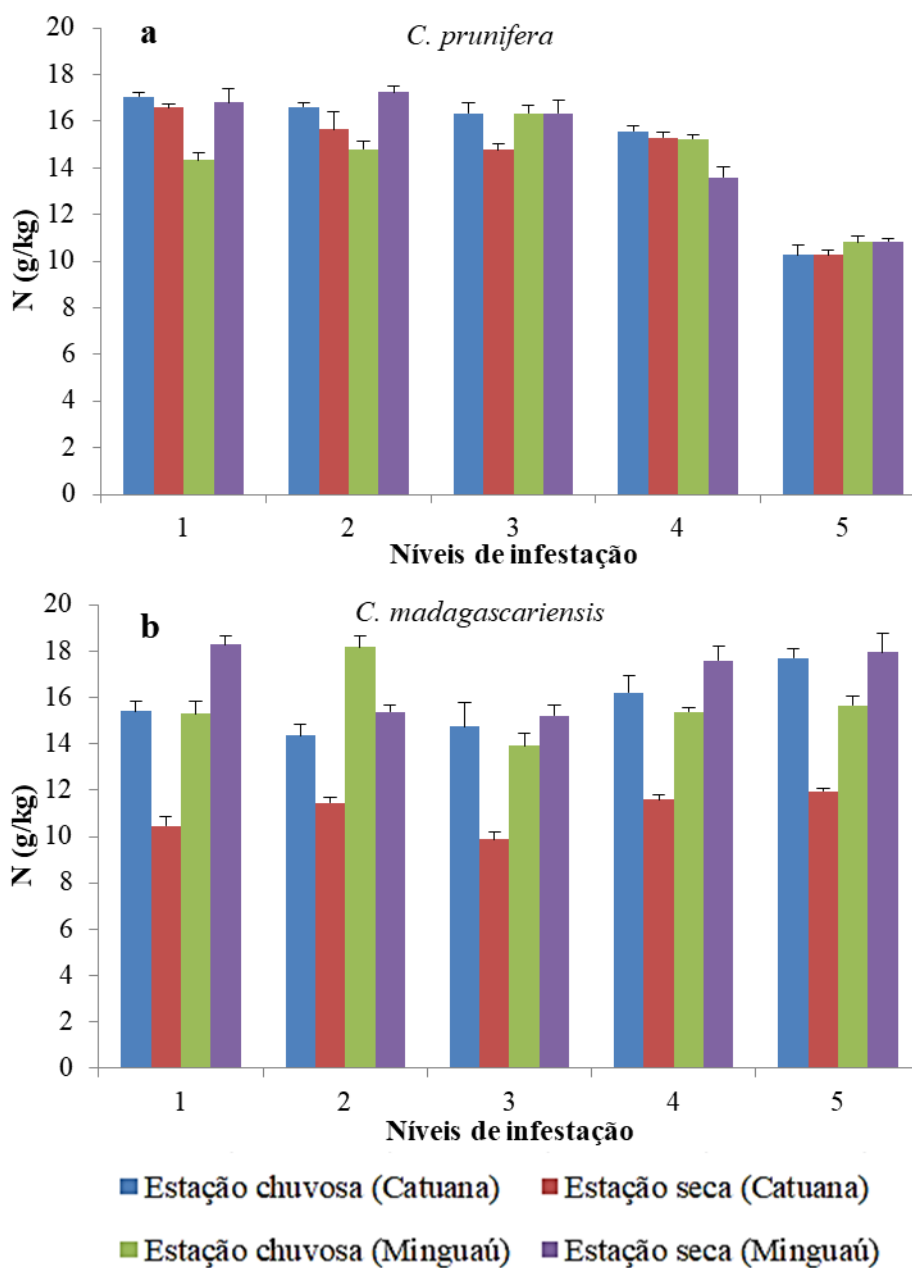




**Figura 6.** Fotossíntese – A (a, b) e condutância estomática –  $g_s$  (c, d) em folhas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos níveis de infestação, áreas experimentais (Catuana e Mingauá) e períodos de amostragem (seco e chuvoso). As barras de erro representam o erro padrão da média ( $n = 3$ ). DMS (teste t): a (1,16); b (1,57); c (0,05) e d (0,04).

No entanto, nos níveis baixo e intermediário de infestação, houve reduções significativas nas trocas gasosas foliares em Catuana (nível de infestação 3) e Mingauá (níveis de infestação 2 e 3). Para o nível de infestação 3 a taxa fotossintética (A) reduziu durante a estação chuvosa (12,7% em Catuana e 10,1% em Mingauá) e principalmente na estação seca (os valores de A reduziram 21,5% em Catuana e 34,1% em Mingauá). A interação com *C. prunifera* não mostrou efeitos significativos nas trocas gasosas foliares de *C. madagascariensis*, exceto em Mingauá durante a estação seca (Figuras 6b, d).

Os teores de nitrogênio nas folhas mostram diferenças marcantes entre a espécie nativa e a invasora (Figura 7).



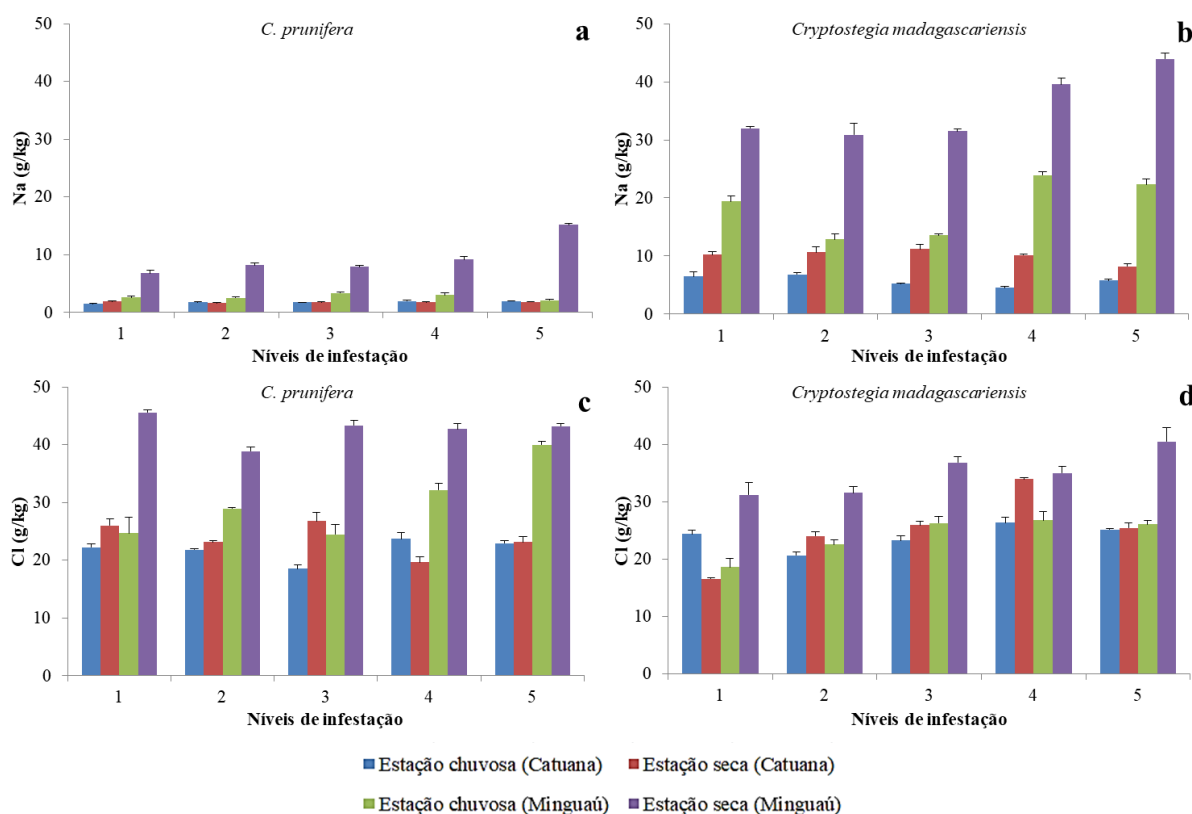
**Figura 7.** Teores de nitrogênio em folhas de *C. prunifera* (a) e *C. madagascariensis* (b) em função dos níveis de infestação, áreas experimentais (Catuana e Mingauá) e período de amostragem (seco e chuvoso). As barras de erro representam o erro padrão da média (n = 3). DMS (teste t): a (1,35); b (1,89).

Para a espécie nativa, a concentração de nitrogênio foliar reduz apenas no nível mais alto de infestação, independentemente da área e época de amostragem (Figura 7a). A espécie invasora apresenta menor concentração de N na estação seca em Catuana,

independente do nível de infestação (Figura 7b), o que é indicativo do processo de senescência, ocorrendo nas folhas que permanecem após a redução da umidade do solo (Figura 1). A concentração de N em *C. madagascariensis* não é impactada pelo nível de infestação e nem pela época de amostragem na localidade Minguaú, que possui alto teor de umidade do solo, mesmo na época de seca.

### Teores de sódio e cloreto

Os teores foliares de sódio e cloreto foram afetados pela interação entre áreas, estação do ano e níveis de infestação ( $p < 0,01$ ). Em geral, as concentrações de sódio foram muito maiores em *C. madagascariensis* do que em *C. prunifera* (Figura 8), indicando que as duas espécies têm mecanismos diferentes para lidar com a salinidade e a sodicidade.



**Figura 8.** Teores de sódio e cloreto nas folhas de *C. prunifera* (a, c) e *C. madagascariensis* (b, d) em função dos níveis de infestação, área experimental (Catuana

e Minguauí) e período de amostragem (seco e chuvoso). As barras de erro representam o erro padrão da média ( $n = 3$ ). DMS (teste t): a (0,83); b (3,19); c (3,51) e d (3,62).

Independentemente da espécie, maiores teores de sódio e cloreto foram encontrados nas plantas que crescem em Minguauí, principalmente no período seco, o que é explicado pela alta CE e PST do solo (Tabela 1), em comparação com Catuana. Ao comparar os níveis de infestação, foi observado um aumento de 86% nos teores de sódio em *C. prunifera*, no nível de infestação mais alto, durante a estação seca (Figura 8a), valor muito superior ao observado para *C. madagascariensis*, que atingiu apenas 49% (Figura 8b).

## DISCUSSÃO

Milhares de palmeiras carnaúba crescem em extensas áreas de PLANOSSOLOS e solos aluviais no Nordeste do Brasil (ARRUDA; CALBO, 2004; ANDRADE, 2013), e essas populações de carnaúba têm sido exploradas para extração para a obtenção de vários produtos, especialmente a cera que cobre suas folhas (PEREIRA et al., 2014; MORO et al., 2015). O estabelecimento da *C. prunifera* nesses solos indica que ela possui mecanismos para se adaptar ao excesso ou à escassez de água. Porém, nossos resultados demonstram que a espécie invasora *C. madagascariensis*, possui alta plasticidade fenotípica e diferentes mecanismos de adaptação, o que permite competir com a *C. prunifera* sob diferentes restrições abióticas do solo. A *C. madagascariensis* apresenta maior vantagem competitiva em áreas alagadas, evidenciada pelo maior índice de infestação relativa (52%). Em áreas não inundadas, a espécie invasora perde suas folhas durante a estação seca (material suplementar S4), confirmando também sua capacidade de sobreviver em clima tropical semiárido. A perda de folhas na espécie invasora retarda o crescimento e reduz a infestação relativa em áreas não alagadas, conforme observado no presente estudo.

Nossos resultados mostram que as dinâmicas de facilitação e competição estão presentes na interação entre *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, com nítido predomínio de mecanismos de competição. Não houve evidência de facilitação em termos de sombreamento no estágio inicial ou modificações no solo promovidas por *C. prunifera* que pudessem beneficiar a planta invasora. No entanto, o caule ereto da palmeira facilita e aumenta o crescimento de *C. madagascariensis* devido à sua natureza trepadeira (GIANOLI, 2015; SOUSA et al., 2016). Em condições de excesso de água e alagamento, como as observadas em Minguauá, a *C. madagascariensis* mantém altas taxas fotossintéticas, o que favorece o rápido crescimento, tornando-se uma forte competidora, conforme demonstrado pela formação de densa vegetação nos PLANOSSOLOS inundáveis da Caatinga, tanto na presença quanto na ausência de *C. prunifera*.



**Material suplementar S4.** Plantas de *C. madagascariensis* infestando árvores de *C. prunifera* nas estações chuvosa (a) e seca (b), na área de Catuana.

Os maiores valores de umidade do solo estão associados à maior salinidade e sodicidade do solo, que por sua vez resultam em um maior acúmulo de Na, Cl, prolina, carboidratos e ferro, e uma redução nas concentrações de potássio nas folhas de *C. prunifera*, de acordo com ACP. Embora o acúmulo de ferro nas folhas das plantas seja uma resposta típica às condições de inundação (SCHMIDT et al., 2013; KROHLING et al., 2016), o acúmulo de íons potencialmente tóxicos (Na e Cl), solutos orgânicos e uma redução na concentração de potássio são respostas claras ao estresse salino (MUNNS; TESTER, 2008; WANG et al., 2015; MARINONI et al., 2020). Também existe uma forte associação entre a taxa de fotossíntese e o teor foliar de N em *C. prunifera*,

indicando que a diminuição na taxa fotossintética se deve, pelo menos em parte, à redução na concentração de N, o que resulta em uma menor concentração de clorofila na folha.

Os agrupamentos hierárquicos permitiram uma clara distinção das respostas ecofisiológicas entre a espécie invasora e a palmeira nativa. A *C. prunifera* apresenta o maior equilíbrio nas respostas foliares quando submetidas às mudanças na umidade do solo ao longo do ano, principalmente em Catuana, conforme evidenciado pelas menores dissimilaridades entre os grupos. No entanto, a *C. prunifera* formou outros dois grupos que incluem os maiores níveis de infestação, indicando que este tratamento resulta em altos danos e letalidade para as carnaúbas. O grupo 3 separa o maior nível de infestação em Catuana (estações seca e chuvosa) e Minguau (estação chuvosa) e difere principalmente devido às baixas taxas fotossintéticas e aos menores teores de nitrogênio. Já o grupo 1 foi formado pelo tratamento de maior infestação (nível 5) na região de Minguau, durante a estação seca, e seus diferenciais foram as baixas concentrações de N, menores taxas de fotossíntese, maiores valores de  $C_i$  e maior acúmulo de sódio, prolina e carboidratos, respostas comumente observadas em condições de estresse salino (SANTOS et al., 2020). Por outro lado, as espécies invasoras não formam grupos relacionados aos níveis de infestação, indicando que os impactos da interação nas respostas ecofisiológicas foram muito menores quando comparados aos efeitos nas espécies nativas.

As taxas de fotossíntese na *C. prunifera* sob sombreamento permanente, na estação chuvosa, foram menores no ambiente de alta salinidade (Minguau), ou seja, no ambiente mais estressante. Por outro lado, baixos valores de  $A$  e altos valores de  $C_i$  observados durante a estação seca, na mesma área, sugerem a ocorrência de um efeito não estomático no processo fotossintético (REN et al., 2016; LACERDA et al., 2020), indicando que o sombreamento permanente causado pelas espécies invasoras impacta o aparato fotoquímico e bioquímico, e esses efeitos são intensificados pelas restrições abióticas do solo. É provável que a capacidade competitiva de *C. prunifera* diminua à medida que o estresse salino se intensifica, uma vez que o aumento do investimento em energia necessário para tolerar o excesso de sais leva a um menor investimento em capacidade competitiva, conhecido como trade-off tolerância-competição (SCHOOLMASTER; STAGG, 2018).

A análise de agrupamentos não identifica um efeito das espécies invasoras na concentração de nutrientes (exceto para N) que afeta o crescimento e desenvolvimento da *C. prunifera*. No entanto, a redução nos teores de N pode ser consequência da senescência foliar induzida pelo sombreamento, que resulta na translocação de compostos de nitrogênio, ao invés de redução na absorção de nitrogênio do solo. Isso sugere que a interação entre *C. prunifera* e *C. madagascariensis* é definida pelo nível de restrições abióticas do solo (salinidade, sodicidade, déficit e excesso hídrico) e não pela competição por recursos minerais essenciais presentes no solo. No entanto, a redução na condutância estomática e na taxa fotossintética observada nas folhas de *C. prunifera* em um nível intermediário de infestação pode indicar competição com *C. madagascariensis* pela água do solo, o que também pode reduzir a quantidade de nutrientes absorvidos pelo fluxo de massa.

A interação com *C. prunifera* causou reduções nas trocas gasosas foliares em *C. madagascariensis* em Minguauá durante a estação seca, quando foi observado um aumento na salinidade do solo. Porém, a *C. madagascariensis* apresentou altas taxas fotossintéticas mesmo em folhas com alta concentração de sódio, evidência de que esta espécie invasora é tolerante aos efeitos diretos e indiretos dos sais, conforme definido por Rengasamy (2016). Esse resultado também demonstra a alta competitividade dessa espécie em solos sódicos, comuns no semiárido brasileiro (ALBUQUERQUE et al., 2018), com baixa permeabilidade, alagados ou encharcados ao longo do ano. Segundo Richardson e Pyšek (2006), uma ampla gama de ambientes é invadida por espécies exóticas, pois a maioria delas apresenta alta plasticidade fenotípica. A capacidade de modificar as características morfológicas, fisiológicas, anatômicas e de crescimento para resistir às mudanças ambientais (MINER et al., 2005), explica a ocorrência de *C. madagascariensis* em solos úmidos ou secos e com diferentes níveis de salinidade e sodicidade (BRITO et al., 2015).

