

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 09/11/2023.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E PRODUÇÃO DE COMPOSTOS
SECUNDÁRIOS DE DUAS ESPÉCIES DE *Croton* SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA
HÍDRICA E ALAGAMENTO**

VÂNIA TOMAZELLI DE LIMA

RIO CLARO – SP

2022

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E PRODUÇÃO DE COMPOSTOS
SECUNDÁRIOS DE DUAS ESPÉCIES DE *Croton* SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA
HÍDRICA E ALAGAMENTO**

VÂNIA TOMAZELLI DE LIMA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do
Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos requisitos para
obtenção do título de doutora em Ciências
Biológicas (Biologia Vegetal).

Orientadora: Profa. Dra. Rosana Marta Kolb

Coorientadora: Profa. Dra. Silvana de Paula
Quintão Scalon

RIO CLARO – SP

2022

L732r

Lima, Vânia Tomazelli de

Respostas morfofisiológicas e produção de compostos secundários de duas espécies de Croton submetidas à deficiência hídrica e alagamento / Vânia Tomazelli de Lima. -- Rio Claro, 2022

94 p. : tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Rosana Marta Kolb

Coorientadora: Silvana de Paula Quintão Scalon

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Estresse hídrico. 3. Fotossíntese. 4. Compostos fenólicos. 5. Enzimas antioxidantes. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E PRODUÇÃO DE COMPOSTOS SECUNDÁRIOS DE DUAS ESPÉCIES DE Croton SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA E ALAGAMENTO

AUTORA: VÂNIA TOMAZELLI DE LIMA

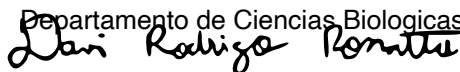
ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB

COORIENTADORA: SILVANA DE PAULA QUINTÃO SCALON

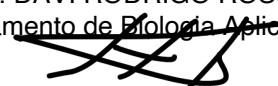
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:



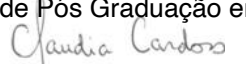
Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP Faculdade de Ciências e Letras de Assis SP



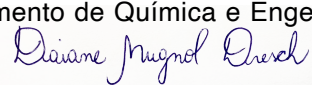
Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal



Prof. Dr. ETENALDO FELIPE SANTIAGO (Participação Virtual)
Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais / Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul - UEMS



Professor Adjunto CLAUDIA ANDREA LIMA CARDOSO (Participação Virtual)
Departamento de Química e Engenharia Ambiental / UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MATO GROSSO DO SUL



Prof^a. Dr^a. DAIANE MUGNOL DRESCH (Participação Virtual)
Reitoria / Universidade Federal da Grande Dourados

Rio Claro, 09 de maio de 2022

**Aos meus pais, José de Lima (saúde eterna) e Maria Tomazelli Lima, meu esposo
Antonio Luiz Viegas Neto e meu filho Tiago Tomazelli Viegas, dedico.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por ter me proporcionado chegar até aqui, por acalmar meu coração nos momentos desafiadores ao longo desses quatro anos.

À minha orientadora, professora Dra. Rosana Marta Kolb, por acreditar em mim e aceitar me orientar à distância. Por todo apoio, compreensão, ensinamentos e dedicação dispendidos na orientação deste trabalho. Que um dia eu seja uma profissional digna da mesma admiração.

À professora Dra. Silvana de Paula Quintão Scalon, que prontamente me aceitou coorientar. Obrigada por acreditar no meu potencial, por todo apoio, compreensão, ensinamentos e dedicação dispendidos na coorientação deste trabalho. Obrigada por ser essa mãezona e pelos momentos de lazer que tornaram essa jornada mais leve.

À professora Dra. Cláudia Andrea Lima Cardoso, por me ajudar nas análises dos compostos secundários.

Aos meus amigos do GEEP (Grupo de Estudos em Ecofisiologia de Plantas), pela parceria, ajuda nas instalações dos experimentos e análises laboratoriais e por todo o apoio concedido durante o doutorado. Obrigada também pelos momentos de lazer que tornaram essa jornada mais leve.

Ao meu querido e amado esposo, por todo apoio, compreensão, palavras de incentivo e por me ajudar nos momentos que eu mais precisei. Por segurar a barra quando precisei me ausentar para ir a Rio Claro cursar as disciplinas. Obrigada pelo nosso bem mais precioso, nosso filho Tiago, e por ser esse papaizão para ele, cuidando dele enquanto escrevia essa tese.

Ao meu filho Tiago, que chegou durante o doutorado, em meio a pandemia e me trouxe o título de mãe, motivo de muita alegria e força para seguir em frente e me tornar uma pessoa cada vez melhor.

À minha mãe e meus irmãos, por todo apoio, carinho e amor incondicional. Vocês são a minha base. Obrigada por sempre se preocuparem comigo.

Às vovós Maria e Izabel e ao vovô João por cuidarem tão bem do meu filho enquanto eu precisei me ausentar para concluir o doutorado.

Às amigas de Rio Claro, Mariana, Laila, Amanda e Raquel, que me acolheram mesmo sem me conhecer. Obrigada por confiarem em mim, pela hospitalidade sempre que precisei e pela amizade. Vocês foram anjos que Deus colocou no meu caminho.

Aos meus amigos da Comunidade Batista da Paz, pelas palavras de apoio e encorajamento e pelas orações sempre que precisei.

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

Esse trabalho não seria possível sem a ajuda de vocês! Muito obrigada!