As respostas fotossintéticas das duas espécies também mostram aspectos interessantes em termos de tolerância às restrições do solo, especialmente umidade e salinidade. As árvores de carnaúba apresentam maiores taxas fotossintéticas do que a espécie invasora, na estação seca em Catuana, quando há forte redução da umidade do solo. As palmeiras mantêm as folhas intactas, acumulam cera na superfície das folhas e controlam a abertura estomática, reduzindo as taxas de transpiração e assimilação



líquida de CO<sub>2</sub>. Em contraste, a *C. madagascariensis* perde suas folhas, e a taxa de fotossíntese diminui em cerca de 80% nas folhas restantes, indicando que apresenta maior sensibilidade ao déficit hídrico severo.

Fatores de estresse associados à baixa umidade e salinidade do solo aumentam os custos metabólicos de manutenção e reduzem as trocas gasosas das folhas em espécies perenes (MUNNS; TESTER, 2008; MEDRI et al., 2012; MEDEIROS et al., 2018; SANTOS et al., 2020). No período chuvoso, as taxas de fotossíntese são, em geral, maiores nas duas espécies na área de Catuana, o que pode ser explicado pela ausência de fatores estressantes. Em ambas as espécies, a redução na taxa de fotossíntese na estação seca é muito menor em condições de alta umidade do solo (Minguaú), do que em condições de déficit hídrico prolongado (Catuana), indicando que ambas as espécies podem tolerar diferentes restrições de solo (BRITO et al., 2015; SINGH, 2015). Arruda e Calbo (2004) constataram que o alagamento do solo teve pouco impacto na fotossíntese e condutância estomática e não afetou o crescimento dos ramos ou induziu o aparecimento de sintomas visuais em *C. prunifera*, indicando que a espécie é tolerante ao alagamento, possivelmente devido à alta porosidade de suas raízes.

Nossos resultados mostram que a interação competitiva entre *C. prunifera* e *C. madagascariensis* é definida principalmente por sua adaptabilidade às restrições abióticas do solo. A espécie nativa *C. prunifera* está mais bem adaptada às condições de déficit hídrico severo, mas seu desempenho ecofisiológico não é suficiente para manter as populações de carnaúba no ecossistema da Caatinga desde a introdução de *C. madagascariensis*. Esta espécie invasora perde suas folhas durante a estação seca, principalmente em áreas não alagadas, apresentando alta capacidade de sobrevivência em ambientes semiáridos quentes. Porém, em condições de alagamento, em solos afetados por sais, a *C. madagascariensis* torna-se mais competitiva e suas respostas ecofisiológicas não são severamente afetadas, mesmo com um alto acúmulo de sódio em suas folhas, mostrando que o aumento do estresse salino não impede o seu potencial invasor. Nossos resultados também mostram que os impactos negativos sobre *C. prunifera* ocorrem especificamente na fase final da infestação, quando o sombreamento causado pela invasora restringe o acesso à radiação solar e acelera a senescência foliar, confirmada pela redução dos teores de nitrogênio e das taxas fotossintéticas. No entanto,

os impactos sobre as espécies nativas precedem o sombreamento permanente, conforme evidenciado pela inibição da abertura estomática e assimilação líquida de CO<sub>2</sub> sob um nível intermediário de infestação, associada à competição pela água do solo. Juntos, esses resultados demonstram que o aumento dos recursos hídricos beneficia a invasão e reforça a vulnerabilidade das populações de carnaúba do ecossistema Caatinga, que podem ser severamente impactadas sem o desenvolvimento de tecnologias para controlar as espécies invasoras e mitigar os impactos no ecossistema invadido. Novos estudos sobre o desenvolvimento do sistema radicular em áreas alagadas e não alagadas também são necessários para um melhor entendimento da interação competitiva entre essas duas espécies.

## REFERÊNCIAS

AGRAWAL AA, KOTANEN PM, MITCHELL CE, POWER AG, GODSOE W, KLIRONOMOS JN (2005). Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above- and belowground enemies. *Ecology* 86: 2979–2989. <https://doi.org/10.1890/05-0219>

ALBUQUERQUE JA, COSTA RNT, RIBEIRO RSF, GHEYI HR (2018) Responsabilidade objetiva na geração de passivo ambiental pela irrigação. *Irriga* 23: 402–412. <http://dx.doi.org/10.15809/irriga.2018v23n2p402-412>

ALPERT P, BONE E, HOLZAPFEL C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect. Plant. Ecol. Evol. Syst.* 3: 52-66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>

ANDRADE LA (2013) Plantas Invasoras: espécies vegetais exóticas invasoras da Caatinga e ecossistemas associados. Epgraf, Campina Grande.

ARRUDA GMT, CALBO MER (2004) Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). *Acta Bot. Bras.* 18: 219-224. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000200002>

BARBOSA EM, BONILLA OH, LUCENA EMP, ANDRADE LM (2019) Estrutura de um Fragmento de Caatinga Infestado por *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. *Rev. Bras. de Geogr. Física* 12:1952-1966.

BATES LS, WALDREN RP, TEARE ID (1973) Rapid determination of free proline for water- stress studies. *Plant Soil* 39: 205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>

BREMNER JM, MULVANEY CS (1982) Total nitrogen. In: *Methods of soil analysis*. Madison: American Society of Agronomy, 2<sup>a</sup> ed., Wisconsin, pp 595-624.

BRITO SF, PINHEIRO CL, NOGUEIRA FCB, FILHO SM, MATOS DMS (2015) Influence of light on the initial growth of invasive *Cryptostegia madagascariensis* Bojer in the Brazilian semiarid region. Acta Sci. Biol. Sci. 37: 385-392. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v37i3.28179>

CAMPOS DA, ANDRADE EM, CASTANHO ADA, FEITOSA RC, PALÁCIO HQA (2020). Biomass dynamics in a fragment of Brazilian tropical forest (Caatinga) over consecutive dry years. Appl. Sci. 10, 7813. <https://doi.org/10.3390/app10217813>

CATALDO DA, MAROON M, SCHRADER LE, YOUNGS VL (1975) Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 6: 71-80. <https://doi.org/10.1080/00103627509366547>

CRUZ FRS, ANDRADE LA, ALVES EU (2016) Estresse salino na qualidade fisiológica de sementes de *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. Ciênc. Florest. 26: 1189-1199. <https://doi.org/10.5902/1980509825110>

DAVIS MA, GRIME JP, THOMPSON K (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J. Ecol. 88: 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>

DILLENBURG LR, TERAMURA AH, FORSETH IN, WHIGHAM DF (1995) Photosynthetic and Biomass Allocation Responses of *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) to Vine Competition. Am. J. Bot. 82: 454 – 461. <https://doi.org/10.2307/2445691>

DUBOIS M, GILLES KA, HAMILTON JK, REBERS PA, SMITH F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem. 28: 350-356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>

EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (2018) Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. EMBRAPA, Brasília.

EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (2017) Manual de métodos de análise de solo. EMBRAPA, Rio de Janeiro.

ENDRESS ME, BRUYNS PV (2000) A revised classification of the Apocynaceae s.l. Bot. Rev. 66: 1-56. <https://doi.org/10.1007/bf02857781>

FERREIRA DF (2010) SISVAR<sup>®</sup>: Sistema de análise de variância para dados balanceados, versão 5.5 (Software estatístico). DEX/UFLA, Lavras.

FLORA DO BRASIL 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 18 de julho de 2020.

GAINES TP, PARKER MB, GASCHO GJ (1984) Automated determination of chlorides in soil and plant tissue by sodium nitrate. Agron. J. 76: 371-374. <https://doi.org/10.2134/agronj1984.00021962007600030005x>

GARCEZ BS, ALVES AA, OLIVEIRA ME, MOREIRA FILHO MA, AZEVÊDO DMMR, LACERDA MSB (2020). Nutrient metabolism and ingestive behavior of goats fed diets containing palm tree fruit. Rev. Ciênc. Agron. 51: n. 2, e20196608. <https://doi.org/10.5935/1806-6690.20200034>

GIANOLI E (2015) The behavioural ecology of climbing plants. AoB PLANTS 7: plv013. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv013>

GRICE A (2008) The impacts of invasive plant species on the biodiversity of Australian rangelands. Rangel. J. 28: 27-35. <https://doi.org/10.1071/RJ06014>

INVASIVE SPECIES SPECIALIST GROUP (2010) Global invasive species database. Publishing: <http://www.issg.org/database/species/distribution.asp?si=1628&fr=1&sts=ss&lang=EN>. Acesso em: 26 de janeiro de 2021.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE (2020) Produção da extração vegetal e da silvicultura. Publishing: <https://sidra.ibge.gov.br/tabela/289>. Acesso em: 12 de abril de 2020.

JACOMINE PKT, ALMEIDA JC, MEDEIROS LAR (1973) Levantamento exploratório-reconhecimento de solos do Estado do Ceará. Boletim técnico 28/Série Pedologia 16, Recife.

JUDD WS, CAMPBELL CS, KELLOGG EA, STEVENS PF, DONOGHUE MJ (2009) "Sistemática vegetal: um enfoque filogenético". Artmed, Porto Alegre.

KLACKENBERG J (2001) Revision of the genus *Cryptostegia* R. Br. (Apocynaceae, Periplocoideae). *Adansonia*. 23: 205-218.

KROHLING CA, EUTRÓPIO FJ, BERTOLAZI AA, DOBBSS LB, CAMPOSTRINI E, DIAS T, RAMOS AC (2016) Ecophysiology of iron homeostasis in plants. *Soil Sci. Plant Nutr.* 62: 39–47. <https://doi.org/10.1080/00380768.2015.1123116>

LACERDA CF, OLIVEIRA EV, NEVES ALR, GHEYI HR, BEZERRA MA, COSTA CAG (2020) Morphophysiological responses and mechanisms of salt tolerance in four ornamental perennial species under tropical climate. *Rev. Bras. Eng. Agric. Ambient.* 24: 656-663. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v24n10p656-663>

LINDERS TEW, SCHAFFNER U, ESCHEN R, ABEBE A, CHOGE SK, NIGATU L, MBAABU PR, SHIFERAW H, ALLAN E (2019) Direct and indirect effects of invasive species: Biodiversity loss is a major mechanism by which an invasive tree affects ecosystem functioning. *J. Ecol.* 107: 2660–2672. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13268>

LIU Y, ZHANG X, VAN KLEUNEN M (2018). Increases and fluctuations in nutrient availability do not promote dominance of alien plants in synthetic communities of

common natives. *Funct. Ecol.* 32: 2594–2604. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13199>

LONSDALE, WM (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2)

LOWE RG, WALKER P (1977) Classification of canopy, stem, crown status and climber infestation in natural tropical forest in Nigeria. *J. Appl. Ecol.* 14: 897-903. <https://doi.org/10.2307/2402820>

MANEA A, SLOANE DR, LEISHMAN MR (2016) Reductions in native grass biomass associated with drought facilitates the invasion of an exotic grass into a model grassland system. *Oecologia* 181: 175-183. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3553-1>

MARINONI LR, RICHARD GA, BUSTOS D, TALEISNIK EL, PENSIERO JF, ZABALA, JM (2020) Differential response of *Trichloris* ecotypes from different habitats to drought and salt stress. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 32, 213–229. <https://doi.org/10.1007/s40626-020-00182-x>

MARTÍNEZ-IZQUIERDO L, GARCÍA MM, POWERS JS, SCHNITZER SA (2016) Lianas suppress seedling growth and survival of 14 tree species in a Panamanian tropical forest. *Ecology.* 97: 215–224. <https://doi.org/10.1890/14-2261.1>

MEDEIROS WJF, OLIVEIRA FIF, LACERDA CF, SOUSA CHC, CAVALCANTE LF, SILVA ARA, FERREIRA JFS (2018) Isolated and combined effects of soil salinity and waterlogging in seedlings of ‘Green Dwarf’ coconut. *Semin.-Cienc. Agrar.* 39: 1459–1468. <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0359.2018v39n4p1459>

MEDRI C, PIMENTA JA, RUAS EA, SOUZA LA, MEDRI PS, SAYHUN S, BIANCHINI E, MEDRI ME (2012) O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o

crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae)?. Semina. 33: 123-134. <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0367.2012v33n1p123>

MILES L, NEWTON AC, DEFRIES RS, RAVILIOUS C, MAY I, BLYTH S, KAPOV, GORDON, JE (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. J. Biogeogr. 33: 491-505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>

MINER BG, SULTAN SE, MORGAN SG, PADILA DK, RELYEA RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. Trends Ecol. Evol. 20: 685-692. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.002>

MOJZES A, ÓNODI G, LHOTSKY B, KALAIPOS T, KRÖEL-DULAY G (2020) Experimental drought indirectly enhances the individual performance and the abundance of an invasive annual weed. Oecologia 193: 571-581. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04711-y>

MORO MF, MACEDO MB, MOURA-FÉ MM, CASTRO ASF, COSTA RC (2015) Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. Rodriguesia. 66: 717-743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>

MUNNS R, TESTER M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. Annu. Rev. Plant Biol. 59: 651-681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>

PEREIRA DS, SOUSA JES, PEREIRA MS, GONÇALVES NRG, BEZERRA AME (2014) Emergence and initial growth of *Copernicia prunifera* (Arecaceae) as a function of fruit maturation. J. Seed Sci. 36: 9-14. <https://doi.org/10.1590/S2317-15372014000100001>

REIMÁNEK M, RICHARDSON DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? Ecology. 77: 1655–1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>



REN B, ZHANG J, DONG S, LIU P, ZHAO B (2016) Effects of Waterlogging on Leaf Mesophyll Cell Ultrastructure and Photosynthetic Characteristics of Summer Maize. PLoS One. 11: 1-22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161424>

RENGASAMY P. Soil chemistry factors confounding crop salinity tolerance – A review. Agronomy. 6: 1-11. <https://doi.org/10.3390/agronomy6040053>

RICHARDON DM, PYŠEK P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and Community invasibility. Prog. Phys. Geogr. 30: 409-431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>

RICHARDS LA (1954) Diagnosis and improvement of saline and alcali soils. USDA Agriculture Handbook 60, Washington.

SANTOS MG, OLIVEIRA MT, FIGUEIREDO KV, FALCÃO HM, ARRUDA ECP, CORTEZ JÁ, SAMPAIO EVSB, OMETTO, JPHB, MENEZES, RSC, OLIVEIRA, AFM, POMPELLI MF, ANTONINO, ACD (2014). Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? Theor. Exp. Plant Physiol 26:83–99. <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0008-0>

SANTOS MMS, LACERDA CF, NEVES ALR, SOUSA CHC, RIBEIRO AA, BEZERRA MA, ARAÚJO ICS, GHEYI HR (2020) Ecophysiology of the tall coconut growing under different coastal areas of northeastern Brazil. Agric. Water Manage. 232: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106047>

SCHMIDT F, FORTES MÁ, WESZ J, BUSS GL, SOUSA RO (2013) Impacto do manejo da água na toxidez por ferro no arroz irrigado por alagamento. Rev. Bras. Cienc. Solo. 37: 1226-1235. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832013000500012>

SCHNITZER SA, CARSON WP (2010) Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. Ecol. Lett. 13:849–857. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01480.x>

SCHOOLMASTER DR, STAGG CL (2018) Resource competition model predicts zonation and increasing nutrient use efficiency along a wetland salinity gradient. *Ecology*. 99: 670–680. <https://doi.org/10.1002/ecy.2131>

SILVA MLM, ANDRADE LA, SOUZA EM, SILVA PCC (2017) Reproductive aspects and potential of seedling emergency of *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. *Cienc. Florest.* 27: 1297-1309. <https://doi.org/10.5902/1980509829892>

SINGH A (2015) Soil salinization and waterlogging: a threat to environment and agricultural sustainability. *Ecol. Indic.* 57: 128-130. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.04.027>

SOUSA FQ, ANDRADE LA, XAVIER KRF (2016) *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne.: impactos sobre a regeneração natural em fragmentos de caatinga. *Agrária – Rev. Bras. Cienc. Agrar.* 11: 39-45. <https://doi.org/10.5039/agraria.v11i1a5357>

SOUSA RF, SILVA RAR, ROCHA TGF, SANTANA JAS, VIEIRA FA (2015) Etnoecologia e etnobotânica da palmeira carnaúba no semiárido brasileiro. *Cerne*. 21: 587-594. <https://doi.org/10.1590/01047760201521041764>

SUAZO AA, SPENCER JE, ENGEL EC, ABELLA SR (2012) Responses of native and non-native Mojave Desert winter annuals to soil disturbance and water additions. *Biol. Invasions* 14: 215–227. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9998-6>

TEDESCO MJ (1995) Análise de solo, plantas e outros materiais. UFRGS, Porto Alegre.

TOLEDO-ACEVES T, SWAINE MD (2008) Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecol.* 196: 233–244. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9347-0>

WANG R, KANG Y, WAN S (2015) Effects of different drip irrigation regimes on saline-sodic soil nutrients and cotton yield in an arid region of Northwest China. *Agric. Water Manage.* 153: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.01.025>

WHIGHAM DF (1984) The influence of vines on the growth of *Liquidambar styraciflua* (sweetgum). *Can. J. For. Res.* 14: 37–39. <https://doi.org/10.1139/x84-008>

YEMM EW, COCKING EC (1955) The determination of amino acids with ninhydrin. *Analyst.* 80: 209-214. <https://doi.org/10.1039/AN9558000209>

#### 4. ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS DE *Copernicia prunifera* E *Cryptostegia madagascariensis* SOB EXCESSO HÍDRICO

**RESUMO:** Nas últimas décadas, os carnaubais da região Nordeste vêm sendo seriamente ameaçados pelos fatores bióticos e abióticos. Nesse estudo, realizado em casa de vegetação, buscou-se avaliar o estabelecimento de plantas jovens de *Copernicia prunifera* e *Cryptostegia madagascariensis*, expostas a períodos de excesso hídrico no solo. O experimento foi conduzido sob delineamento estatístico de blocos casualizados, no arranjo de parcelas subdivididas com cinco repetições. Os tratamentos nas parcelas foram formados por cinco períodos de estresse por alagamento (0; 8; 12; 16 e 20 dias) e as subparcelas pelas duas espécies. Para variáveis avaliadas em diferentes épocas considerou o tempo como subsubparcela. As avaliações não destrutivas (trocas gasosas foliares, fluorescência e teor relativo de clorofila) foram realizadas aos 8, 12, 16 e 20 dias de alagamento, bem como aos 32 e 40 dias. As taxas de crescimento em altura e diâmetro foram estimadas para o período de 0 a 20 e de 20 a 40 dias. As plantas foram colhidas aos 40 dias, e amostras foliares foram utilizadas para as análises bioquímicas e nutricionais. Plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* apresentaram tolerância ao alagamento, sobrevivendo a períodos de até 20 dias de estresse e com boa capacidade de recuperação após a drenagem do excesso hídrico. O estresse por alagamento promoveu redução nos teores de N, P e K e aumento nos teores de prolina e N-aminosolúveis, tanto na espécie nativa como na invasora. Em resposta ao alagamento, a espécie invasora reduziu a relação raiz/parte aérea, promoveu a formação de raízes adventícias e concentrou suas raízes na camada superficial do solo (0 a 8 cm). De forma contrária, a espécie nativa teve maior relação raiz/parte aérea, a qual foi ligeiramente aumentada sob estresse por alagamento, e teve melhor distribuição das raízes no solo. A taxa de fotossíntese líquida em folhas maduras foi maior e menos impactada pelo alagamento na espécie invasora, apesar do maior acúmulo de sódio nas folhas. Entretanto, a acumulação de biomassa foi menos impactada na espécie nativa, indicando que características foliares, especialmente a baixa área foliar específica, e adaptações morfológicas e anatômicas do sistema radicular podem assegurar maior capacidade de assimilação líquida de carbono na planta inteira, em ambientes com alagamento temporário, em relação à *C. madagascariensis*.

**Palavras-Chave:** caatinga; plantações de carnaúba; invasão biológica; fotossíntese; alagamento; sistema radicular.

**Ecophysiology of young plants of *Copernicia prunifera* and *Cryptostegia madagascariensis* under excess water**

**ABSTRACT:** In recent decades, carnauba stands in the Northeast region have been seriously threatened by biotic and abiotic factors. In this study, carried out in a greenhouse, we sought to evaluate the establishment of young plants of *Copernicia prunifera* and *Cryptostegia madagascariensis*, exposed to periods of excess water in the soil. The experiment was carried out under a randomized block statistical design, in a split-plot arrangement with five replications. The treatments in the plots were formed by five periods of stress by flooding (0, 8, 12, 16 and 20 days) and the subplots by the two species. For some variables the time was considered as a sub-subplot. Non-destructive evaluations (leaf gas exchange, fluorescence and relative chlorophyll content) were carried out at 8, 12, 16 and 20 days of flooding, as well as at 32 and 40 days. The growth rates in height and diameter were estimated for the period from 0 to 20 and from 20 to 40 days. Plants were harvested at 40 days, and leaf samples were used for biochemical and nutritional analyses. Young plants of *C. prunifera* and *C. madagascariensis* showed tolerance to flooding, surviving periods up to 20 days of stress and with good recovery capacity after draining excess water. The flooding stress promotes a reduction in the contents of N, P and K and an increase in the contents of proline and amino-soluble N, both in native and invasive species. In response to flooding, the invasive species reduced the root/shoot ratio, promoted the formation of adventitious roots and concentrated its roots in the topsoil (0 to 8 cm). Conversely, the native species had a higher root/shoot ratio, which is slightly increased under flood stress, and has better root distribution in the soil. The net photosynthesis rate in mature leaves was higher and less impacted by flooding in the invasive species, despite the greater accumulation of sodium in the leaves. However, biomass accumulation was less impacted on native species, indicating that leaf characteristics, especially low specific leaf area, and morphological and anatomical adaptations of the root system can ensure

greater capacity for net carbon assimilation in the whole plant, in flooded environments temporary, in relation to *C. madagascariensis*.

**Key Words:** caatinga; carnauba forest; biological invasion; photosynthesis; waterlogging; root system.

## INTRODUÇÃO

As espécies nativas podem desempenhar papel fundamental para o enfrentamento das consequências decorrentes das mudanças climáticas. Por serem produto de um longo processo de seleção natural, essas espécies podem apresentar genes de resistência às alterações climáticas, como elevações de temperatura, secas e inundações (ESSL et al., 2020). Grande parte das espécies nativas do Brasil apresentam diferentes estratégias adaptativas, que potencializam sua utilização nos diversos setores produtivos, bem como na recuperação de áreas degradadas (MEDEIROS et al., 2018).

Dentre os recursos florestais da região Nordeste, a carnaubeira possui grande representatividade, gerando complemento na renda de inúmeros trabalhadores rurais no período de estiagem. Além disso, possui importante papel no equilíbrio ecológico do habitat a que pertencem, podendo ser indicada a fazer parte de programas de recuperação de áreas degradadas ou sujeitas à degradação (COSTA et al., 2015). A *C. prunifera* constitui uma fonte de renda para a região e precisa ser adequadamente preservada, estudada e utilizada. Com isso, há necessidade de conhecimento sobre os requerimentos quanto ao manejo e a adaptabilidade dessa espécie nativa a ambientes distintos, sobretudo, às características edafoclimáticas, estresses bióticos e abióticos, que ainda são escassas.

Nas últimas décadas, os carnaubais da região Nordeste vêm sendo seriamente ameaçados pelos fatores bióticos e abióticos, dentre eles destacam-se: as plantas invasoras e o excesso de água no solo, com alagamento permanente. A maioria dos carnaubais está localizado nos vales dos rios, que muitas vezes formam extensas áreas inundadas, sobretudo, no período chuvoso, podendo permanecer nessas condições por alguns meses do ano (MORO et al., 2015). A ocorrência periódica da inundação nos carnaubais dos vales dos rios indica que, essa espécie pode apresentar adaptações para suportar a diminuição do oxigênio no solo (ARRUDA; CALBO, 2004).

A deficiência de oxigênio e o baixo potencial redox do solo, induzidos pelo alagamento e encharcamento, afetam desfavoravelmente vários aspectos da fisiologia vegetal, como mudanças na assimilação de carbono, absorção de macronutrientes e supressão do metabolismo respiratório das raízes (KREUZWIESER et al., 2004; LIU; JIANG, 2015). O conhecimento sobre o desempenho das espécies vegetais, sob o

excesso de água, é essencial para a definição das estratégias de tolerância ao encharcamento apresentadas por elas (SINGH, 2015). O acúmulo de reservas nas raízes é uma das estratégias que as plantas, sob esse tipo de estresse, podem apresentar como forma de tolerar essa condição. Essas reservas podem ser utilizadas para desenvolver raízes adventícias que possuem aerênquima (FERREIRA et al., 2009).

Apenas determinadas espécies predominam em solos que são encharcados ou alagados com frequência e, para muitos vegetais, a inundação é tida como uma condição adversa, que pode conduzir à morte dentro de poucos dias de exposição. A maioria das plantas cultivadas de interesse econômico perece mais rapidamente, em uma situação de inundação, do que de deficiência hídrica no solo (LARCHER, 2006). Entretanto, mesmo quando cultivadas em solo alagados, algumas espécies arbóreas perenes são fotossinteticamente ativas e podem continuar crescendo e produzindo folhas, flores e frutos durante a incidência do alagamento (SCHONGART et al., 2002; GARCÍA; MENDOZA, 2014), a exemplo da *C. prunifera*.

No capítulo 1 foi demonstrado que o excesso de água favorece a infestação de *C. madagascariensis* sobre populações de palmeiras adultas de *C. prunifera*, a despeito dessa última ser também tolerante às condições de anoxia ou hipoxia. Essa vantagem adaptativa da invasora, associada ao seu rápido crescimento, pode limitar a renovação de carnaubais, considerando-se que os impactos podem ser ainda mais evidentes no processo de estabelecimento das plantas. Porém, pouco se sabe sobre as respostas biométricas, fisiológicas, bioquímicas e nutricionais da *C. prunifera* e sua invasora *C. madagascariensis* expostas ao excesso de água no solo em sua fase inicial. As condições de estresse prolongado por excesso hídrico podem dificultar a aquisição de recursos do solo e interferir no desenvolvimento inicial das espécies. Diante desse contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar variáveis biométricas, fisiológicas, bioquímicas e nutricionais em plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, expostas a períodos de excesso hídrico no solo.



## MATERIAL E MÉTODOS

### *Localização e caracterização da área*

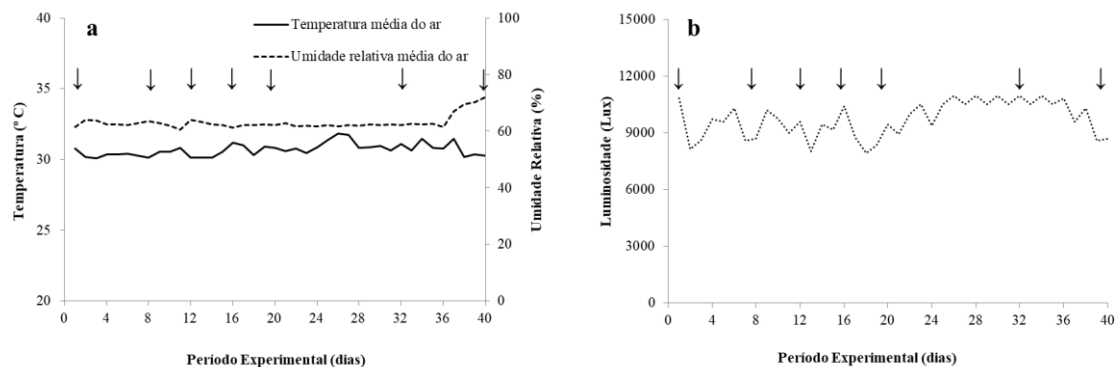
O estudo foi conduzido na área experimental da Estação Agrometeorológica, pertencente ao Departamento de Engenharia Agrícola, no Campus Universitário do Pici, da Universidade Federal do Ceará, no município de Fortaleza - Ceará, nas coordenadas geográficas: 03°45' de latitude Sul; 38°33' de longitude oeste e aproximadamente 19 m de altitude.

O município de Fortaleza possui clima do tipo Aw' no sistema Köppen, denominado tropical chuvoso, caracterizado por apresentar duas estações bem definidas, sendo a época mais seca de ocorrência no inverno e o máximo de ocorrência de chuvas no outono (AGUIAR et al., 2002). A precipitação média anual no município de Fortaleza-CE é de 1.508 mm ano<sup>-1</sup>, umidade relativa média anual de 77%, com média de temperatura máxima anual de 31°C e temperatura mínima de 24°C, conforme dados climáticos coletados no período compreendido entre janeiro de 2000 e janeiro de 2020 (INMET, 2020).

### *Estrutura física do experimento*

O experimento foi conduzido em ambiente protegido, do tipo casa de vegetação, com estrutura metálica galvanizada do tipo arco treliçado, medindo aproximadamente 3,5 m de altura na parte central e 2,5 m de pé direito, 6,4 m de largura, 12,5 m de comprimento. A cobertura consiste de filme de polietileno de baixa densidade, com aditivo contra radiação ultravioleta, e espessura de 0,15 mm, transparência à radiação solar de 80%, apresentando tela anti-afídios nas laterais e nos fundos.

Para fins de caracterização e monitoramento das condições meteorológicas, foi instalado no interior do ambiente protegido, um *data-logger* da marca Onset, modelo Hobo<sup>®</sup> para o monitoramento da temperatura, umidade relativa do ar e luminosidade, cujos dados médios diários estão apresentados na figura 1.



**Figura 1.** Dados médios de temperatura, umidade relativa do ar (a) e luminosidade (b) durante o período experimental. Setas indicam início e final de cada período de alagamento (32 e 40 dias – períodos de recuperação).

### Produção das mudas

As mudas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* foram produzidas a partir de sementes coletadas em populações das referidas espécies, na Fazenda Raposa (3°50'44,62"S; 38°38'18,31"W) pertencente à UFC, localizada no município de Maracanaú, Ceará, Brasil. As mudas foram produzidas em sacos de polietileno, com dimensões de 14 x 28 cm. O substrato utilizado foi composto por arisco + húmus de minhoca, na proporção 3:1 (Tabela 1).

**Tabela 1.** Caracterização física e química do substrato (arisco + húmus 3:1) utilizado na produção de mudas.

Granulometria				Classe Textural	Densidade		
Areia	Silte	Argila	GF		Solo	Partículas	
(g kg <sup>-1</sup> )			(g/100g)	(g cm <sup>-3</sup> )			
862	73	65	41	Areia franca	1,45	2,68	
Complexo sortivo							
pH (Água)	CE (dS m <sup>-1</sup> )	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	H <sup>+</sup> + Al <sup>3+</sup>	Al <sup>3+</sup>
6,8	1,02	5,30	1,30	0,31	0,49	0,83	0,00
S (cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup> )		T	V	PST (%)	M.O. (g kg <sup>-1</sup> )	P <sub>Assimilável</sub> (mg kg <sup>-1</sup> )	
7,40		8,2	90	6	14,20	359	

GF – grau de flocculação, pH – potencial hidrogênioônico, CE – condutividade elétrica do extrato de saturação do solo; S – soma de bases; T – capacidade de troca de cátions; V – saturação por

bases; PST – percentagem de sódio trocável; M.O. – matéria orgânica;  $P_{\text{Assimilável}}$  – Fósforo assimilável.

### *Definição dos tratamentos*

O experimento foi conduzido sob delineamento estatístico de blocos casualizados, no arranjo de parcelas subdivididas com cinco repetições, sendo cinco tratamentos nas parcelas e dois tratamentos nas subparcelas, totalizando 50 unidades experimentais. Cada unidade experimental foi composta por dois vasos, com uma planta por vaso (Figura 2). Para as variáveis em que os dados foram coletados ao longo do tempo, o delineamento estatístico foi arranjado em parcelas subsubdivididas, acrescentando-se a época de avaliação como uma fonte de variação.



**Figura 2.** Visão abrangente das parcelas experimentais compostas por plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

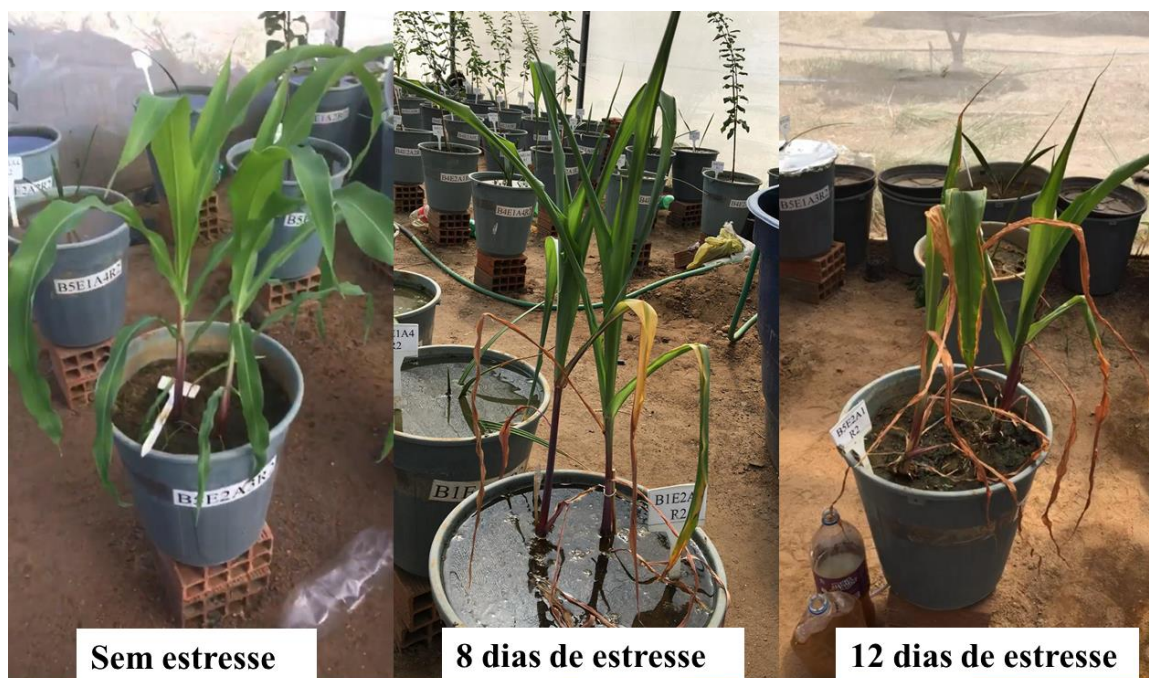
Os tratamentos nas parcelas foram formados por cinco períodos de estresse por alagamento (0; 8; 12; 16 e 20 dias). Os tratamentos nas subparcelas foram constituídos por duas espécies (*C. prunifera* e *C. madagascariensis*) simulando a ocorrência delas

em campo. Após cada período de alagamento, foi realizada a drenagem do excesso de água dos vasos, (mantendo o solo na capacidade de campo), conforme descrito na tabela 2.