RESUMO

Croton floribundus e *C. urucurana* são comumente utilizadas em restauração de florestas, além de possuírem importância medicinal, devido à produção de metabólitos secundários bioativos. Ocorrem em locais com diferentes disponibilidades hídricas do solo, o que pode interferir direta ou indiretamente em seus metabolismos. Com isso, nosso objetivo foi avaliar aspectos do metabolismo primário e secundário dessas duas espécies de *Croton* sob estresse hídrico (déficit e alagamento) e investigar suas capacidades de recuperação após o alagamento. No capítulo 1 objetivamos avaliar alterações metabólicas relacionadas à fotossíntese e defesa antioxidante das duas espécies de *Croton* sob diferentes capacidades de retenção de água do solo (CRAs - 25%, 50%, 75% e 100%) e tempos de avaliação (30, 60 e 90 dias). Todas as plantas de *C. floribundus* cultivadas sob 25% de CRAs morreram antes da avaliação dos 30 dias. Sob 50% de CRAs as plantas sobreviveram, mas não cresceram ao longo dos 90 dias, apresentando redução da capacidade fotossintética, de metabólitos secundários e de sua atividade antioxidante, bem como aumento de prolina e da atividade de enzimas antioxidantes. As plantas de *C. urucurana* sobreviveram sob 25% de CRAs, mas não cresceram. Sob 25 e 50% de CRAs a capacidade fotossintética reduziu significativamente até os 90 dias. As plantas sob 25% de CRAs apresentaram maior redução na quantidade de metabólitos secundários e na atividade antioxidante, e aumento da atividade de enzimas antioxidantes até os 60 dias e posterior redução das enzimas aos 90 dias, com aumento de prolina. Ambas as espécies recuperaram o conteúdo relativo de água nas folhas aos 90 dias. Nossos resultados demonstram que *C. floribundus* é mais sensível ao déficit hídrico, e que o aumento de prolina e da atividade de enzimas antioxidantes podem contribuir para a tolerância à seca em ambas as espécies de *Croton*, contudo o déficit hídrico diminui o conteúdo de compostos secundários em ambas as espécies. No capítulo 2, estudamos o efeito de diferentes tempos de exposição das plantas ao alagamento em relação à sobrevivência e metabolismo primário e secundário das espécies, bem como o potencial de recuperação após cada período de alagamento. Diferentemente de *C. urucurana*, as plantas de *C. floribundus* sobreviveram ao alagamento apenas por 60 dias e ao pós-alagamento desse período. Em ambas as espécies, o alagamento reduziu a capacidade fotossintética, a eficiência fotoquímica do fotossistema II e limitou o crescimento da parte aérea e da raiz, entretanto, esses parâmetros indicaram recuperação das plantas no pós-alagamento. Adicionalmente, o alagamento aumentou o teor dos metabólitos secundários, a atividade antioxidante, o conteúdo de prolina e a atividade das enzimas antioxidantes. Em ambas as espécies não houve aumento da atividade da enzima álcool desidrogenase. Assim, concluímos

que *C. floribundus* é mais sensível ao alagamento quando comparada ao seu par congênico, que os mecanismos de adaptação ao alagamento estão relacionados à plasticidade fenotípica das espécies, incluindo a formação de lenticelas caulinares hipertróficas e raízes adventícias, modificações do metabolismo primário e secundário, e produção de moléculas protetoras como a prolina.

Palavras-chave: inundação, seca, fotossíntese, biomassa, compostos fenólicos, enzimas antioxidantes, prolina.

ABSTRACT

Croton floribundus and *C. urucurana* are commonly used in forest restoration, in addition to having medicinal importance, due to the production of bioactive secondary metabolites. They occur in areas with different soil water availability, which can directly or indirectly interfere with their metabolism. Our objective was to evaluate the primary and secondary metabolism of these two *Croton* species under water stress (deficit and flooding), and to investigate their recovery capacities after flooding. In Chapter 1, we evaluated the metabolic alterations related to photosynthesis and antioxidant defense of the two *Croton* species under different soil water holding capacities (WHC - 25%, 50%, 75%, and 100%) and evaluation times (30, 60, and 90 days). All *C. floribundus* plants grown under 25% of WHC died before the 30-day evaluation. At 50% of WHC, the plants survived, but did not grow over the 90 days, showing reduced photosynthetic capacity, reduced secondary metabolites and antioxidant activity, and increased proline and antioxidant enzyme activity. *C. urucurana* plants survived at 25% of WHC, but did not grow. Under 25 and 50% of WHC, the photosynthetic capacity was significantly reduced up to 90 days. Plants grown at 25% of WHC showed a greater reduction in the amount of secondary metabolites and antioxidant activity, increased activity of antioxidant enzymes up to 60 days, with subsequent reduction of enzymes at 90 days, with a rise in proline. Both species recovered the relative water content in the leaves at 90 days. Our results demonstrate that *C. floribundus* is more sensitive to water deficit, that the increase in proline and antioxidant enzyme activity may contribute to drought tolerance in both *Croton* species, and that the water deficit decreased the content of secondary compounds in both species. In Chapter 2, we studied the effect of different periods of exposure of plants to flooding on their survival and primary and secondary metabolism of species, as well as the potential for post-flood recovery. Unlike *C. urucurana*, *C. floribundus* plants survived the flooding for only 60 days and the post-flooding period. In both species, flooding reduced the photosynthetic capacity, photochemical efficiency of photosystem II and limited the growth of the aerial part and roots; however, these parameters indicated recovery of plants after flooding. Moreover, flooding increased the content of secondary metabolites, antioxidant activity, proline, and the activity of antioxidant enzymes. In both species, no increase was observed in the alcohol dehydrogenase enzyme activity. Thus, *C. floribundus* is more sensitive to flooding compared to its congeneric pair, and the mechanisms of adaptation to flooding are related to the phenotypic plasticity of the species, including the formation of hypertrophic stem lenticels and adventitious roots, changes in primary and secondary metabolism, and production of protective molecules such as proline.

Keywords: antioxidant enzymes, biomass, drought, flood, phenolic compounds, photosynthesis, proline.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1	Das espécies estudadas	11
1.2	Estresse hídrico e metabolismo primário	12
1.3	Estresse hídrico e metabolismo secundário	16
1.4	Questões norteadoras da tese e hipóteses	17
1.5	Estrutura da tese	18
2	OBJETIVO GERAL	19
2.1	Objetivos específicos	19
3	REFERÊNCIAS	20

CAPÍTULO 1: Alterações do metabolismo primário e secundário de duas espécies de <i>Croton</i> em resposta ao déficit hídrico¹		27
Resumo		27
Introdução		28
Material e métodos		30
Material vegetal e procedimento experimental.....		30
Sobrevivência de mudas		31
Parâmetros fotossintéticos		32
Conteúdo relativo de água e prolina		32
Parâmetros de crescimento		33
Análise enzimática e proteína total		33
Compostos do metabolismo secundário e atividade antioxidante		34
Análise estatística		34
Resultados		35
Plantas sobreviventes		35
Parâmetros fotossintéticos		35
Conteúdo relativo de água e de prolina nas folhas		36
Parâmetros de crescimento		37
Atividade enzimática		41
Compostos do metabolismo secundário e atividade antioxidante		42
Discussão		44
Conclusão		47
Referências		48
Material suplementar		56

CAPÍTULO 2: O alagamento afeta a sobrevivência e o metabolismo de duas espécies de <i>Croton</i>?¹	59
Resumo	59
Introdução	60
Material e métodos	63
Material vegetal e procedimento experimental	63
Sobrevivência de mudas e alterações morfológicas	64
Parâmetros fotossintéticos	64
Conteúdo relativo de água e prolina foliar	64
Parâmetros de crescimento	65
Análise enzimática e proteína total	65
Compostos do metabolismo secundário e atividade antioxidante	66
Análise estatística	67
Resultados	67
Mudas sobreviventes e alterações morfológicas	67
Parâmetros fotossintéticos	68
Conteúdo relativo de água e de prolina nas folhas	71
Parâmetros de crescimento	72
Atividade enzimática	74
Compostos do metabolismo secundário e atividade antioxidante	76
Discussão	80
Conclusão	84
Referências	84
Material suplementar	90
CONSIDERAÇÕES FINAIS	94

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Das espécies estudadas

O gênero *Croton* é um dos maiores da família Euphorbiaceae, com cerca de 1200 espécies amplamente distribuídas entre as Américas, África e Ásia (CARUZO et al., 2019; SALATINO et al., 2007). Estudos realizados com algumas espécies de *Croton* têm revelado seu grande potencial para a farmacologia, devido à presença de constituintes químicos como terpenoides, flavonoides e alcaloides (AQUINO et al., 2017; CORDEIRO et al., 2012; ROCHA et al., 2008; COSTA et al., 2007). Além dos flavonoides, outros compostos fenólicos têm sido frequentemente relatados, como os lignoides e as proantocianidinas (LOPES et al., 2012).