**Tabela 2.** Identificação e descrição dos tratamentos alocados nas parcelas do experimento.

<b>Identificação</b>	<b>Descrição dos tratamentos alocados nas parcelas</b>
<b>A0</b>	Sem alagamento durante o período de duração do experimento – 40 dias (solo mantido na capacidade de campo).
<b>A1</b>	Ciclo de alagamento com duração de 8 dias, com drenagem do excesso de água e retomada da irrigação normal durante o restante do período experimental.
<b>A2</b>	Ciclo de alagamento com duração de 12 dias, com drenagem do excesso de água e retomada da irrigação durante o restante do período experimental.
<b>A3</b>	Ciclo de alagamento com duração de 16 dias, com drenagem do excesso de água e retomada da irrigação durante o restante do período experimental.
<b>A4</b>	Ciclo de alagamento com duração de 20 dias, com drenagem do excesso de água ao final do experimento.

Para demonstrar claramente os impactos da metodologia do excesso hídrico, foram colocadas plantas de milho controle e sob as mesmas condições de alagamento do solo que a *C. prunifera* e a *C. madagascariensis* foram submetidas. Com apenas 8 dias de estresse por alagamento, foi constatado o estresse severo nas plantas de milho. (Figura 3).



**Figura 3.** Plantas de milho controle e expostas ao alagamento do solo.

#### *Instalação do experimento*

O solo utilizado como substrato para o cultivo das plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* foi proveniente da área experimental localizada no município de Caucaia, Ceará, Brasil: distrito de Catuana, Fazenda Várzea dos buracos (03°41.625'S; 38°53.028W). Essa área apresenta populações de carnaúbas adultas infestadas pela *C. madagascariensis*, conforme descrição no capítulo 1. Para tanto, foram coletadas aproximadamente cinco toneladas de solo, nas profundidades de 0-20 e 20-40 cm. No momento do enchimento dos vasos foram retiradas amostras compostas para caracterização dos atributos químicos do solo (vide capítulo I) e encaminhadas ao laboratório de solo e água da Universidade Federal do Ceará. As análises foram realizadas de acordo as metodologias descritas em EMBRAPA (2017).

Foram utilizados vasos com capacidade volumétrica de 20 litros, com um orifício na extremidade inferior e colocado um dreno, objetivando promover a drenagem dos eventuais excessos de água ao final do período por alagamento. Inicialmente, antes da deposição do solo utilizado para o cultivo das plantas, foram depositados ao fundo dos vasos, uma camada de brita nº1, de aproximadamente 3 cm de espessura, para facilitar a livre drenagem do excedente hídrico, a qual, sequencialmente, foi revestida

por uma manta geotêxtil do tipo TNT (tecido não tecido), para evitar possíveis perdas de solo. Na sequência, os vasos foram preenchidos com solo, de tal forma que após a deposição de uma camada de solo, as mudas foram postas nos vasos e preenchidos com outra camada de solo, até que as raízes ficassem completamente cobertas.

O transplântio das mudas de *C. prunifera* foi realizado aos cinco meses de idade e das mudas de *C. madagascariensis* com dois meses de idade, justificando a diferença de idade das plantas, pelo fato do crescimento da *C. prunifera* ser relativamente lento, comparado à *C. madagascariensis*.

#### *Manejo de irrigação*

Após o transplântio das mudas, o experimento foi irrigado em dias alternados, mantendo o solo na capacidade de campo, a fim de garantir o estabelecimento inicial das plantas, até o início dos tratamentos, aos 30 dias após o transplântio – DAT. Nesse período, o manejo de irrigação foi realizado de maneira a manter o solo na capacidade de campo, e a quantidade de água aplicada com o intuito de promover a livre drenagem pelo furo, localizado na parte inferior dos vasos. A água utilizada para a irrigação foi proveniente de um poço freático, pertencente à Estação Agrometeorológica da Universidade Federal do Ceará, que apresentava condutividade elétrica de  $1,0 \text{ dS m}^{-1}$ .

O alagamento do solo foi estabelecido de forma a manter uma lâmina de água de aproximadamente 3 cm acima da superfície do solo, sendo repostas as perdas por evaporação quando necessário. Passados os ciclos de exposição ao alagamento, os vasos foram drenados e o excesso de água coletado em um recipiente, que posteriormente foi reposta nos vasos, com o intuito de não haver perdas dos nutrientes presentes. Nesse período, as plantas foram mantidas sob condições ideais de suprimento hídrico, com o intuito de evidenciar a provável recuperação das plantas após o período de estresse por alagamento.

#### *Trocas gasosas foliares*

Foram realizadas medições das trocas gasosas foliares (fotossíntese, transpiração e condutância estomática) nas plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, em folhas totalmente expandidas, aos 0; 8; 12; 16 e 20 dias de exposição ao estresse por alagamento e aos 32 e 40 dias (períodos de recuperação), utilizando-se um analisador de

gases infravermelho portátil (LC-Pro-SD, ADC Bioscientific Ltda. Hoddesdon, Hertfordshire, UK), que infere o diferencial entre CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O em um fluxo de ar que passa pela câmara onde está a unidade foliar. As medições foram realizadas sempre no período da manhã, entre 8:00 e 11:00 horas, em condições ambientais de temperatura e umidade relativa do ar. A intensidade luminosa utilizada nas medições de trocas gasosas foi de 1.600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

#### *Fluorescência da clorofila e Índice Spad*

A fluorescência de clorofila e o índice SPAD foram determinados aos 0; 8; 12; 16 e 20 dias de exposição ao estresse por alagamento e aos 32 e 40 dias (períodos de recuperação), com o auxílio de um fluorômetro portátil (Multi-mode Chlorophyll Fluorometer), modelo OS5p, Opti-Sciences e um medidor portátil (SPAD 502, Minolta Co, Ltd, Osaka, Japan). As medições foram realizadas nas mesmas folhas utilizadas para obtenção das trocas gasosas foliares.

#### *Crescimento e biomassa de plantas*

No tempo zero, ao final dos tratamentos de alagamento (20 dias) e 20 dias após a finalização do último período de alagamento (período final de recuperação) foi mensurada a altura e o diâmetro do caule das plantas, com o auxílio de uma trena métrica graduada em centímetros e um paquímetro digital. A altura foi obtida pela distância vertical entre o colo da planta e a extremidade da maior folha esticada verticalmente, expresso em cm. O diâmetro do caule foi obtido a uma altura de aproximadamente 3 cm da superfície do solo, expresso em mm. Com os dados de altura e diâmetro foram calculadas as taxas de crescimento absoluto em altura (TCA-AP, cm dia<sup>-1</sup>) e em diâmetro do caule (TCA-DC, mm dia<sup>-1</sup>), para os dois intervalos citados, conforme metodologia descrita por Benincasa (2003).

As plantas foram coletadas aos 20 dias após o último dia de estresse por alagamento, avaliando-se os impactos dos diferentes tempos de alagamento após um período de recuperação de mais 20 dias. Para determinação da produção de biomassa da planta, as plantas foram colhidas rente ao solo, a parte aérea de cada planta foi particionada em caule, pecíolo e limbo foliar. Após colhida e fracionada a parte aérea das plantas, foi realizada a retirada do sistema radicular, sendo as raízes coletadas em

três camadas (0-8; 8-16 e 16-24 cm), lavadas e, após a eliminação do excesso de água, foi mensurada a massa fresca das raízes em cada camada. Todas as partes das plantas foram acondicionadas em sacos de papel identificados e colocadas para secar em estufa com circulação de ar forçado, mantendo-se a temperatura na faixa de 65° a 70°C. O tempo de secagem foi determinado pelas pesagens das amostras até a manutenção de peso constante. Após a secagem, cada amostra foi pesada em balança analítica para aferição da fitomassa seca acumulada em cada parte da planta, e os valores foram expressos em gramas.

A área foliar foi obtida ao término do experimento, logo após a coleta das plantas. Para a determinação da área foliar, foi utilizado um integrador de área (LI-3100, Li-Cor, Inc. Lincoln, NE, USA). Foram então estimadas a razão de área foliar (área foliar total/biomassa seca total), a área foliar específica (área foliar total/biomassa das folhas secas), suculência foliar (biomassa de folhas frescas – biomassa de folhas secas/área foliar total) e a razão da massa foliar (biomassa seca das folhas/biomassa seca total).

#### *Solutos orgânicos*

Folhas de plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* foram coletadas no final do período experimental, sendo embrulhadas em papel alumínio, devidamente identificadas e imediatamente acondicionadas em isopor contendo nitrogênio líquido. Em seguida, as amostras foram armazenadas em freezer (-20 °C) e posteriormente submetidas ao processo de liofilização. O material liofilizado da *C. prunifera* e da *C. madagascariensis* foram macerados com auxílio do nitrogênio líquido.

Os extratos para a determinação dos solutos orgânicos foram obtidos de acordo com Cataldo et al. (1975). Os carboidratos solúveis foram determinados de acordo com Dubois et al. (1956), os teores de N-aminossolúveis pelo método de Yemm e Cocking (1955) e os teores de prolina foram determinados segundo o método proposto por Bates, Waldren e Teare (1973). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro modelo UV – 1650PC, Shimadzu®.



### *Composição mineral*

Para avaliação do estado nutricional das plantas foi utilizado o mesmo material vegetal liofilizado e triturado usado para a determinação dos solutos orgânicos. Para a determinação dos teores foliares de cálcio, magnésio, ferro, zinco, cobre e manganês, o material vegetal foi submetido à digestão úmida com o ácido nítrico e perclórico,  $\text{HNO}_3 + \text{HClO}_4$  na proporção de 3:1 (EMBRAPA, 2009). As análises foram realizadas por espectrofotometria de absorção atômica (AOAC, 2005). Para obtenção dos teores de nitrogênio foi realizada a extração por digestão sulfúrica e a determinação pelo método Kjeldahl, adaptado de Bremner; Mulvaney (1982) e Tedesco (1995).

Os extratos utilizados para determinação de fósforo, cloreto, sódio e potássio foram obtidos conforme a metodologia proposta por Cataldo et al. (1975). O fósforo foi determinado seguindo a metodologia proposta pela EMBRAPA (2009). O teor de cloreto nas folhas foi obtido de acordo com Gaines, Parker e Gascho (1984). As leituras de fósforo e cloreto foram realizadas em espectrofotômetro modelo UV – 1650PC, Shimadzu<sup>®</sup>. A determinação dos teores de sódio e potássio foi obtida por fotometria de chama.

### *Análise estatística*

Os dados foram submetidos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk, como pré-requisito para a análise de variância pelo teste F. As espécies foram comparadas pelo teste de Tukey ao nível de até 5% de probabilidade e os efeitos quantitativos dos períodos de estresse por alagamento foram testados por regressão, com o auxílio do software estatístico SISVAR<sup>®</sup> v.5.5 (FERREIRA, 2010).

## RESULTADOS

### *Trocas gasosas foliares, fluorescência da clorofila e índice SPAD*

As trocas gasosas foliares foram influenciadas pela interação estresse por alagamento x épocas de avaliação e também entre época de avaliação e espécies ( $p < 0.01$ ). A fluorescência da clorofila e o índice SPAD responderam aos efeitos da interação tripla espécies x estresse por alagamento x épocas de avaliação ( $p < 0.05$ ). Para facilitar a visualização dos resultados, optou-se por apresentar os valores médios e os erros padrão para as leituras obtidas ao longo do tempo.

**Tabela 3.** Resumo das análises de variâncias referentes à fotossíntese - *A*, condutância estomática - *gs*, transpiração - *E*, Fluorescência da clorofila e Índice SPAD em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

F.V.	G.L.	Quadrados médios				
		A	Gs	E	Fv/Fm	Índice SPAD
Blocos	4	0.75 <sup>**</sup>	0.026 <sup>**</sup>	0.41 <sup>**</sup>	0.00006 <sup>ns</sup>	1.19 <sup>*</sup>
Estresse por alagamento (A)	4	2.63 <sup>**</sup>	0.129 <sup>**</sup>	0.73 <sup>**</sup>	0.00009 <sup>ns</sup>	1.18 <sup>*</sup>
Resíduo (A)	16	0.11	0.004	0.05	0.00005	0.31
Espécies (E)	1	22.46 <sup>**</sup>	0.524 <sup>**</sup>	3.36 <sup>**</sup>	0.00003 <sup>ns</sup>	99.71 <sup>**</sup>
A x E	4	0.19 <sup>ns</sup>	0.006 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>**</sup>	0.00002 <sup>ns</sup>	0.28 <sup>ns</sup>
Resíduo (E)	20	0.12	0.002	0.01	0.00004	0.52
Épocas de avaliação (EA)	4	0.62 <sup>**</sup>	0.001 <sup>**</sup>	0.26 <sup>**</sup>	0.00238 <sup>**</sup>	1.07 <sup>**</sup>
EA x A	16	0.19 <sup>**</sup>	0.005 <sup>**</sup>	0.03 <sup>**</sup>	0.00005 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>ns</sup>
EA x E	4	0.21 <sup>**</sup>	0.004 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>**</sup>	0.00057 <sup>**</sup>	0.31 <sup>ns</sup>
EA x A x E	16	0.07 <sup>ns</sup>	0.002 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>*</sup>	0.00013 <sup>*</sup>	0.06 <sup>*</sup>
Resíduo (EA)	160	0.05	0.002	0.01	0.00006	0.18
Total	249					
C.V. - A (%)		9.56	7.58	11.10	0.64	7.40
C.V. - E (%)		10.32	5.54	5.48	0.56	9.56
C.V. - EA (%)		6.45	4.89	5.05	0.66	5.7

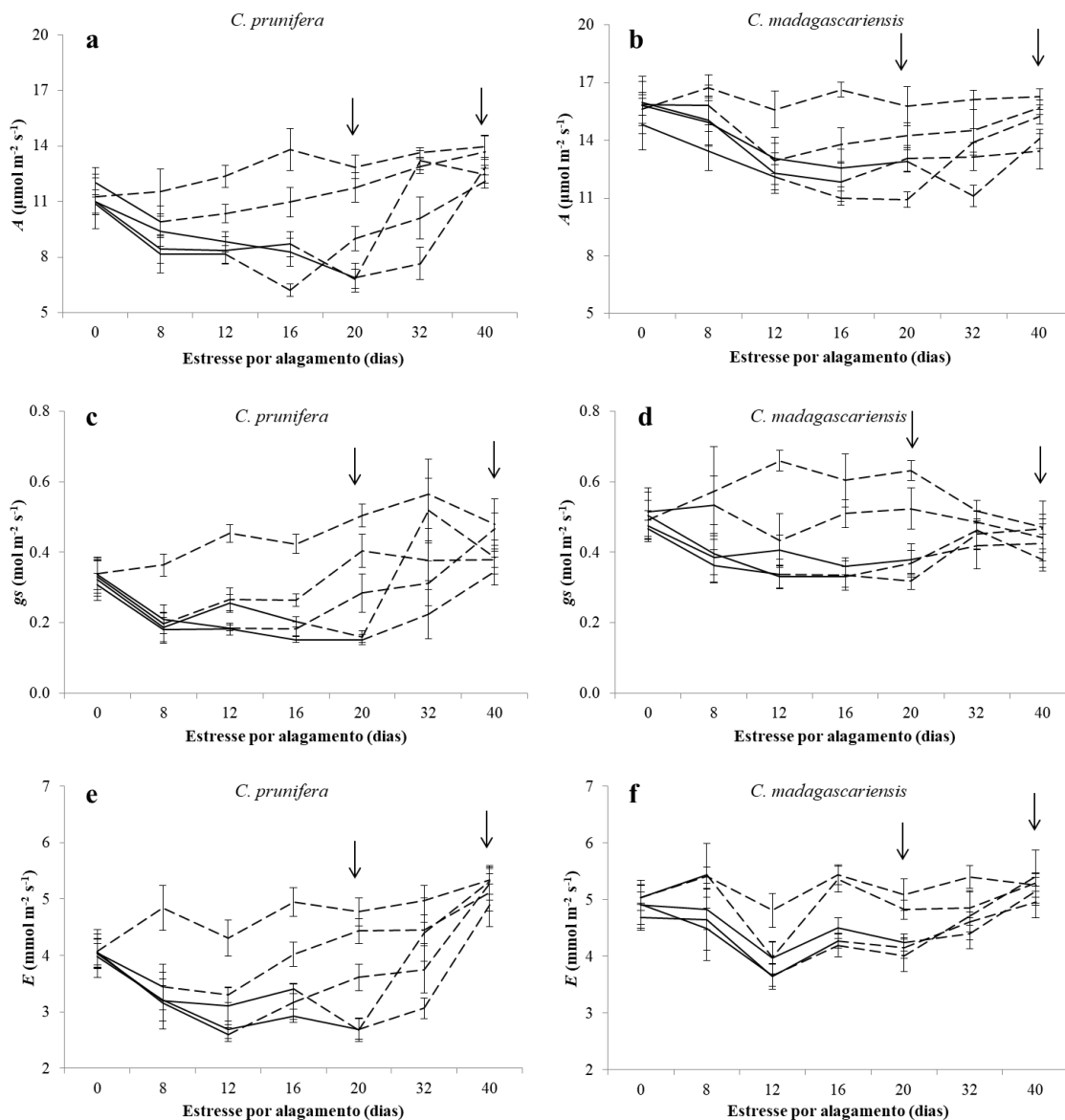
(<sup>\*\*</sup>): significativo a 1% de probabilidade, (<sup>\*</sup>): significativo a 5% de probabilidade e (<sup>ns</sup>): não significativo pelo teste F.

Os dados de trocas gasosas foliares indicam que as plantas das duas espécies sobrevivem a períodos relativamente longos de alagamento (Figura 4). As duas espécies apresentaram tendência semelhante acerca das trocas gasosas, apresentando reduções de

A, *g<sub>s</sub>* e *E*, com a imposição dos dias de estresse e posterior aumento nas trocas gasosas durante os períodos de recuperação (Figura 4). Foram observadas reduções a partir do 8º dia de estresse, para a espécie *C. prunifera* (redução de cerca de 14% na taxa de fotossíntese). Para a *C. madagascariensis* essas reduções foram menores ou inexistentes (em torno de 5%). Com o aumento do período de estresse (20 dias de alagamento), foram constatadas reduções de até 46% nas taxas de fotossíntese das plantas de *C. prunifera*. Já para a *C. madagascariensis*, foram observadas reduções de apenas 18%, aos 20 dias de estresse (Figuras 4a, b).

Também foram constatadas limitações *g<sub>s</sub>* e *E* das plantas de *C. prunifera*, com aumento do período de estresse por alagamento, sendo que aos 20 dias foram observadas reduções de 70% e 44% na *g<sub>s</sub>* e *E*, respectivamente (Figuras 4c, e). Para *C. madagascariensis*, essas reduções foram de 40% e 17% na *g<sub>s</sub>* e *E* (Figuras 4d, f), respectivamente, quando comparado ao tratamento controle (sem alagamento).

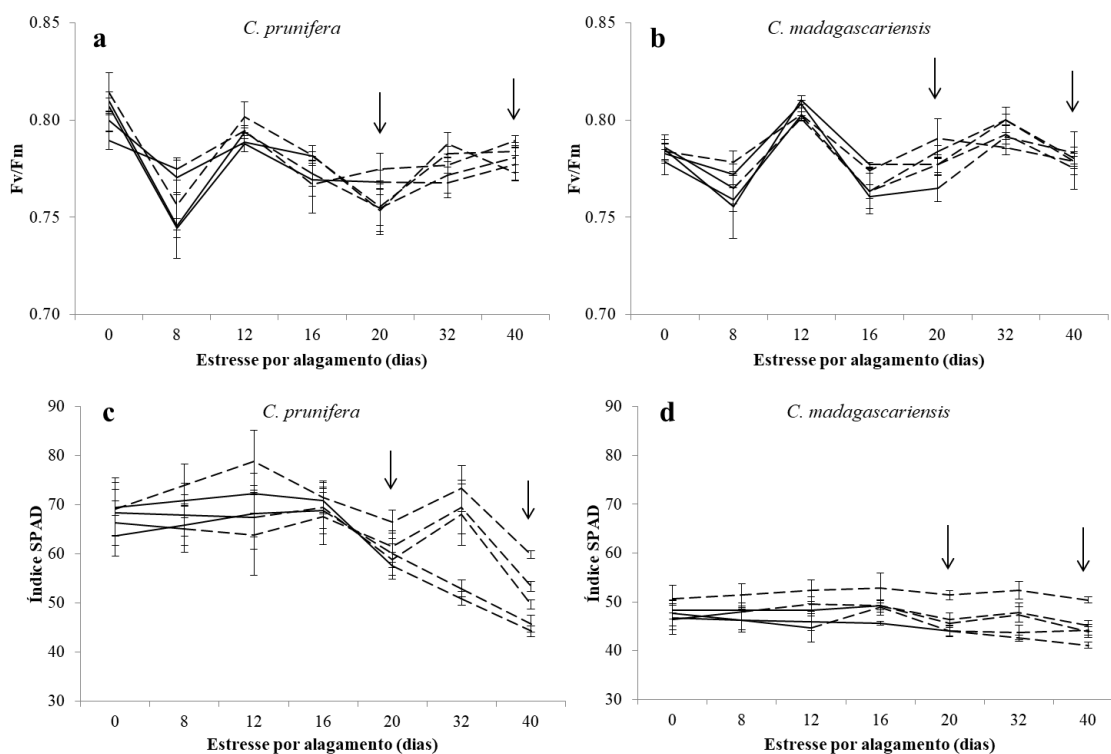
As duas espécies também apresentam capacidade de recuperação das trocas gasosas foliares, como pode ser observado mesmo após 20 dias de alagamento (Figura 4). Porém, não se observa recuperação total nas taxas de fotossíntese mesmo após 20 dias de recuperação, especialmente nos períodos mais longos de estresse por excesso de água. Após período de recuperação de 20 dias a *C. prunifera* apresentou reduções de 2, 13, 11 e 8% e a *C. madagascariensis* de 3, 6, 17 e 13% para os tratamentos 8, 12, 16 e 20 dias de estresse por alagamento, respectivamente, quando comparado ao tratamento controle (sem alagamento).



**Figura 4.** Fotossíntese -  $A$  (a, b), condutância estomática -  $g_s$  (c, d) e transpiração -  $E$  (e, f) em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento. Sem estresse (---), com estresse (—). As setas indicam o final do maior período de alagamento (20 dias) e da recuperação (40 dias).

A fluorescência da clorofila (Figura 5a, b) apresentou variações ao longo do tempo, porém não aparentemente relacionadas aos períodos de estresse por alagamento. Em termos relativos, verificaram-se decréscimos irrisórios de 3% na fluorescência da clorofila da *C. madagascariensis*, e para a *C. prunifera* não foram verificados decréscimos, aos 20 dias de alagamento (Figuras 5a, b).

As plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* que ficaram sob alagamento durante 20 dias apresentaram reduções no índice SPAD de 13% e 14%, respectivamente (Figuras 5c, d). Contudo, foi observado que a *C. prunifera* apresentou tendência de queda no índice SPAD mesmo durante os períodos de recuperação, aparentemente não relacionada aos estresses por alagamento, visto que houve pouca diferença em relação ao controle. Para *C. madagascariensis* os valores de índice SPAD ao final dos períodos de estresse foram menores nas plantas que receberam alagamento, independente da duração.



**Figura 5.** Fluorescência da clorofila (a, b) e índice SPAD (c, d) em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento. Sem estresse (---), com estresse (—). As setas indicam o final do maior período de alagamento (20 dias) e da recuperação (40 dias).

#### *Crescimento e biomassa de plantas*

As taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro do caule sofreram influência da interação espécies x estresse por alagamento x épocas de avaliação ( $p < 0.05$ ), conforme resultados da Tabela 4.

**Tabela 4.** Resumo das análises de variâncias referentes às taxas de crescimento absoluto em altura (TCA-AP) e em diâmetro do caule (TCA-DC) de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

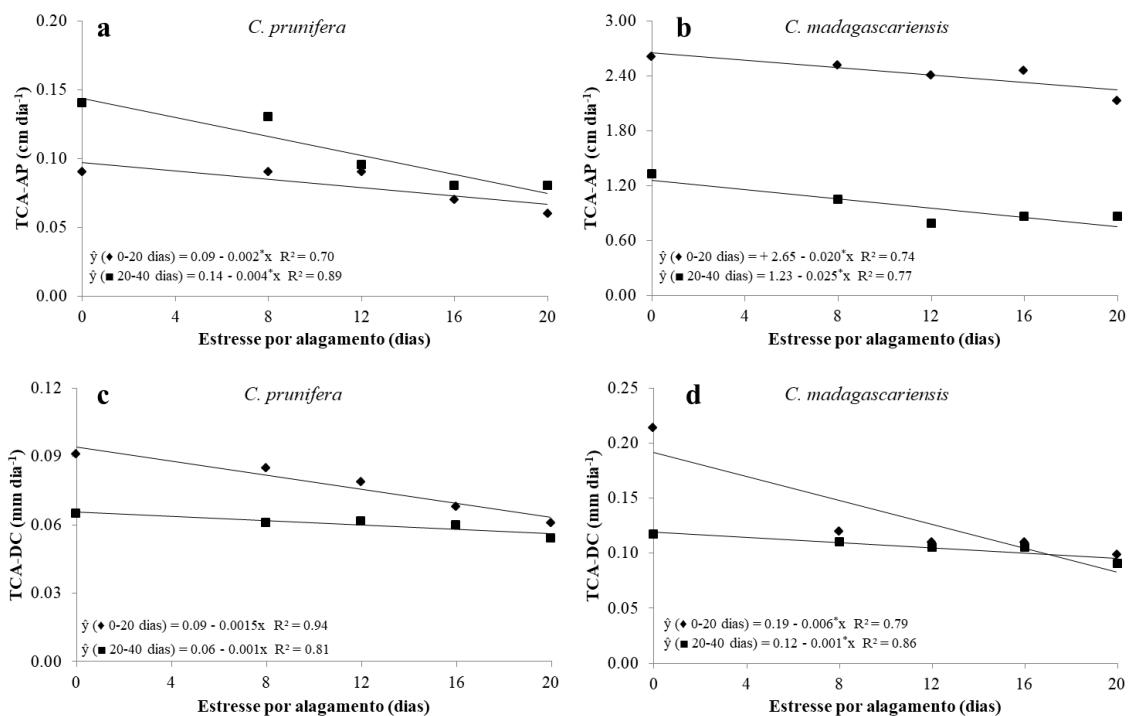
F.V.	G.L.	Quadrados médios	
		TCA-AP	TCA-DC
Blocos	4	0.02 <sup>ns</sup>	0.004 <sup>ns</sup>
Estresse por alagamento (A)	4	0.03 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>
Resíduo (A)	16	0.02	0.001
Espécies (E)	1	10.33 <sup>**</sup>	0.02 <sup>**</sup>
A x E	4	0.03 <sup>ns</sup>	0.0008 <sup>ns</sup>
Resíduo (E)	20	0.01	0.001
Épocas de avaliação (EA)	1	1.09 <sup>**</sup>	0.008 <sup>**</sup>
EA x A	4	0.03 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>
EA x E	1	1.40 <sup>**</sup>	0.00005 <sup>ns</sup>
EA x A x E	4	1.03 <sup>*</sup>	0.002 <sup>*</sup>
Resíduo (EA)	20	0.02	0.01
Total	99		
C.V. – A (%)		13.12	4.12
C.V. – E (%)		12.63	4.74
C.V. – EA (%)		12.58	3.40

(<sup>\*\*</sup>): significativo a 1% de probabilidade, (<sup>\*</sup>): significativo a 5% de probabilidade e (<sup>ns</sup>): não significativo pelo teste F.

As duas espécies apresentaram inibição nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro, quando submetidas ao estresse pelo alagamento. Verifica-se que *C. prunifera* tem como característica de espécies nativas o crescimento mais lento, apresentando crescimento menos expressivo comparado a *C. madagascariensis* (Figura 6). Em termos relativos, para a *C. prunifera* foram constatadas reduções de 33 e 43% nas TCA-AP e 33 e 17% em TCA-DC, entre 0-20 e 20-40 dias, respectivamente, comparando-se o tratamento controle com as plantas que permaneceram por 20 dias sob estresse. A *C. madagascariensis* apresentou decréscimos nas taxas de crescimento em altura de 18 e 35%, quando comparados os tratamentos extremos (controle e 20 dias de alagamento). Para a taxa de crescimento absoluto do diâmetro do caule esses valores foram de 53 e 23%, respectivamente.

Para a *C. prunifera* foram constatadas reduções da TCA-AP de 0.002 e 0.004 cm dia<sup>-1</sup> e de TCA-DC de 0.0015 e 0.001 mm dia<sup>-1</sup> entre 0-20 e 20-40 dias, respectivamente, quando comparado ao tratamento controle (sem alagamento). Na *C.*

*madagascariensis* essas reduções foram mais expressivas, sobretudo em TCA-AP, com decréscimos de 0.020 e 0.025 cm dia<sup>-1</sup> e para a TCA-DC de 0.006 e 0.001 mm dia<sup>-1</sup>, entre 0-20 e 20-40 dias, respectivamente, a cada incremento diário na imposição do estresse por alagamento.



**Figura 6.** Taxas de crescimento absoluto em altura de plantas (TCA-AP) e diâmetro do caule (TCA-DC) em plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

A área foliar, a biomassa seca da parte aérea, a biomassa seca de raízes e a biomassa seca total responderam significativamente ( $p < 0.05$ ) aos efeitos isolados e da interação espécies x estresse por alagamento (Tabela 5).

**Tabela 5.** Resumo das análises de variâncias referentes à área foliar, biomassa seca da parte aérea (BSPA), biomassa seca de raízes (BSR), biomassa seca total (BST), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), Razão de massa foliar (RMF) e suculência foliar (SF) de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

F.V.	G.L.	Quadrados médios							
		Área foliar	BSPA	BSR	BST	AFE	RAF	RMF	SF
Blocos	4	4.63 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	1.13 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	0.003 <sup>ns</sup>	0.0001 <sup>ns</sup>
Estresse por alagamento (A)	4	50.33 <sup>**</sup>	0.86 <sup>*</sup>	1.31 <sup>**</sup>	2.03 <sup>**</sup>	5.37 <sup>**</sup>	2.50 <sup>**</sup>	0.005 <sup>*</sup>	0.0005 <sup>*</sup>
Resíduo (A)	16	2.43	0.22	0.22	0.32	0.79	0.28	0.001	0.002
Espécies (E)	1	5303.62 <sup>**</sup>	141.92 <sup>**</sup>	32.81 <sup>**</sup>	172.55 <sup>**</sup>	194.6 <sup>**</sup>	4.88 <sup>**</sup>	0.462 <sup>**</sup>	0.0003 <sup>ns</sup>
A x E	4	7.89 <sup>*</sup>	0.46 <sup>*</sup>	0.46 <sup>*</sup>	0.86 <sup>**</sup>	0.51 <sup>ns</sup>	0.51 <sup>ns</sup>	0.004 <sup>*</sup>	0.0001 <sup>**</sup>
Resíduo (E)	20	2.46	0.23	0.26	0.34	0.70	0.35	0.001	0.0002
Total	49								
C.V. – A (%)		6.86	12.05	15.99	11.67	10.03	11.32	13.94	0.65
C.V. – E (%)		6.90	12.51	17.39	12.02	9.47	12.55	13.50	0.68

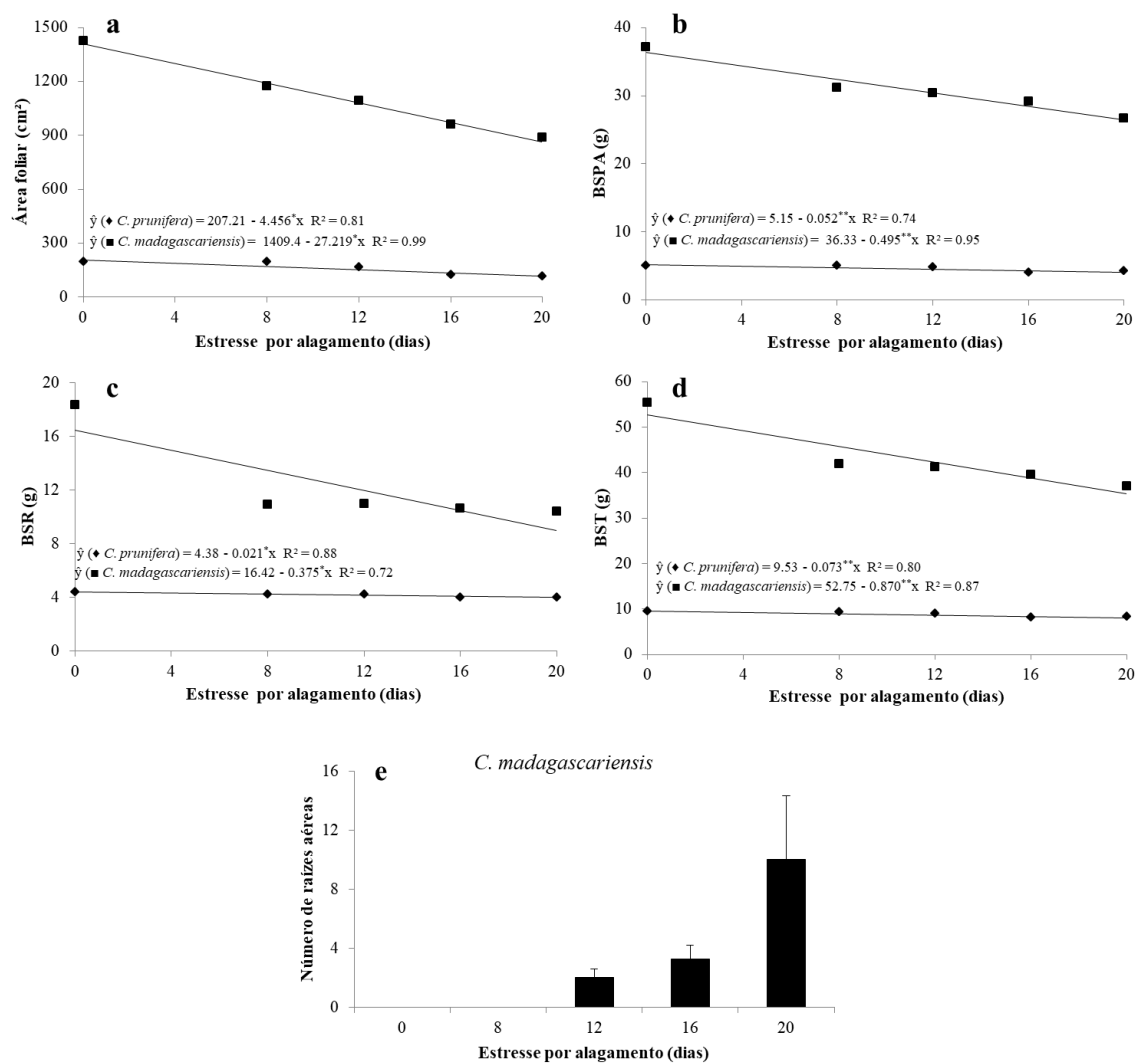
(<sup>\*\*</sup>): significativo a 1% de probabilidade, (<sup>\*</sup>): significativo a 5% de probabilidade e (<sup>ns</sup>): não significativo pelo teste F.