Além de apresentarem atividades farmacológicas, muitas espécies de *Croton* crescem, predominantemente, em locais perturbados, tais como beira de estradas, margem de rios e clareiras de matas (LIMA e PIRANI, 2008). Essas e outras características ecológicas, como o crescimento rápido, a produção massiva de flores e frutos durante a maior parte do ano, fazem dos membros do gênero candidatos ideais para a restauração de florestas degradadas (DURIGAN et al., 2002).

Croton urucurana Baillon é conhecida popularmente como sangra d'água, pau de sangue e urucurana. É uma árvore de crescimento rápido, podendo ser encontrada nos seguintes domínios fitogeográficos: Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica. É abundante em diversas formações florestais brasileiras, como Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila, e principalmente Floresta Ciliar ou de Galeria, e com ampla distribuição geográfica, ocorrendo no Norte (Acre, Amazonas, Pará, Rondônia, Tocantins), Nordeste (Alagoas, Bahia, Maranhão), Centro-Oeste (Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso), Sudeste (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo) e Sul (Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul) do Brasil (CORDEIRO et al., 2015). Tolerância encharcamento e inundações, mas ocorre também em clareiras e bordas de mata, em terrenos secos de encosta, sendo resistente a geadas fracas (DURIGAN et al., 2002). A espécie é utilizada em reflorestamentos com finalidade de recuperação de áreas, como sombreadora de espécies mais tardias, especialmente na composição de matas ciliares, em solos secos, mesmo em regiões de cerradão (DURIGAN et al., 2002).

A espécie é etnofarmacologicamente usada como anti-hemorrágica, anti-inflamatória, antisséptica, antiviral e cicatrizante (PASA et al., 2005; RANDAU et al., 2002). Cordeiro et al. (2016) avaliaram o extrato metanólico da casca de *C. urucurana* e este apresentou atividade anti-inflamatória e antinociceptiva. Os autores concluíram que esses efeitos podem estar

relacionados com a presença de alcaloides e/ou flavonoides no extrato. Os flavonoides são úteis no tratamento da inflamação, principalmente devido a sua capacidade de regular a atividade de enzimas e a síntese de substâncias envolvidas nesse processo (COUTINHO et al., 2009). *C. urucurana* também possui atividade antiaderente (BARBIERI et al., 2014), antiulcerogênica (CORDEIRO et al., 2012), antifúngica (GURGEL et al., 2005), antibacteriana (SOLDERA et al., 2010), entre outras.

Croton floribundus Spreng, conhecida popularmente como capixingui, é uma planta arbórea cuja madeira é indicada para carpintaria e tabuado em geral (RAMOS et al., 2008). É nativa do Brasil, ocorrendo na Mata Atlântica, em área antrópica, Floresta Ciliar ou de Galeria, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila. Tem ampla distribuição geográfica, ocorrendo no Nordeste (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco), Centro-Oeste (Distrito Federal, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso), Sudeste (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo) e Sul (Paraná) do Brasil (CORDEIRO et al., 2015). As flores são melíferas e a árvore é útil para composição de plantios mistos em reflorestamentos de áreas degradadas, em sistemas agroflorestais e silviagrícolas (CARVALHO, 2014). Além disso, tem sido usada como medicinal devido à presença de metabólitos secundários (NICODEMO et al., 2016). Nesse contexto, Uchôa et al. (2013) isolaram dois tipos de diterpenos da raiz de *C. floribundus* e estes apresentaram atividade citotóxica frente a linhagens de células tumorais. Adicionalmente, Medina et al. (2009) avaliaram a atividade moluscicida dos extratos de *C. floribundus* e os resultados indicaram que as folhas e a casca apresentam agentes moluscicidas.

1.2 Estresse hídrico e metabolismo primário

As plantas em seu ambiente natural estão sujeitas a condições adversas, passando por períodos de estresse breves ou duradouros (GURURANI et al., 2015; HENRIQUE et al., 2010). Além disso, devido às mudanças climáticas globais, causadas por atividades antropogênicas, como desmatamento e aumento do efeito estufa, a distribuição e a frequência das chuvas têm variado nos últimos anos, e isso pode afetar a atividade fisiológica das plantas em suas diferentes fases de crescimento (MENEZES-SILVA et al., 2019).

Entre os habitats mais ameaçados pelas mudanças climáticas, estão os hotspots de biodiversidade, como a Mata Atlântica, local de ocorrência de *C. urucurana* e *C. floribundus*. Apenas 11,6% da cobertura natural da vegetação permanecem, e em um estado intensamente fragmentado, o que resulta em alta vulnerabilidade desse bioma às mudanças climáticas (SCARANO e CEOTTO, 2015). Além disso, esses fragmentos ocorrem em declives

acentuados, dominados por pedoformas côncavas e convexas, capazes de alterar as condições locais do microclima (MEDEIROS et al., 2020).

Outro hotspot de ocorrência de *C. urucurana* é a savana brasileira (Cerrado). Esta é composta de um mosaico de fisionomias que variam de campos abertos a florestas fechadas. Mas ao contrário da vegetação típica do Cerrado, onde arbustos e pequenas árvores são submetidos a uma longa estação seca, florestas ribeirinhas e de galeria têm maior disponibilidade de água no solo ao longo do ano (KISSMANN et al., 2012). Nesse bioma, *C. urucurana* é encontrada tanto em matas de galeria quanto em clareiras e bordas de matas e em terrenos secos de encosta (DURIGAN et al., 2002), ocorrendo, portanto, em solos com diferentes disponibilidades hídricas. Essas diferentes disponibilidades hídricas no solo podem interferir direta ou indiretamente no metabolismo das plantas, e a compreensão dos processos fisiológicos e dos mecanismos de adaptação e aclimação a estresses ambientais é de grande importância para a agricultura e o ambiente (CAMPELO et al., 2018).

Diante deste cenário, as adaptações morfofisiológicas das plantas têm se tornado alvo de pesquisas, entretanto, mais estudos são necessários, pois as espécies desenvolvem características próprias que podem influenciar no seu desenvolvimento. Além da variabilidade genética, a adaptabilidade das plantas a condições de estresse é influenciada pela duração e magnitude do mesmo (FAROOQ et al., 2014).

A água é essencial para o desenvolvimento das plantas e sua falta ou excesso pode causar estresse hídrico e a capacidade das plantas de tolerar a seca ou o alagamento envolve mecanismos de aclimação e adaptação que resultam de eventos integrados que ocorrem em diferentes níveis de organização. Em condições de baixa disponibilidade de água no solo, vários processos metabólicos das plantas podem ser influenciados. Se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte, o potencial hídrico da folha diminui, ocorre fechamento dos estômatos, redução da condutância estomática e transpiração, e redução da fotossíntese, resultando no declínio da taxa de crescimento (SASANI et al., 2021; PADILHA et al., 2016; ALBUQUERQUE et al., 2013; SCALON et al., 2011).

Quando a queda fotossintética é atribuída à limitação estomática, ocorre um declínio na concentração interna de CO_2 (C_i), devido a menor capacidade da planta de obtê-lo, em contrapartida, se a C_i aumenta concomitantemente ao declínio na taxa de fotossíntese, as mudanças na fotossíntese são atribuídas principalmente à limitação não estomática (LIU et al., 2014). No caso de limitações não estomáticas, a fotossíntese pode diminuir por diferentes fatores, tais como, pela diminuição do teor e da atividade da enzima ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), pela diminuição dos pigmentos fotossintéticos, como

clorofila e carotenoides, inibição do transporte fotossintético de elétrons e da fosforilação fotossintética, desordens metabólicas de oxigênio ativo, aumento de etileno e outros hormônios (LIU et al., 2014; SILVA et al., 2014).

Em algumas plantas lenhosas, que apresentam fortes reduções em condutância estomática e transpiração quando expostas ao déficit hídrico, a ascensão de seiva pode ser favorecida pela síntese ou pelo acúmulo de solutos osmoticamente ativos nas células. Dentre eles, destacam-se a prolina e outros aminoácidos (KUDOYAROVA et al., 2013; REDDY et al., 2004; TAMURA et al., 2003). A prolina é conhecida como agente osmorregulador em muitas espécies de plantas, e o seu acúmulo diminui o potencial hídrico foliar (Ψ_w), o que aumenta a capacidade de absorção de água das plantas e atenua os efeitos do déficit hídrico no conteúdo relativo de água da planta (HABERMANN et al., 2008; PAGTER et al., 2005). Nesse contexto, Silva et al. (2004) observaram que na estação seca, *Croton campestris* apresentou baixa taxa de transpiração e maiores concentrações de prolina nas folhas.

Sob estresse hídrico severo, as plantas frequentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por decréscimo significativo no funcionamento dos fotossistemas (RODRIGUES et al., 2019; ARAÚJO e DEMINICIS, 2009); além disso, o estresse hídrico leva à formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), que apesar de possuírem papel chave nos mecanismos de percepção e consequentemente fuga ao estresse em espécies de plantas tolerantes, estão associadas a danos às células e tecidos das espécies de plantas com algum nível de suscetibilidade (SANTOS et al., 2022). Para controle do nível de EROs e proteção celular, os tecidos vegetais utilizam-se de sistemas enzimáticos, compostos pelas enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX) e do guaiacol (POD), glutathione redutase (GR) e polifenoloxidase (PPO) (AMARAL et al. 2021; CANDAN e TARHAN 2012). Moraes et al. (2015) estudando *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) observaram que o déficit hídrico induzido por polietilenoglicol (PEG) aumentou a atividade das enzimas SOD e CAT.

Além dos sistemas enzimáticos, as plantas se utilizam de sistemas não enzimáticos, como glutathione, ácido ascórbico e compostos fenólicos (BARBOSA et al., 2014). Dentre as diversas classes de substâncias antioxidantes de ocorrência natural, os compostos fenólicos têm recebido muita atenção, sobretudo por inibirem a peroxidação lipídica e a lipooxygenase *in vitro* (SOUZA et al., 2007). A atividade antioxidante de compostos fenólicos deve-se principalmente às suas propriedades redutoras e estrutura química (KHATER et al. 2019; AQUINO et al., 2017; CHUN et al., 2005; ZHENG e WANG, 2001). A biossíntese e o acúmulo de polifenóis e outros metabólitos secundários em plantas são considerados respostas evolutivas das vias bioquímicas

sob influências ambientais desfavoráveis, como o estresse hídrico (SELMAR e KLEINWÄCHTER, 2013).

Por outro lado, o excesso de água no solo gera um ambiente com pouca disponibilidade de oxigênio para as raízes das plantas. Estas podem evitar o estresse facilitando a entrada de oxigênio para seus tecidos por meio de lenticelas hipertrofiadas, estruturas caulinares que proporcionam maior superfície de contato com a atmosfera (MARCÍLIO et al., 2019; KOLB et al., 1998). A deficiência de oxigênio também pode levar a mudanças no metabolismo respiratório das raízes (KREUZWIESER et al., 2004), como a aceleração da glicólise com produção de etanol, principalmente. O etanol é o produto final da fermentação alcoólica, catalisada pela enzima álcool desidrogenase (ADH). Joly (1982) estudando *Sebastiania commersoniana* (Euphorbiaceae) observou significativo aumento na atividade da ADH e no nível de etanol em raízes de plantas inundadas.

Além dessas características, as raízes tendem a crescer próximas à superfície do solo, e consequentemente, não exploram totalmente o volume de solo (SOUZA et al., 2013). Assim, uma das estratégias de uma espécie para se manter viva em habitats temporariamente inundados é o desenvolvimento de raízes longas ou maior acúmulo de biomassa nas mesmas, o que pode ser um fator decisivo, que define a composição de espécies nesses habitats, visto que raízes mais profundas são mais resistentes a condição de pós-alagamento, quando a disponibilidade hídrica é normalizada (LOPEZ e KURSAR, 2003), favorecendo assim a sobrevivência dos indivíduos.

Durante o alagamento também é possível verificar a produção de espécies reativas ao oxigênio (EROs). As EROs são originadas pelo metabolismo aeróbio, e em pequenas quantidades tem função de sinalizar a hipóxia, além de participarem no processo de morte celular programada e formação de aerênquima (VOESENEK e BAILEY-SERRES, 2015). No entanto, o desequilíbrio entre a produção e o consumo de EROs pode afetar a sobrevivência da célula vegetal, principalmente pela oxidação de lipídios, proteínas de membrana e ácidos nucleicos, de modo que a proteção celular é ativada por meio, principalmente, de um sistema enzimático antioxidante, como por exemplo a superóxido dismutase e peroxidase (WU et al., 2022; IRFAN et al., 2010). Entre as principais EROs que causam danos ao nível celular, podemos citar o radical superóxido (O_2^-), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila (OH^-) (WU et al., 2022; APEL e HIRT, 2004).