A área foliar e a produção de biomassa apresentaram tendência semelhante para as duas espécies, com decréscimos lineares mais acentuados para a *C. madagascariensis* (Figura 7). As plantas de *C. madagascariensis* apresentaram reduções de 27,22 cm<sup>2</sup> a cada incremento diário na imposição do estresse por alagamento. Para a *C. prunifera* as reduções foram mais brandas, de 4,46 cm<sup>2</sup> dia<sup>-1</sup>. Em termos relativos verifica-se reduções máximas de 41 e 38% para *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, respectivamente, comparando-se os tratamentos que foram submetidos a 0 e 20 dias de alagamento.

Para as variáveis BSPA e BSR, as plantas de *C. madagascariensis* apresentaram reduções mais acentuadas, de 0.49 e 0.38 g dia<sup>-1</sup>, respectivamente. Para a *C. prunifera* foram verificadas menores taxas de redução na BSPA e BSR, com valores de 0.05 e 0.02 g dia<sup>-1</sup>, respectivamente. Em termos relativos verificam-se reduções máximas de BSPA e BSR de 20,2 e 9,6% para *C. prunifera* e de 27,3 e 45,7% para *C. madagascariensis*, respectivamente, comparando-se os tratamentos que foram submetidos a 0 e 20 dias de alagamento. Para a espécie invasora foi constatada a



formação de raízes aéreas a partir do 12º dia de estresse, com produção expressiva após o 20º dia de estresse (Figura 7e).



**Figura 7.** Área foliar – AF (a), biomassa seca da parte aérea – BSPA (b), biomassa seca de raízes – BSR (c), biomassa seca total – BST (d) e número de raízes aéreas – NRA (e) em plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

Analisando os dados de produção de biomassa (Figura 7), verifica-se que a espécie nativa tem maior relação raiz/parte aérea (dados não mostrados), variando de 0,85 nas plantas controle a 0,96 nas plantas com dias de alagamento, o que representa um incremento de aproximadamente 13% nas plantas estressadas. A espécie invasora,

por sua vez, tem relação raiz/parte aérea bem inferior, variando de 0,45 a 0,33 entre os tratamentos controle e de maior período de alagamento, com decréscimo de 25,2% nas plantas estressadas.

Os dados de biomassa das raízes em profundidade mostram também diferenças interessantes entre as espécies (Tabela 6). Verifica-se, claramente, que as plantas do tratamento controle apresentaram distribuição relativamente uniforme no vaso, para ambas as espécies. Para *C. prunifera* essa tendência de aprofundamento do sistema radicular permanece até cerca de 12 dias de estresse (média de 31% das raízes na camada de 16 a 24 cm), porém, com 16 e 20 dias de alagamento o percentual de raízes na maior profundidade cai para 15,1 e 18,4%, respectivamente.

Por outro lado, *C. madagascariensis* apresenta distribuição uniforme das raízes apenas no tratamento controle (Tabela 6), com cerca de 37% na camada de superficial (0 a 8 cm). Para os tratamentos com 8, 12, 16 e 20 dias de alagamento, observa-se que os percentuais na camada superficial alcançam 65,2, 65,3, 67,6 e 78%, respectivamente. O aparecimento de raízes adventícias na espécie invasora também confirma as diferenças na resposta ao alagamento em relação à espécie nativa, conforme evidenciado na Figura 7e.

**Tabela 6.** Biomassa seca de raízes nas camadas 0-8, 8-16 e 16-24 cm em plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

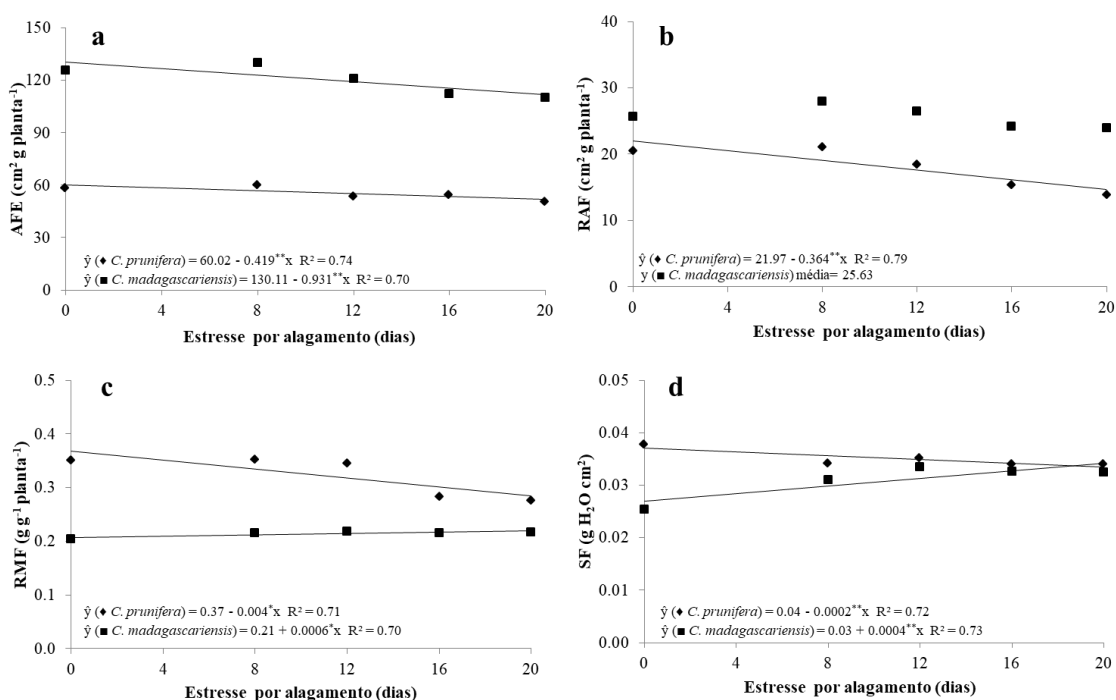
	Profundidade de raízes (cm)	Estresses por alagamento (dias)				
		0	8	12	16	20
<i>C. prunifera</i>	0-8	1.51 ± 0.29	1.89 ± 0.26	2.01 ± 0.71	2.50 ± 0.17	2.36 ± 0.15
	8-16	1.83 ± 0.14	0.98 ± 0.13	0.59 ± 0.05	0.87 ± 0.22	0.87 ± 0.13
	16-24	1.01 ± 0.31	1.33 ± 0.26	1.62 ± 0.38	0.60 ± 0.13	0.73 ± 0.27
<i>C. madagascariensis</i>	0-8	6.76 ± 0.69	7.12 ± 0.57	7.15 ± 1.34	7.17 ± 0.47	8.11 ± 1.49
	8-16	4.96 ± 0.88	1.36 ± 0.22	1.90 ± 0.37	2.51 ± 0.87	1.42 ± 0.53
	16-24	6.58 ± 2.80	2.41 ± 0.76	1.90 ± 0.62	0.92 ± 0.32	0.86 ± 0.49

\*Valores expressos em gramas.

Os dados das características foliares apresentados na figura 8 também podem explicar, pelo menos em parte, as respostas em termos fotossíntese e de crescimento da

planta como um todo. De modo geral, se observa que o estresse por alagamento provoca reduções lineares, porém não muito expressivas, na área foliar específica (Figura 8a), razão de área foliar (Figura 8b), razão de massa foliar (Figura 8c) e na suculência foliar (Figura 8d), sendo essas reduções ligeiramente maiores na espécie nativa, *C. prunifera*.

Dessas variáveis analisadas, possivelmente a diferença na área foliar específica seja mais relevante para explicar o comportamento das duas espécies do que propriamente o efeito do alagamento. A menor AFE na *C. prunifera* aliado ao forte controle estomático, resultam em menores taxas de fotossíntese líquida por unidade de área foliar. Porém, o pequeno número de folhas (dados não mostrados) pode favorecer maior estabilidade na capacidade de assimilação de carbono da planta inteira, capaz de suportar uma menor taxa de crescimento sob condições de estresse.



**Figura 8.** Área foliar específica – AFE (a), Razão de área foliar – RAF (b), Razão de massa foliar – RMF (c) e Suculência foliar – SF (d) em plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

### Nutrição mineral

Os teores foliares de N, P, K, Ca, Mg, Cl<sup>-</sup> e Cu foram influenciados significativamente pela interação espécies x estresse por alagamento ( $p < 0.01$ ). Os

teores de Na, Zn e Mn responderam significativamente ao efeito isolado de espécies, enquanto nenhum efeito foi observado para os teores de ferro (Tabela 7).

**Tabela 7.** Resumo das análises de variâncias referentes à N, P, K, Ca, Mg, Na, Cl<sup>-</sup>, Fe, Cu, Zn e Mn em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

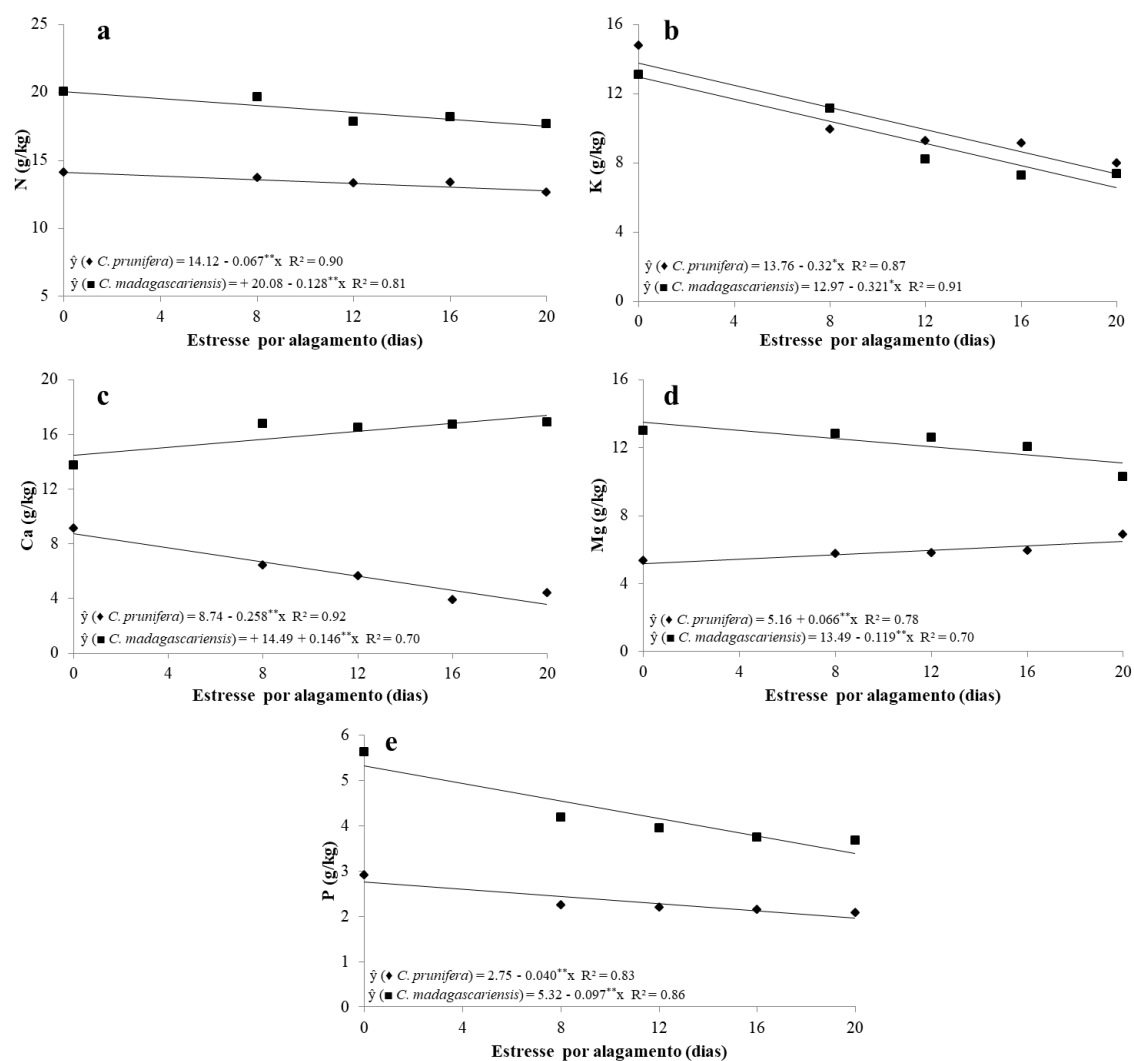
F.V.	G.L.	Quadrados médios										
		N	P	K	Ca	Mg	Na	Cl <sup>-</sup>	Fe	Cu	Zn	Mn
Blocos	4	0.004 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>ns</sup>
Estresse por alagamento (A)	4	0.12 <sup>**</sup>	0.16 <sup>**</sup>	1.29 <sup>**</sup>	0.32 <sup>*</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	0.30 <sup>ns</sup>	0.15 <sup>*</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	1.67 <sup>**</sup>	0.29 <sup>ns</sup>	0.03 <sup>ns</sup>
Resíduo (A)	16	0.02	0.01	0.04	0.08	0.06	0.19	0.04	0.02	0.08	0.20	0.01
Espécies (E)	1	4.75 <sup>**</sup>	2.61 <sup>**</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	28.51 <sup>**</sup>	16.70 <sup>**</sup>	57.98 <sup>**</sup>	2.05 <sup>**</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	1.97 <sup>**</sup>	1.97 <sup>**</sup>	12.64 <sup>**</sup>
A x E	4	0.03 <sup>**</sup>	0.17 <sup>**</sup>	0.14 <sup>*</sup>	0.65 <sup>**</sup>	0.32 <sup>**</sup>	0.14 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>**</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	3.72 <sup>**</sup>	0.17 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>
Resíduo (E)	20	0.03	0.01	0.05	0.13	0.03	0.09	0.04	0.03	0.03	0.19	0.03
Total	49											
C.V. – A (%)		3.87	7.48	6.45	9.04	8.29	12.74	6.20	9.89	11.20	7.98	7.39
C.V. – E (%)		4.39	5.75	7.26	11.24	6.37	8.89	5.94	10.54	7.09	7.63	9.24

(<sup>\*\*</sup>): significativo a 1% de probabilidade, (<sup>\*</sup>): significativo a 5% de probabilidade e (<sup>ns</sup>): não significativo pelo teste F.

O nitrogênio, o potássio e o fósforo apresentaram decréscimos lineares nas folhas das plantas das duas espécies, com a imposição do estresse por alagamento (Figura 9). Para a *C. prunifera* essas reduções foram de 0.07, 0.32 e 0.04 g dia<sup>-1</sup> e para a *C. madagascariensis* de 0.13, 0.32 e 0.09 g dia<sup>-1</sup> de N, K e P, respectivamente. Em termos relativos verifica-se uma tendência parecida entre as espécies, com reduções máximas de N, K e P de 10, 46 e 29% para *C. prunifera* e de 12, 44 e 34% para *C. madagascariensis*, respectivamente, comparando-se os tratamentos que foram submetidos a 0 e 20 dias de alagamento.

O Ca e Mg apresentaram efeito antagônico nas plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, de forma que o aumento no teor de um nutriente levou a diminuição do outro, quando as plantas foram submetidas aos períodos de alagamento. Para a *C. prunifera* houve redução de 0.26 g dia<sup>-1</sup> de Ca e aumento de 0.07 g dia<sup>-1</sup> nos teores de Mg. Para a *C. madagascariensis* houve efeito contrário, aumento de 0.15 g dia<sup>-1</sup> de Ca e redução de 0.12 g dia<sup>-1</sup> de Mg (Figura 9). Para a *C. prunifera* foram verificadas reduções de até 52% nos teores de cálcio e aumento de 23% nos teores de magnésio, e

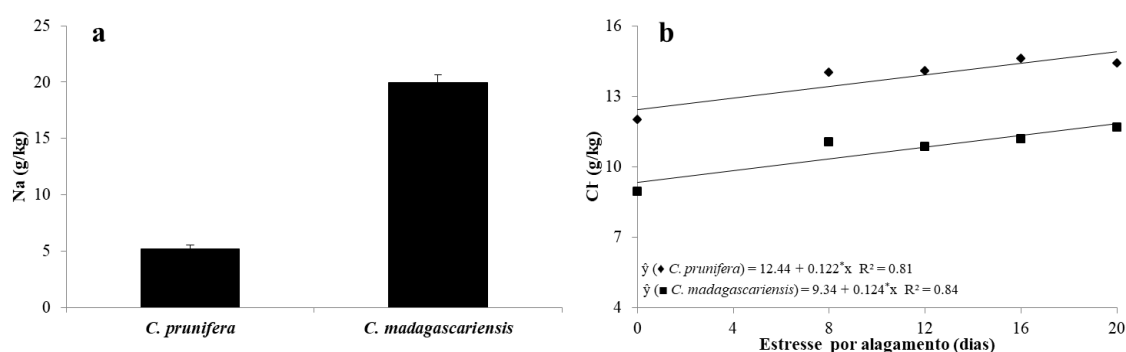
para a *C. madagascariensis* foram constatados aumento de 29% nos teores de cálcio e redução de 21% no conteúdo de magnésio foliar, quando as plantas foram submetidas a 20 dias de estresse (Figura 9c, d).