Estresse adicional pode ocorrer quando as plantas são desalagadas (reaeradas), período em que também pode haver o acúmulo de EROs. Segundo Bartosz (1997), plantas com capacidade antioxidante intensificada têm mais condições de tolerar diversos tipos de estresse.

Assim, a capacidade de tolerar o estresse oxidativo é considerada um fator importante para a proteção contra diferentes estresses ambientais, como o que ocorre logo após o alagamento. Portanto, é importante verificar não só a capacidade de sobrevivência das plantas ao alagamento em si, mas também a capacidade de recuperação de suas atividades fisiológicas após esse período.

1.3 Estresse hídrico e metabolismo secundário

As alterações no metabolismo primário, e em processos essenciais, tais como fotossíntese, mobilização de reservas e crescimento, em função da falta ou excesso de água, podem levar a modificações no metabolismo secundário (GOBBO-NETO e LOPES, 2007).

Os produtos do metabolismo secundário desempenham várias funções importantes nas plantas, como a defesa contra ataques de patógenos, herbívoros, competição entre plantas e atração de organismos benéficos, como polinizadores, dispersores de sementes e microrganismos simbiotes. Além disso, possui ação protetora em relação a estresses abióticos, como aqueles associados com mudanças de temperatura, conteúdo de água, níveis de luz e deficiência de nutrientes minerais (PERES, 2004).

Em plantas medicinais, a menor disponibilidade hídrica no solo, por exemplo, pode causar significantes alterações no acúmulo e composição de compostos específicos. Segundo Selmar e Kleinwächter (2013), as concentrações de metabólitos secundários aumentam significativamente em plantas em condições de seca. Mas isso depende da intensidade do estresse e de seu tempo de duração, sendo que estresses de curto prazo parecem levar a uma produção aumentada, enquanto que nos de longo prazo é observado um efeito oposto (HORNER, 1990). Trabalhos que avaliaram a resposta de plantas medicinais submetidas ao estresse hídrico demonstraram significativa influência na produção de compostos secundários (ALVARENGA et al., 2011; BORTOLO et al., 2009; CARVALHO et al., 2003).

Existe uma grande quantidade de metabólitos secundários já identificados, e esses se dividem em três grandes grupos que se diferenciam quimicamente entre si, sendo eles: terpenos, compostos fenólicos e compostos nitrogenados (SOUSA e SOUSA, 2017). Os compostos fenólicos, presentes no gênero *Croton*, bem como em outras plantas, são divididos em flavonoides e não flavonoides e desempenham importantes funções nos vegetais como, defesa contra insetos e microrganismos fitopatogênicos, além de protegerem os vegetais contra estresses abióticos (SILVA, 2014; FARAH et al., 2006).

Além de desempenharem importantes funções nas plantas, o interesse nos metabólitos secundários tem aumentado devido à grande importância que possuem na indústria

farmacêutica, alimentícia, de bebidas, perfumaria e cosméticos (HOSTETTMAN et al., 2003). Entretanto, ainda são necessários estudos que integrem conhecimentos sobre fisiologia, bem como química de produtos naturais, como forma de identificar os compostos naturais, compreender os fatores que interferem no crescimento e no desenvolvimento de plantas que produzem princípios ativos que possuem diferentes interesses.

1.4 Questões norteadoras da tese e hipóteses

Diante do exposto, as seguintes questões nortearam o desenvolvimento desta tese:

- 1- Plantas de *Croton floribundus* e *C. urucurana* são capazes de sobreviver ao déficit hídrico, com diferentes intensidades, e ao alagamento por 90 dias?
- 2- As respostas morfofisiológicas das plantas aos estresses diferem entre as espécies em estudo?
- 3- Quais são as características morfofisiológicas das plantas que permitem que este par congênico possa habitar em locais com distinta disponibilidade hídrica?
- 4- A produção de compostos secundários foliares será afetada pelos estresses?

Hipóteses:

- 1- A capacidade de sobreviver ao déficit hídrico dependerá do conteúdo relativo de água do solo (intensidade da deficiência) e do tempo de exposição a essa condição, do mesmo modo, a capacidade de sobreviver ao alagamento dependerá do tempo de exposição. Acreditamos que ambas as espécies sofram com o déficit hídrico mais severo (conteúdo relativo de água no solo menor que 50%) e que resistam ao alagamento, já que são naturalmente encontradas em ambientes sujeitos ao alagamento;
- 2- As respostas morfofisiológicas das mudas sob estresse irão diferir entre as espécies afetando a capacidade de crescimento e mudas sobreviventes;
- 3- Acreditamos que as espécies apresentem certa plasticidade, que inclua modificações do metabolismo enzimático (aumento da atividade de ADH em plantas alagadas e da atividade de enzimas antioxidantes em plantas com deficiência hídrica ou reaeradas após alagamento) e produção de moléculas protetoras (prolina sob déficit hídrico) pelas plantas de *C. urucurana* e *C. floribundus*, propiciando sua sobrevivência sob estresse e recuperação de seu crescimento após período de alagamento;
- 4- Acreditamos que ocorra alteração no teor de compostos secundários, com aumento sob condições mais amenas de estresse e decréscimo em condições mais severas de estresse.

1.5 Estrutura da tese

Esta tese é composta por dois capítulos, sendo que o primeiro visa avaliar os metabolismos primário e secundário de *C. floribundus* e *C. urucurana* sob diferentes capacidades de retenção de água do solo (CRAs - 25%, 50%, 75% e 100%) e tempos de avaliação (30, 60 e 90 dias). O segundo visa avaliar o efeito de diferentes tempos de exposição ao alagamento (30, 60 e 90 dias) sobre a sobrevivência e metabolismos primário e secundário desse par congênico, bem como seu potencial de recuperação após cada período de alagamento. Esses capítulos estão no formato de artigo, portanto, estão nas normas da revista a qual serão submetidos.