**Figura 9.** Nitrogênio (a), potássio (b), cálcio (c), magnésio (d) e fósforo (e) em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

Os teores de sódio responderam apenas ao efeito isolado das espécies e o cloreto foi influenciado pelos efeitos isolados e da interação espécies x estresse por alagamento ( $p < 0.01$ ). As plantas de *C. madagascariensis* apresentaram elevados teores de sódio, chegando a 19.94 g de Na, enquanto a *C. prunifera* 5.16 g de Na. Houve incremento de

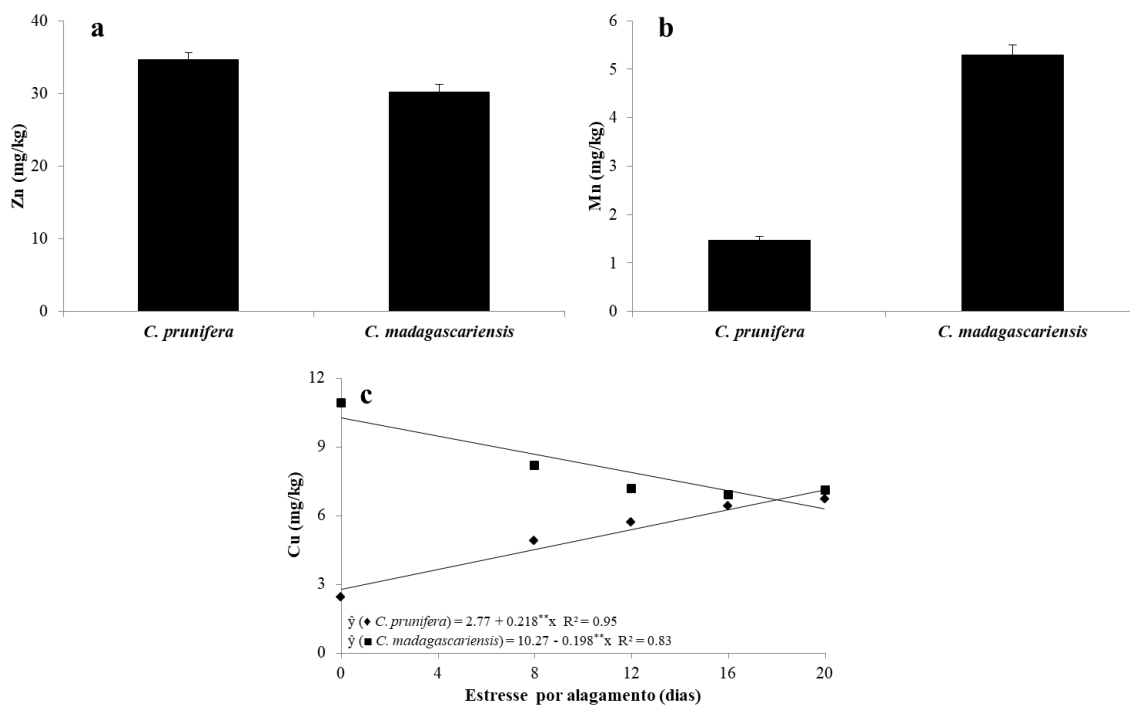
0.12 g dia<sup>-1</sup> de Cl<sup>-</sup> com o aumento do período de estresse por alagamento, para as duas espécies (Figura 9). Em termos relativos, foram verificados incrementos de 20 e 30% nos teores de cloreto da *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, respectivamente, quando submetidas a 20 dias de estresse por alagamento. Dados de campo também evidenciaram maiores diferenças nos teores de sódio entre as espécies, com teores bem mais expressivos na espécie invasora (ver dados no capítulo 1).



**Figura 10.** Sódio (a) e cloreto (b) em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

O zinco e o manganês responderam apenas ao efeito isolado das espécies. O cobre foi influenciado pelos efeitos isolados e da interação espécies x estresse por alagamento ( $p < 0.01$ ). As plantas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* apresentaram valores próximos nos teores de zinco, em média 34.61 e 30.14 mg de Zn, respectivamente (Figura 11a). Para os teores de Mn, a *C. madagascariensis* expressou valores mais elevados, de 5.30 mg de Mn, enquanto a *C. prunifera* 1.46 mg de Mn (Figura 11b).

Os teores de cobre apresentaram tendência contrária entre as espécies, com aumentos de 0.22 mg dia<sup>-1</sup> de Cu para a *C. prunifera* e reduções de 0.19 mg dia<sup>-1</sup> de Cu para a *C. madagascariensis*, a cada incremento diário na imposição do estresse por alagamento (Figura 11c). Os teores de Cu na *C. madagascariensis* apresentaram redução de cerca de 35% comparando-se os tratamentos que foram submetidos a 0 e 20 dias de alagamento.



**Figura 11.** Zinco (a), manganês (b) e cobre (c) em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

### *Solutos orgânicos*

Os teores de prolina e N-aminossolúveis foram influenciados significativamente pela interação espécies x estresse por alagamento e os carboidratos apenas pelo efeito isolado das espécies ( $p < 0.01$ ) (Tabela 8).

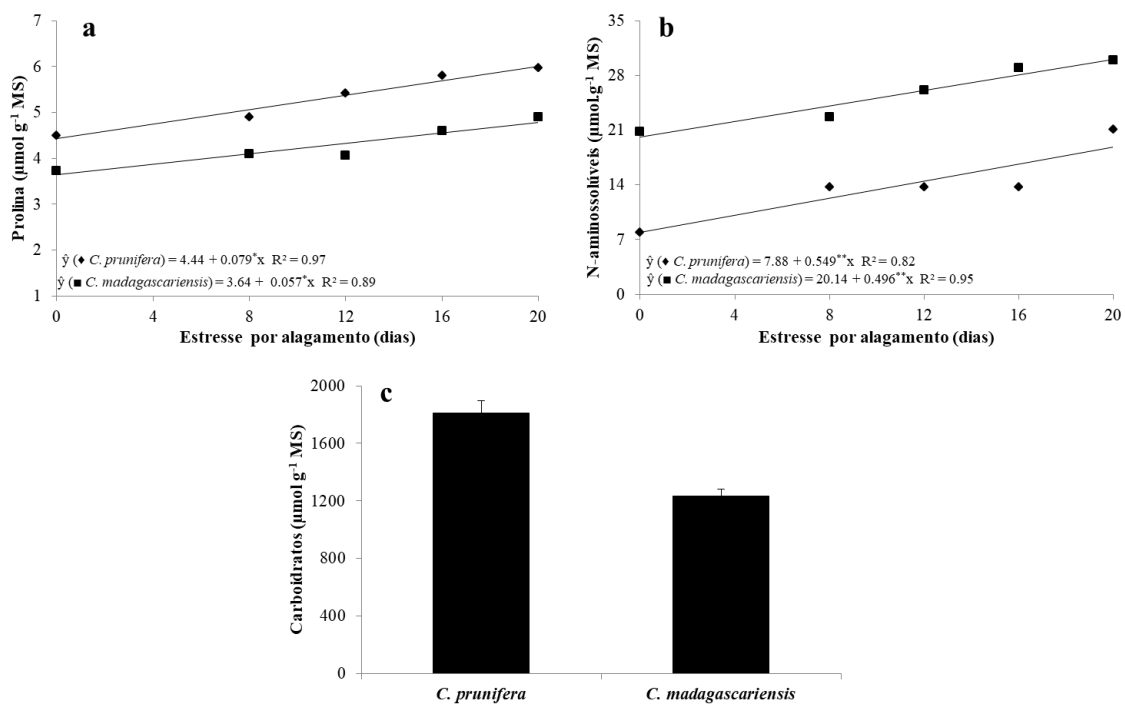
**Tabela 8.** Resumo das análises de variâncias referentes à prolina, N-aminossolúveis e carboidratos em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

F.V.	G.L.	Quadrados médios		
		Prolina	N-aminossolúveis	Carboidratos
Blocos	4	0.01 <sup>ns</sup>	0.12 <sup>ns</sup>	10.63 <sup>ns</sup>
Estresse por alagamento (A)	4	0.06 <sup>ns</sup>	1.22 <sup>**</sup>	18.66 <sup>ns</sup>
Resíduo (A)	16	0.07	0.19	20.72
Espécies (E)	1	0.54 <sup>**</sup>	24.20 <sup>**</sup>	659.43 <sup>**</sup>
A x E	4	0.12 <sup>**</sup>	1.42 <sup>**</sup>	11.89 <sup>ns</sup>
Resíduo (E)	20	0.03	0.13	19.26
Total	49			
C.V. – A (%)		12.47	9.64	11.79
C.V. – E (%)		8.51	7.99	11.36

(<sup>\*\*</sup>): significativo a 1% de probabilidade, (<sup>\*</sup>): significativo a 5% de probabilidade e (<sup>ns</sup>): não significativo pelo teste F.

O conteúdo de prolina e N-aminossolúveis aumentaram à medida que aumentou o período de estresse por alagamento nas duas espécies (Figuras 11a, b). Para a *C. prunifera* foram constatados incrementos em prolina e N-aminossolúveis de 0.08 e 0.55  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS dia}^{-1}$ , e para a *C. madagascariensis* de 0.06 e 0.49  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS dia}^{-1}$ , respectivamente. Em termos relativos, para a prolina foram constatados aumento de cerca de 33 e 31% para a *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, respectivamente. A *C. prunifera* apresentou um aumento substancial nos teores de N-aminossolúveis, com 166%, enquanto a *C. madagascariensis* apresentou aumento de 44%, quando as plantas foram submetidas a 20 dias de estresse por alagamento.





**Figura 12.** Prolina (a), N-aminossolúveis (b) e carboidratos (c) em folhas de plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* em função dos períodos de estresse por alagamento.

Para os carboidratos foram denotados teores mais expressivos na *C. prunifera*, cerca de 32%, com valores médios de  $1809 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$ , comparado a *C. madagascariensis* que apresentou menores valores médios, de  $1235 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$  (Figura 12c).

## DISCUSSÃO

Muitas espécies arbóreas nativas do Brasil são potencialmente aptas para o cultivo, onde apresentam diversas finalidades: ornamental, madeireiro, alimentício, artesanato, extração de fibras, substâncias químicas usadas na indústria farmacêutica e de cosméticos, produção de celulose e papel ou de preservação (SCALON *et al.*, 2011). Considerando a diversidade genética existente no país, espécies nativas possuem grande importância para o contínuo desenvolvimento dos diferentes setores da economia brasileira. A *C. prunifera* é uma das espécies nativas da flora brasileira que vem complementando a renda dos agricultores, em âmbito local e regional (FRISON; CHERFAS; HODGKIN, 2011; PEREIRA *et al.*, 2014; SOUSA *et al.*, 2016).

Nas últimas décadas, os carnaubais da região Nordeste do Brasil vêm sendo seriamente ameaçados pelos fatores bióticos e abióticos. Introduzida no Brasil para fins ornamentais, a *C. madagascariensis* avançou sobre os carnaubais, tornando-se uma invasora potencial, ocasionando impactos ecológicos, econômicos e sociais (SOUSA *et al.*, 2016). A maioria dos carnaubais está localizado nos vales dos rios, que muitas vezes formam extensas áreas inundadas durante o período chuvoso, podendo permanecer nessas condições por alguns meses do ano (MORO *et al.*, 2015). Assim a palmeira *C. prunifera* e a sua principal competidora *C. madagascariensis* podem sofrer estresse sazonal por alagamento.

Os nossos resultados com as plantas jovens confirmam o estresse sofrido pela palmeira *C. prunifera* e pela sua invasora *C. madagascariensis* submetidas a períodos de alagamento (Figura 4). Plantas jovens de *C. prunifera* são mais sensíveis ao alagamento do que a invasora *C. madagascariensis*, considerando-se as reduções das trocas gasosas, resultados similares aos observados nas plantas adultas (ver Capítulo 1). Contudo, durante os períodos de recuperação as plantas de ambas as espécies se mostraram resilientes, expressando aumentos significativos nas trocas gasosas, retornando à condição inicial, para quase todos os períodos de estresse. Para a *C. madagascariensis*, a manutenção de elevadas taxas de fotossíntese sob condições de alagamento, favorece o rápido crescimento, tornando-a uma forte competidora (Figura 4). Barbosa *et al.* (2019) afirmam que o elevado número de indivíduos de *C. madagascariensis* pode estar relacionado com diversos fatores morfológicos e

fisiológicos da espécie. Entender as mudanças fisiológicas causadas nas plantas por conta dos diversos fatores abióticos, sobretudo ao excesso de água, tem gerado bastante debate (SINGH, 2015; REN et al., 2016; MEDEIROS et al., 2018; ARMSTRONG et al., 2019; DA-SILVA; AMARANTE, 2020).

O alagamento do solo influenciou as taxas de crescimento em altura e diâmetro das plantas, avaliados no final do período de estresse e de recuperação (Figura 6). Entretanto, os efeitos do alagamento sobre a biomassa da parte aérea e raiz das plantas de *C. madagascariensis* foram mais acentuados que na *C. prunifera*, com a espécie invasora se mostrando mais sensíveis quando submetidas ao estresse prolongado. Foi observada *in situ* a abscisão foliar nas plantas de *C. madagascariensis* submetidas ao alagamento, o que pode ser explicado, em parte, por serem folhas mais tenras e com maior AFE (Figura 8A).

Por outro lado, o alagamento a partir de 12 dias promoveu realocação de recursos para o desenvolvimento de raízes adventícias acima do solo (Figura 13), sendo isso observado apenas na espécie invasora. Neste aspecto, a presença de grande número de lenticelas no caule da invasora favorece esse processo. Essa espécie também apresentou redução significativa na relação raiz/parte aérea e restringiu de forma mais acentuada o crescimento radicular em profundidade a partir de 8 dias de estresse, com cerca de 78% das raízes se concentrando na camada de 0 a 8 cm, após 20 dias de alagamento (Tabela 6). A espécie nativa, por sua vez, apresentou maior relação raiz/parte aérea, a qual foi ligeiramente incrementada pelo alagamento, e também apresentou melhor distribuição do sistema radicular em profundidade, fatores que podem favorecer a sobrevivência e a recuperação após a drenagem do excesso hídrico. De acordo com Arruda e Calbo (2004), a porosidade do sistema radicular é outra característica que favorece o desenvolvimento de plantas de *C. prunifera* sobre condições alagadas.



Figura 13. Raízes adventícias desenvolvidas pela *C. madagascariensis* acima do solo, durante o estresse por alagamento (20 dias).

Já a *C. prunifera* manteve suas folhas intactas, controlando a abertura estomática, reduzindo as taxas de transpiração e a assimilação líquida de CO<sub>2</sub>. As respostas das plantas a exposição ao alagamento, além de serem complexas, variam entre espécies, cultivares e duração do estresse ((SCHMIDT et al., 2013; KROHLING et al., 2016; GORGONE-BARBOSA *et al.*, 2020), como mostram nossos resultados. Além dos danos de ordem fisiológica, o crescimento vegetativo também é bastante afetado pelo estresse causado pelo excesso de água no solo. A *C. prunifera* apresenta taxas de crescimento menores que a *C. madagascariensis* e talvez essa adaptação tenha sido eficiente quando submetidas a estresses prolongados de excesso hídrico do solo, apresentando menores reduções em área foliar e acúmulo de biomassa.

As pesquisas ainda são escassas nesse contexto e as respostas das plantas não são totalmente compreendidas, principalmente em plantas perenes (YU, 2012). Nawaz et al. (2014) afirmam que restrições no aumento da área foliar são prejudiciais as plantas sob estresse em solos alagados, visto que, a área foliar está diretamente ligada à taxa fotossintética da planta, e quando reduzida afeta rigorosamente a produção de fotoassimilados. Entretanto, nossos resultados mostram que mesmo com redução

significativa em área foliar (Figura 7a), e altos teores de sódio nas folhas (Figura 9a) a invasora *C. madagascariensis* consegue manter altas taxas fotossintéticas. As espécies de plantas possuem arquiteturas individuais distintas, morfologias foliares, características anatômicas, fisiológicas e bioquímicas que possivelmente atua atribuindo-lhes níveis de tolerância contra os estresses, principalmente devido as suas propriedades genéticas (BUSSOTTI, 2008).

Nossa pesquisa constatou que o alagamento do solo restringe a absorção de N, K e P (Figura 9) e aumenta a absorção de  $\text{Cl}^-$  nas duas espécies (Figura 9), bem como os teores de solutos orgânicos (Figuras 11). Milroy et al. (2009) também constatou que quase todas as concentrações de nutrientes foram reduzidas pelo alagamento em plantas de algodão, sendo que um evento inicial de alagamento apresentou impacto muito maior especialmente em N, P e K.