3 REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.
- AQUINO, V. V. F., COSTA, J. G. M., ANGÉLICO, E. C., MEDEIROS, R. S., LUCENA, M. D. F. A., RODRIGUES, O. G. Metabólitos Secundários e ação antioxidante de *Croton heliotropiifolius* e *Croton blanchetianus*. *Acta Brasiliensis*, v. 1, n. 3, p. 28-31, set. 2017.
- ALVARENGA, I. C. A.; VALADARES, R. V.; MARTINS, E. R.; OLIVEIRA, F. G.; FIGUEIREDO, L. S. D.; KOBAYASHI, M. K. Water stress before harvest of pepper-rosmarin. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 46, n. 7, p. 706-711, 2011.
- AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; NÓIA JÚNIOR, R. S.; FONSECA, M. D. S.; TOLEDO, J. V.; XAVIER, T. M. T.; OLIVEIRA, B. S.; MARTÍNEZ, M.F.; JERÔNIMO JÚNIOR, R. A. C.; GONÇALVES, E. O. Ecophysiology of *Pilocarpus microphyllus* in response to temperature, water availability and vapour pressure deficit. *Trees*, v. 35, p. 543–555, 2021.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, v. 55, p. 373-399, 2004.
- ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese. *Revista Brasileira de Biociências*, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.
- BARBIERI, D. S. V.; TONIAL, F.; LOPEZ, P. V. A.; MAIA, B. H. L. N. S.; SANTOS, G. D.; RIBAS, M. O.; GLIENKE, C.; VICENTE, V. A. Antiadherent activity of *Schinus terebinthifolius* and *Croton urucurana* extracts on *in vitro* biofilm formation of *Candida albicans* and *Streptococcus mutans*. *Archives of Oral Biology*, v. 59, p. 887-896, 2014.
- BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciência Rural*, v. 44, n. 3, p. 453-460, 2014.
- BARTOSZ, G. Oxidative stress in plants. *Acta Physiologia Plantarum*, v. 19, n. 1, p. 47-64, 1997.
- BORTOLO, D.; MARQUES, P.; PACHECO, A. Teor e rendimento de flavonoides em calêndula (*Calendula officinalis* L.) cultivada com diferentes lâminas de irrigação. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, v. 11, n. 4, p. 435-441, 2009.
- CAMPELO, D. H.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; BEZERRA, A. M. E.; ARAÚJO, J. D. M.; NEVES, A. L. R.; SOUSA, C. H. C. Características morfofisiológicas foliares e estado nutricional de seis espécies lenhosas em função da disponibilidade de água no solo. *Ciência Florestal*, v. 28, n. 3, p. 924-936, 2018.

- CANDAN, N.; TARHAN, L. Tolerance or sensitivity responses of *Mentha pulegium* to osmotic and water logging stress in terms of antioxidant defense systems and membrane lipid peroxidation. *Environmental Experimental Botany*, v. 75, p. 83-88, 2021.
- CARUZO, M. B. R.; PEREIRA, A. P. N.; CORDEIRO, I. *Croton* (Euphorbiaceae) in the State of São Paulo, Brazil: an update. *Hoehnea*, n. 46, v. 1, p. 1-7, 2019.
<https://doi.org/10.1590/2236-8906-91/2018>
- CARVALHO, L. M. D.; CASALI, V. W. D.; DE SOUZA, M. A.; CECON, P. R. Disponibilidade de água no solo e crescimento de artemísia. *Horticultura Brasileira*, v. 21, n. 4, p. 726-730, 2003.
- CARVALHO, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2014. v. 5, p. 497-505.
- CHUN, S. S.; VATTEM, D. A.; LIN, Y. T.; SHETTY, K. Phenolic antioxidants from clonal oregano (*Origanum vulgare*) with antimicrobial activity against *Helicobacter pylori*. *Process Biochemistry*, v. 40, p. 809-816, 2005.
- CORDEIRO, K. W.; PINTO, L. A.; FORMAGIO, A. S. N.; ANDRADE, S. F.; KASSUYA, C. A. L.; FREITAS, K. C. Antiulcerogenic effect of *Croton urucurana* Baillon bark. *Journal of Ethnopharmacology*, v. 143, p. 331–337, 2012.
- CORDEIRO, K. W.; FELIPE, J. L.; MALANGE, K. F.; PRADO, P. R.; FIGUEIREDO, P. O.; GARCEZ, F. R.; FREITAS, K. C. Anti-inflammatory and antinociceptive activities of *Croton urucurana* Baillon bark. *Journal of Ethnopharmacology*, v. 183, p. 128–133, 2016.
- CORDEIRO, I.; SECCO, R.; CARNEIRO-TORRES, D. S.; LIMA, L. R. DE, CARUZO, M.B.R., BERRY, P., RIINA, R., SILVA, O.L.M, SILVA, M.J.DA, SODRÉ, R.C. 2015. *Croton* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB17546>>.
- COSTA, M. P.; MAGALHÃES N. S. S.; GOMES, F. E. S.; MACIEL, M. A. M. Uma revisão das atividades biológicas da transdesidrocrotonina, um produto natural obtido de *Croton cajucara*. *Revista Brasileira Farmacognosia*, v. 17, p. 275-286, 2007.
- COUTINHO, M. A. S.; MUZITANO, M. F.; COSTA, S. S. Flavonoides: potenciais agentes terapêuticos para o processo inflamatório. *Revista Virtual de Química*, v. 1, n. 3, p. 241-256, 2009.
- DURIGAN, G.; FIGLIOLIA, M. B.; KAWABATA, M.; GARRIDO, M. A. O.; BAITELLO, J. B. *Sementes e mudas de árvores tropicais*. 2. ed. São Paulo: Instituto Florestal, 2002. 65 p.
- FARAH, A.; MONTEIRO, M. C.; CALADO, V.; FRANCA, A.; TRUGO, L. C. Correlation between cup quality and chemical attributes of Brazilian coffee. *Food Chemical*, v. 98, p. 373-380, 2006.
- FAROOQ, M.; HUSSAIN, M.; SIDDIQUE, KHM. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, v. 33, p. 331–349, 2014.

GOBBO-NETO, L.; LOPES, N. P. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. *Química Nova*, v. 30, n. 2, p. 374, 2007.

GURGEL L. A.; SIDRIM, J. J.; MARTINS, D. T.; CECHINEL, F. V.; RAO, V. S. In vitro antifungal activity of dragon's blood from *Croton urucurana* against dermatophytes. *Journal of Ethnopharmacology*, v. 28, p. 409-12, 2005.

GURURANI, M. A.; VENKATESH, J.; TRAN, L. S. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Molecular Plant*, v. 8, p. 1304-1320, 2015.

HABERMANN G.; MACHADO S. R.; GUIMARÃES, V. F.; RODRIGUES, J. D. Leaf heliotropism in *Styrax camporum* Pohl. from the Brazilian cerrado—distinct gas exchange and leaf structure, but similar leaf temperature and water relations. *Brazilian Journal of Plant Physiology* v. 20, p. 71–83, 2008.

HENRIQUE, P. C.; ALVES, J. D.; GOULART, P. F. P.; DEUNER, S.; SILVEIRA, N. M.; ZANANDREA, I.; CASTRO, E. M. Características fisiológicas e anatômicas de plantas de sibipiruna submetidas à hipóxia. *Ciência Rural*, v. 40, n. 1, p. 70-76, 2010.