Maiores acúmulos de Na, Cl, prolina, N-amino e redução nos teores de potássio nas folhas estão diretamente relacionadas ao estresse por alagamento. O acúmulo de íons potencialmente tóxicos, de solutos orgânicos e redução dos teores de potássio são respostas claras a estresses abióticos (WANG et al., 2015). As respostas acerca dos nutrientes das plantas ao excesso de água geralmente diferem entre espécies (GONZÁLEZ et al., 2010; LI et al., 2018), e os mecanismos ainda permanecem indefinidos (HUANG et al., 2019).

Os carnaubais são recursos vegetais nativos, considerados de grande importância atual e potencial, podendo ser utilizados como fontes de renda alternativa. Para isso, são necessários investimentos para gerar e disponibilizar tecnologias de uso sustentável, de forma a viabilizar a utilização comercial desses recursos. Assim, torna-se imprescindível investir em uma política de valorização e reintrodução desse recurso vegetal, nos diversos sistemas produtivos (CORADIN; SIMINSKI; REIS, 2011).

## CONCLUSÕES

Plantas jovens de *C. prunifera*. e *C. madagascariensis* apresentaram tolerância ao alagamento, sobrevivendo a períodos de até 20 dias de estresse e com boa capacidade de recuperação após a drenagem do excesso hídrico.

O estresse por alagamento promove redução nos teores de N, P e K e aumento nos teores de prolina e N-aminossilúveis, tanto na espécie nativa como na invasora.

Em resposta ao alagamento, a espécie invasora reduz a relação raiz/parte aérea, promove a formação de raízes adventícias e concentra suas raízes na camada superficial do solo (0 a 8 cm). De forma contrária, a espécie nativa tem maior relação raiz/parte aérea, a qual é ligeiramente aumentada sob estresse por alagamento, e tem melhor distribuição das raízes no solo.

A taxa de fotossíntese líquida em folhas maduras é maior e menos impactada pelo alagamento na espécie invasora, apesar dos teores relativamente elevados de sódio. Entretanto, a acumulação de biomassa é menos impactada na espécie nativa, indicando que características foliares, especialmente a baixa área foliar específica, e adaptações morfológicas e anatômicas do sistema radicular podem assegurar maior capacidade de assimilação líquida de carbono na planta inteira, em ambientes com alagamento temporário, em relação à *C. madagascariensis*.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Pertencente à família Apocynaceae, a *Cryptostegia madagascariensis* é uma espécie nativa de Madagascar e invasora em países da Ásia, Oceania, América do Norte, América Central, e América do Sul, onde tem ocasionado danos ambientais e demandado elevados custos para minimizar seus impactos. A *C. madagascariensis* foi introduzida no Brasil para fins ornamentais, pela sua vistosa inflorescência de coloração de tons de rosa a violeta. Essa invasora tem como característica a capacidade de escalar as plantas e estabelecer densas populações, assim invadindo locais úmidos nas regiões semiáridas do nordeste brasileiro, principalmente em áreas próximas aos rios e junto à palmeira nativa *Copernicia prunifera*.

O presente trabalho buscou avaliar a ecofisiologia dessa interação, mediante avaliações de dados do solo e das plantas sob diferentes condições ambientais. Para desenvolver o presente trabalho de pesquisa, foram consultadas dissertações, teses, artigos e livros publicados sobre a interação das espécies *C. prunifera* e *C. madagascariensis*, notadamente aqueles que foram realizados na Região Nordeste do Brasil. Também foram realizadas visitas de campo, entre 2015 e 2017, especialmente na região do Baixo Jaguaribe (municípios de Palhano, Russas, Limoeiro do Norte, Tabuleiro do Norte e Morada Nova), nas proximidades da CE 040 (entre Aquiraz e Aracati), na BR 020 (entre Caucaia e Aquiraz), Na BR 222 (entre Caucaia e São Luis do Curu) e no litoral norte (entre São Gonçalo do Amarante e Amontada). Em todas essas áreas foi constatada a invasão biológica e morte de dezenas de árvores de carnaúba.

A partir das visitas de Campo foram realizadas coletas de dados de solo e das plantas em três locais, sendo dois no município de Caucaia e outro em São Gonçalo do Amarante. Nesse trabalho de tese foram apresentados os dados de campo de dois locais, os quais apresentam contrastes em termos de características do solo e também os quais onde se conseguiu obter o conjunto de dados mais completo, envolvendo dados de solos e das plantas. Essas duas áreas estão localizadas no município de Caucaia, Ceará, Brasil: Distrito de Catuana (intenso déficit hídrico durante a estação seca) e Fazenda Minguauá (salinidade, sodicidade e excesso de água ao longo do ano).

Nossos resultados de campo mostraram que a espécie nativa *C. prunifera* está melhor adaptada a condições de déficit hídrico severo, mas esse desempenho

ecofisiológico não é suficiente para manter as populações de carnaúba após a introdução de *C. madagascariensis*. A invasora torna-se mais competitiva sob condições de excesso de água e em solos afetados por sais, e suas respostas ecofisiológicas não são severamente afetadas, mesmo com alto acúmulo de sódio nas folhas. Os resultados também mostram que os impactos negativos na palmeira nativa ocorrem apenas na fase final da infestação, quando o sombreamento causado pela espécie invasora restringe o acesso à radiação solar e acelera o processo de senescência foliar, confirmado pela redução do teor de nitrogênio e taxa fotossintética.

A constatação de que a espécie invasora pode sobreviver sob condições de excesso ou de falta de água, resultou no planejamento de mais dois estudos sob condições controladas, visando avaliar as respostas de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* durante o processo de estabelecimento da planta. A ideia era buscar repostas para a capacidade adaptativa das duas espécies sob estresse hídrico severo, seja por falta ou por excesso. Em função de diversos problemas, inclusive a Pandemia da Covid 19, apenas o estudo com excesso de água foi realizado.

Esse estudo permitiu concluir que plantas jovens de *C. prunifera* e *C. madagascariensis* podem se estabelecer sob condições de excesso hídrico, sobrevivendo a períodos de até 20 dias de alagamento e com boa capacidade de recuperação após a drenagem do excesso hídrico. Em resposta ao alagamento, a espécie invasora reduz a relação raiz/parte aérea, promove a formação de raízes adventícias e concentra suas raízes na camada superficial do solo (0 a 8 cm). A taxa de fotossíntese líquida em folhas maduras é maior e menos impactada pelo alagamento na espécie invasora, apesar do maior acúmulo de sódio nas folhas, resultado semelhante ao observado no estudo de campo.

O conjunto de resultados e observações de campo permite inferir que há maior vantagem da espécie invasora em pontos da área que permanecem encharcados, mas não alagados por muito tempo. Nessa condição, a *C. madagascariensis* pode não apenas eliminar maior número de árvores de carnaúba, mas também se estabelecer em áreas desmatadas com as mesmas características edafoclimáticas. A possibilidade de ocupação de áreas que não são encharcadas ou alagadas foi também demonstrada, o que torna o problema ainda mais crítico. Esse estudo de ecofisiologia reforça, portanto, a



vulnerabilidade das populações de carnaúba no ecossistema da Caatinga e a necessidade do desenvolvimento de tecnologias para mitigar os impactos dessa invasão biológica.

## REFERÊNCIAS

- AGUIAR, M. J. N.; VIANA, T. V. A.; AGUIAR, J. V.; LIMA, J. B.; CRISÓSTOMO JÚNIOR, R. R.; AQUINO, F. C.; BARRETO JÚNIOR, J. H. C. **Dados climatológicos:** Estação de Fortaleza, 2002. Fortaleza : Embrapa Tropical, 2003. 19 p. (Embrapa Agroindústria Tropical. Documentos 75).
- ARMSTRONG, W.; BECKETT, P.M.; COLMER, T.D.; SETTER, T.L.; GREENWAY, H. Tolerance of roots to low oxygen: ‘anoxic’ cores, the phytooglobin-nitric oxide cycle, and energy or oxygen sensing. **Journal of plant physiology**, [s. l.], v. 239, p. 92-108, 2019.
- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). **Acta Botânica Brasileira**, [s. l.], v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.
- ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS. **Official methods of analysis**. 18. ed. Maryland: AOAC, 2005.
- BARBOSA, E. M.; BONILLA, O. H.; LUCENA, E. M. P.; ANDRADE, L. M. Estrutura de um Fragmento de Caatinga Infestado por *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne1. **Revista Brasileira de Geografia Física**, [s. l.], v. 12, n. 05, p. 1952-1966, 2019.
- BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water- stress studies. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 39, p. 205-207, 1973.
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas:** noções básicas. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 41 p.
- BREMNER, J. M.; MULVANEY, C. S. Total nitrogen. In: PAGE , A. L. (Ed.). **Methods of soil analysis**. **Madison: American Society of Agronomy**, [s. l.], p. 595-624, 1982.
- BUSSOTTI, F. Functional leaf traits, plant communities and acclimation processes in relation to oxidative stress in trees: a critical overview. **Global Change Biology**, [s. l.], v. 14, p. 2727-2739, 2008.
- CATALDO, D. A.; MAROON, M.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. L. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communication in Soil Science and Plant Analysis**, [s. l.], v. 6, p. 71-80, 1975.
- CORADIN, L.; SIMINSKI, A.; REIS, A. **Espécies nativas da flora Brasileira de valor econômico atual ou potencial:** Plantas para o futuro – Região Sul. Brasília: MMA, 2011. 934 p.

COSTA, M. S.; FERREIRA, K. E. B.; BOTOSSO, P. C.; CALLADO, C. H. Growth analysis of five Leguminosae native tree species from a seasonal semideciduous lowland forest in Brazil. **Dendrochronologia**, [s. l.], n. 36, p. 23-32, 2015.

DA-SILVA, C. J.; AMARANTE, L. Short-term nitrate supply decreases fermentation and oxidative stress caused by waterlogging in soybean plants. **Environmental and Experimental Botany**, [s. l.], v. 176, p. 1-10, 2020.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, [s. l.], v. 28, p. 350-356, 1956.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. Centro Nacional de Pesquisa Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. 3. ed. Rio de Janeiro, 2017. 573 p.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. 2. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2009. 627 p.

ESSL, F.; LENZNER, B.; BACHER, S.; BAILEY, S.; CAPINHA, C.; DAEHLER, C.; ROURA-PASCUAL, N. Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. **Global Change Biology**, [s. l.], v. 26, n. 9, p. 4880-4893, 2020.

FERREIRA, C. D. S.; PIEDADE, M. T. F.; TINÉ, M. A. S.; ROSSATTO, D. R.; PAROLIN, P.; BUCKERIDGE, M. S. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 104, p. 1111-1119, 2009.

FERREIRA, D. F. SISVAR<sup>®</sup>: **Sistema de análise de variância para dados balanceados, versão 5.5**. Lavras: DEX/UFLA, 2010. (Software estatístico).

FRISON, E. A.; CHERFAS, J.; HODGKIN, T. Agricultural biodiversity is essential for a sustainable improvement in food and nutrition security. **Sustainability**, [s. l.], v. 3, p. 238-253, 2011.

GAINES, T. P.; PARKER, M. B.; GASCHO, G. J. Automated determination of chlorides in soil and plant tissue by sodium nitrate. **Agronomy Journal**, [s. l.], v. 76, p. 371-374, 1984.

GARCÍA, I.; MENDONZA, R. Lotus tenuis seedlings subjected to drought or waterlogging in a saline sodic soil. **Environmental and Experimental Botany**, [s. l.], v. 98, p. 47-55, 2014.

GONZÁLEZ, E.; MULLER, E.; COMÍN, F. A.; GONZÁLEZ-SANCHIS, M. Leaf nutrient concentration as an indicator of Populus and Tamarix response to

flooding. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, [s. l.], v. 12, n. 4, p. 257-266, 2010.

GORGONE-BARBOSA, E.; NOVAES, R. B.; PIVELLO, V. R.; FIDELIS, A. Fire cues and germination of invasive and native grasses in the Cerrado. **Acta Botânica Brasileira**, [s. l.], v. 34, p. 185-191, 2020.

HUANG, D.; WANG, D.; REN, Y. Using leaf nutrient stoichiometry as an indicator of flood tolerance and eutrophication in the riparian zone of the Lijang River. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 98, p. 821-829, 2019.

INMET - INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. **Dados climáticos – Fortaleza**. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/>. Acesso em: 12 de fev. de 2020.

KREUZWIESER, J.; PAPADOPOULOU, E.; RENNENBERG, H. Interaction of flooding with carbon metabolism of forest trees. **Plant Biology**, [s. l.], v. 6, n. 3, p. 299–306, 2004.

KROHLING, C.A.; EUTRÓPIO, F.J.; BERTOLAZI, A.A.; DOBBSS, L.B.; CAMPOSTRINI, E.; DIAS, T.; RAMOS, A.C. Ecophysiology of iron homeostasis in plants. **Soil Science and Plant Nutrition**, [s. l.], v. 62, p. 39–47, 2016.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA Artes e Textos, 2006. 532 p.

LI, F.; HU, J.; XIE, Y.; YANG, G.; HU, C.; CHEN, X.; DENG, Z. Foliar stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in wetland sedge *Carex brevicuspis* along a small-scale elevation gradient. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 92, p. 322-329, 2018.

LIU, M.; JIANG, Y. Genotypic variation in growth and metabolic responses of perennial ryegrass exposed to short-term waterlogging and submergence stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, [s. l.], v. 95, p. 57-64, 2015.

MEDEIROS, W. J. F.; OLIVEIRA, F. Í. F.; LACERDA, C. F.; SOUSA, C. H. C.; CAVALCANTE, L. F.; SILVA, A. R. A.; FERREIRA, J. F. S. Isolated and combined effects of soil salinity and waterlogging in seedlings of ‘Green Dwarf’ coconut. **Semina: Ciências Agrárias**, [s. l.], v. 39, n. 4, p. 1459-1468, 2018.

MILROY, S.P.; BANGE, M.P.; THONGBAI, P. Cotton leaf nutrient concentrations in response to waterlogging under field conditions. **Field Crops Research**, [s. l.], v. 113, n. 3, p. 246-255, 2009.

MORO, M. F.; MACEDO, M. B.; MOURA-FÉ, M. M.; CASTRO, A. S. F.; COSTA, R. C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, [s. l.], v. 66, p. 717-743, 2015.

NAWAZ, T.; HAMEED, M.; ASHRAF, M.; AHMAD, M. S. A.; BATOOL, R.; FATIMA, S. Anatomical and physiological adaptations in aquatic ecotypes of *Cyperus*

alopecuroides Rottb. under saline and waterlogged conditions. **Aquatic Botany**, [s. l.], v. 116, p. 60-68, 2014.

PEREIRA, D. S.; SOUSA, J. E. S.; PEREIRA, M. S.; GONÇALVES, N. R. G.; BEZERRA, A. M. E. Emergence and initial growth of *Copernicia prunifera* (Arecaceae) as a function of fruit maturation. **Journal of Seed Science**, [s. l.], v. 36, n. 1, p. 9-14, 2014.

PYŠEK, P.; HULME, P. E.; SIMBERLOFF, D.; BACHER, S.; BLACKBURN, T. M.; CARLTON, J. T.; RICHARDSON, D. M. Scientists' warning on invasive alien species. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 95, n. 6, p. 1511-1534, 2020.

REN, B.; ZHANG, J.; DONG, S.; LIU, P.; ZHAO, B. Effects of Waterlogging on Leaf Mesophyll Cell Ultrastructure and Photosynthetic Characteristics of Summer Maize. **PLoS One**, [s. l.], n. 11, 2016.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; EUZÉBIO, V. L. M.; KODAMA, F. M.; KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, [s. l.], v. 21, n. 4, p. 655-662, 2011.

SCHMIDT, F.; FORTES, M. Á.; WESZ, J.; BUSS, G. L.; SOUSA, R. O. Impacto do manejo da água na toxidez por ferro no arroz irrigado por alagamento. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, [s. l.], v. 37, n. 5, p. 1226-1235, 2013.

SCHONGART, J.; PIEDADE, M. T. F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNAS, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], v. 18, n. 1, p. 581-597, 2002.

SINGH, A. Soil salinization and waterlogging: A threat to environment and agricultural sustainability. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 57, p. 128-130, 2015.

SINGH, A. Soil salinization and waterlogging: a threat to environment and agricultural sustainability. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 57, p. 128-130, 2015.

SOUSA, F. Q.; ANDRADE, L. A.; XAVIER, K. R. F. *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne.: impactos sobre a regeneração natural em fragmentos de caatinga. **Agrária - Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, [s. l.], v. 11, n. 1, p. 39-45, 2016.

TEDESCO, M. J. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. Porto Alegre: UFRGS, 174 p., 1995.

WANG, R.; KANG, Y.; WAN, S. Effects of different drip irrigation regimes on saline-sodic soil nutrients and cotton yield in an arid region of Northwest China. **Agricultural Water Management**, [s. l.], v. 153, p. 1-8, 2015.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acids with ninhydrin. **Analyst**, [s. l.], v. 80, p. 209-213, 1955.

YU, X.; LUO, N.; YAN, J.; TANG, J.; LIU, S.; JIANG, Y. Differential growth response and carbohydrate metabolism of global collection of perennial ryegrass accessions to submergence and recovery following de-submergence. **Journal Plant Physiology**, [s. l.], v. 169, p. 1040-1049, 2012.