HORNER, J. D. Nonlinear effects of water deficits on foliar tannin concentration. *Biochemistry*, n. 18, p. 211-213, 1990.

HOSTETTMAN, K.; QUEIROZ, E. F.; VIEIRA, P. C. Princípios ativos de plantas superiores. São Carlos: UFSCar, 2003.

IRFAN, M.; HAYAT, S.; HAYAT, Q.; AFROZ, S.; AHMAD, A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. *Protoplasma*, vol. 241, n. 1, p. 3-17, 2010.

JOLY, C. A. 1982. Flooding tolerance mechanisms of some brazilian trees. PhD. Thesis, University of St. Andrews, Scotland.

KHATER, M.; RAVISHANKAR, D.; GRECO, F.; OSBORN, H. M. Metal complexes of flavonoids: their synthesis, characterization and enhanced antioxidant and anticancer activities. *Future Medicinal Chemistry*, v. 11, n. 21, p. 2845-2867, 2019.

KISSMANN, C.; TOZZI H. H.; MARTINS, S.; HABERMANN, G. Germination performance of congeneric *Styrax* species from the Cerrado sensu lato areas and their distribution pattern in different physiognomies. *Flora*, v. 207, p. 673-681, 2012.

KOLB, R. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, P. C.; CORREA, G. T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith and Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 21, p. 305-312, 1998.

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

- KUDOYAROVA, G. R.; KLOLODOVA, V. P.; VESELOV, D. S. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. *Journal Plant Physiology*, v. 60, p. 165-175, 2013.
- LIMA, L. R.; PIRANI, J. R. Revisão taxonômica de *Croton* sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax (Euphorbiaceae s.s.). *Biota Neotropica*, v. 82, p. 177- 231, 2008.
- LIU, Z. B.; CHENG, R. M.; XIAO, W. F.; GUO, Q. S.; WANG, N. Effect of off-Season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. *PloS One*, v. 9, n. 9, p. 1-9, 2014.
- LOPES, E. L.; NETO, M. A.; SILVEIRA, E. R.; PESSOA, O. D. L.; BRAZ-FILHO, R. Flavonoides e sesquiterpenos de *Croton pedicellatus* Kunth. *Química Nova*, v. 35, n. 11, p. 2169-2172, 2012.
- LOPEZ, O. R.; KURSAR, T. A. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia*, v. 136, n. 2, p. 193–204, 2003.
- MARCÍLIO, T.; BARBEIRO, C.; FIRMINO, T. P.; ROMAGNOLO, M. B.; SOUZA, L. A.; PASTORINI, L. H. Flooding and submersion-induced morphological and physiological adaptive strategies in *Lonchocarpus cultratus*. *Aquatic Botany*, v. 159, p. 103146, 2019.
- MEDEIROS, A. S.; PEREIRA, M. G.; FREO, V. A.; BRAZ, D. M. Pedoforms Microclimate and Seasonal Forest Structure in Médio Vale do Paraíba. *Floresta e Ambiente*, v. 27, n. 1, p. 1-10, 2020.
- MEDINA, J. M.; PEIXOTO, J. L. B.; SILVA, A. A.; HARAGUCHI, S. K.; FALAVIGNA, D. L. M.; ZAMUNER, M. L. M.; SARRAGIOTTO, M. H.; VIDOTTI, G. J. Evaluation of the molluscicidal and *Schistosoma mansoni* cercariae activity of *Croton floribundus* extracts and kaurenoic acid. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, v. 19, n. 1b, p. 207-211, 2009.
- MENEZES-SILVA, P. E.; LORAM-LOURENÇO, L.; ALVES, R. D. F. B.; SOUSA, L. F.; ALMEIDA, S. E. S.; FARNESE, F. S. Different ways to die in a changing world: Consequences of climate change for tree species performance and survival through an ecophysiological perspective. *Ecology and Evolution*, v.9, p. 11979-11999, 2019.
- MORAES, P. F.; LAAT, D. M.; SANTOS, M. E. A. H. P.; COLOMBO, C. A.; KIIHL, T. Expressão gênica diferencial em genótipos de mamona (*Ricinus communis* L.) submetidos a déficit hídrico induzido por PEG. *Bragantia*, v. 74, n. 1, p. 25-32, 2015.
- NICODEMO, M. L. F.; MULLER, M. D.; CARPANEZZI, A. A.; PORFÍRIO-DA-SILVA, V. Allometric models for estimating aboveground biomass and biomass allocation of capixingui trees (*Croton floribundus* Spreng.) in an agrisilvicultural system. *Revista Árvore*, v. 40, n. 2, p. 279-288, 2016.
- PADILHA, N. S.; SILVA, C. J.; PEREIRA, S. B.; SILVA, J. A. N.; HEID, D. M.; BOTTEGA, S. P.; SCALON, S. P. Q. Crescimento inicial do pinhão-mansão submetido a diferentes regimes hídricos em Latossolo Vermelho Distrófico. *Ciência Florestal*, v. 26, n. 2, p. 513-521, 2016.

PAGTER, M.; BRAGATO, G.; BRIX, H. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, v. 81, p. 285-299, 2005.

PASA, M. C.; SOARES, J. J.; GUARIM NETO, G. Estudo etnobotânico na comunidade de Conceição-Açu (alto da bacia do rio Aricá Açu, MT, Brasil). *Acta Botânica Brasílica*, v. 19, n. 2, p. 195-207, 2005.

PERES, L. (2004) *Metabolismo secundário*. Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP, 1-26p.

RAMOS, V. S.; DURIGAN, G.; FRANCO, G. A. D. C.; SIQUEIRA, M. F.; RODRIGUES, R. R. *Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: guia de identificação de espécies*. 1. ed. São Paulo: EDUSP, 2008. v. 1, 312 p.

RANDAU, K. P.; XAVIER, H. S.; DIMECH, G. S.; WANDERLEY, A. G. Avaliação preliminar da atividade farmacológica (antiespasmódica e antiulcerogênica) do extrato aquoso bruto de *Croton rhamnifolius* H.B.K. e *Croton rhamnifolioides* Pax & Hoffm. (Euphorbiaceae). *Revista Lecta*, v. 20, n. 1, p. 61-68, 2002.

REDDY, A. R.; CHAITANYA, K. V.; VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, v. 161, p. 1189-1202, 2004.

RODRIGUES, A. L.; BERTHOLDI, A. A. S.; MANTOAN, L. P. B.; FRANCO, D. M.; HABERMANN, G.; ALMEIDA, L. F. R. Seasonal dynamics of the water relations and photochemical efficiency of *Copaifera langsdorffii* Desf. co-occurring in savanna and seasonal forest. *Acta Physiologiae Plantarum* v. 41, p. 1-12, 2019

ROCHA, F. F.; NEVES, E. M. N.; COSTA, E. A.; MATOS, L. G.; MÜLLER, A. H.; GUILHON, G. M. S. P.; CORTES, W. S.; VANDERLINDE, F. A. Evaluation of antinociceptive and antiinflammatory effects of *Croton pullei* var. *glabrior* Lanj. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia*, v. 18, p. 344-349, 2008.

SALATINO, A.; SALATINO, M. L. F.; NEGRI, G. Traditional uses, chemistry and pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, v. 18, n. 1, p. 11-33, 2007.

SANTOS, J. S.; PONTES, M. S.; ARRUDA, G. J.; CAIRES, A. R. L.; LIMA, S. M.; ANDRADE, L. H. C.; BUENO, M. L.; SILVA, V. F. B.; GRILLO, R.; SANTIAGO, E. F. Ecological aspects of aquatic macrophytes for environmental pollution control: An eco-remedial approach. In: *Phytoremediation Technology for the Removal of Heavy Metals and Other Contaminants from Soil and Water*. 2022. p. 497-523.

SASANI, N.; PÂQUES, L. E.; BOULANGER, G.; SINGH, A. P.; GIERLINGER, N.; ROSNER, S.; BRENDDEL, O. Physiological and anatomical responses to drought stress differ between two larch species and their hybrid. *Trees*, v. 35, p. 1467–1484, 2021.

- 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.
- SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and conservation*, v. 24, p. 2319–2331, 2015.
- SELMAR, D.; KLEINWÄCHTER, M. Influencing the product quality by deliberately applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. *Industrial Crops and Products*, v. 42, p. 558-566, 2013.
- 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, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; NETO, A. D. A.; BRITO, J. Z.; CABRAL, E. L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, v. 59, n. 2, p. 201-205, 2004.
- SOLDERA, C. C.; ZANELLA, G. N.; FRASSON, A. P. Z. Avaliação da atividade antibacteriana de *Croton urucurana*. *Revista Contexto & Saúde*, v. 10, n. 19, p. 25-31, 2010.
- SOUSA, C. M. M.; SILVA, H. R.; VIEIRA-JR., G. M.; AYRES, M. C. C.; COSTA, C. L. S.; ARAÚJO, D. S.; CAVALCANTE, L. C. D.; BARROS, E. D. S.; ARAÚJO, P. B.; BRANDÃO, M. S.; CHAVES, M. H. Fenóis totais e atividade antioxidante de cinco plantas medicinais. *Química Nova*, v. 30, n. 2, p. 351-355, 2007.
- SOUZA, T. C.; SOUZA, E. D.; DOUSSEAU, S.; CASTRO, E. M.; MAGALHAES, P. C. Seedlings of *Garcinia brasiliensis* (Clusiaceae) subjected to root flooding: physiological, morphoanatomical, and antioxidant responses to the stress. *Aquatic Botany*, v. 111, p. 43–49, 2013.
- SOUSA, R. F.; SOUSA, J. A. Metabólicos secundários associados a estresse hídrico e suas funções nos tecidos vegetais. *Revista Brasileira de Gestão Ambiental*, v. 11, n. 1, p. 01-08, 2017.
- TAMURA, T.; HARA, K.; YAMAGUCHI, Y.; KOIZUMI, N.; SANO, H. Osmotic stress tolerance of transgenic tobacco expressing a gene encoding a membrane located receptor-like protein from tobacco plants. *Plant Physiology*, v. 131, p. 454-62, 2003.
- UCHÔA, P. K. S.; SILVA JR, J. N.; SILVEIRA, E. R.; LIMA, M. A. S. Trachylobane and kaurane diterpenes from *Croton floribundus* Spreng. *Química Nova*, v. 36, n. 6, p. 778-782, 2013.
- VOESENEK L. A. C. J.; BAILEY-SERRES J. Flood adaptive traits and processes: an overview. *New Phytologist*, v. 206, n. 1, p. 57-73, 2015.
- WU, J.; WANG, J.; HUI, W.; ZHAO, F.; WANG, P.; SU, C.; GONG, W. Physiology of plant responses to water stress and related genes: A review. *Forests*, v. 13, p. 1-16, 2022.

ZHENG, W.; WANG, S. Y. Antioxidant activity and phenolic compounds in selected herbs. *Journal Agricultural and Food Chemistry*, v. 49, p. 5165–5170, 2001.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As respostas morfofisiológicas à seca e ao alagamento diferem entre as espécies estudadas, ainda que estas compartilhem, em algum momento, o mesmo habitat natural.

Ambas as espécies apresentam certa tolerância ao déficit hídrico moderado e ao alagamento, entretanto, *C. floribundus* é mais sensível à seca e ao alagamento do que *C. urucurana*, pois plantas expostas a 25% da CRAs não sobreviveram, como também não toleraram o alagamento por 90 dias.

As duas espécies de *Croton* apresentam plasticidade adaptativa à seca e ao alagamento, representada por modificações no metabolismo primário, como o aumento da atividade de enzimas antioxidantes (que auxiliou na redução dos efeitos gerados pelos estresses), e produção de moléculas protetoras como a prolina. Ambas as espécies também apresentam alterações no metabolismo secundário, porém, os efeitos dos estresses foram opostos no teor de metabólitos secundários. Assim, sob seca houve decréscimo no teor de compostos fenólicos, alcaloides, flavonoides e atividade antioxidante. Sob alagamento houve aumento desses compostos e da atividade antioxidante. Adicionalmente, plantas de *C. floribundus* e *C. urucurana* apresentam modificações morfológicas sob alagamento, como o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas nos caules e produção de raízes adventícias, que estão relacionadas com a melhor eficiência das trocas gasosas sob hipoxia.

Os resultados obtidos na presente tese fornecem dados suficientes para conhecer a capacidade de sobrevivência de cada espécie de *Croton* ao déficit hídrico prolongado e ao alagamento, e a possibilidade de plantio em locais sujeitos a estresse (de diferentes intensidades e duração). Como ambas as espécies são utilizadas em projetos de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas, *C. floribundus* não é indicada para locais sujeitos a seca moderada ou severa, por longos períodos, já que as plantas não se desenvolveram a 50% e morreram sob 25% CRAs. Ela também não é indicada para locais sujeitos a alagamentos prolongados, já que as mudas não sobreviveram aos 90 dias de alagamento. Para estas condições ambientais, deve-se dar preferência para espécies como *C. urucurana*, que conseguem crescer em locais sujeitos a seca moderada e sobreviver sob seca mais severa, por longos períodos, e ao alagamento por 90 dias.

Para o cultivo de ambas as espécies de *Croton*, para utilização como plantas medicinais, deve-se dar preferência para locais com boa disponibilidade hídrica.