

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
GOIANO - CAMPUS RIO VERDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E  
CONSERVAÇÃO

VIAS ALTERNATIVAS DE HIDRATAÇÃO PERMITEM A EXPRESSÃO DE  
MÚLTIPLOS TRAÇOS FLORAIS EM ESPÉCIES DO CERRADO QUE FLORESCEM  
EM DIFERENTES CONTEXTOS CLIMÁTICOS

Autora: Marina Alves Aun  
Orientador: Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva

RIO VERDE – GO

Outubro – 2022

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E  
TECNOLOGIA GOIANO - CAMPUS RIO VERDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E  
CONSERVAÇÃO

VIAS ALTERNATIVAS DE HIDRATAÇÃO PERMITEM A  
EXPRESSÃO DE MÚLTIPLOS TRAÇOS FLORAIS EM  
ESPÉCIES DO CERRADO QUE FLORESCEM EM  
DIFERENTES CONTEXTOS CLIMÁTICOS

Autora: Marina Alves Aun  
Orientador: Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva

Dissertação apresentada como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde - Área de Concentração Biodiversidade.

RIO VERDE – GO  
Outubro – 2022

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP  
Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
**Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano**

AAU926 Aun, Marina  
v VIAS ALTERNATIVAS DE HIDRATAÇÃO PERMITEM A  
EXPRESSÃO DE MÚLTIPLOS TRAÇOS FLORAIS EM ESPÉCIES DO  
CERRADO QUE FLORESCEM EM DIFERENTES CONTEXTOS  
CLIMÁTICOS / Marina Aun; orientador Paulo Eduardo de  
Menezes Silva; co-orientadora Fernanda dos Santos  
Farnese. -- Rio Verde, 2022.  
39 p.

Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e  
Conservação) -- Instituto Federal Goiano, Campus Rio  
Verde, 2022.

1. Cerrado. 2. floema . 3. mudanças climáticas. 4.  
transpiração residual. I. Eduardo de Menezes Silva,  
Paulo, orient. II. dos Santos Farnese, Fernanda , co-  
orient. III. Título.

Responsável: Johnathan Pereira Alves Diniz - Bibliotecário-Documentalista CRB-1 n°2376

## TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610, de 19 de fevereiro de 1998, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano a disponibilizar gratuitamente o documento em formato digital no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

### IDENTIFICAÇÃO DA PRODUÇÃO TÉCNICO-CIENTÍFICA

- |  |   |
|--|---|
| <input type="checkbox"/> Tese (doutorado)                  | <input type="checkbox"/> Artigo científico              |
| <input checked="" type="checkbox"/> Dissertação (mestrado) | <input type="checkbox"/> Capítulo de livro              |
| <input type="checkbox"/> Monografia (especialização)       | <input type="checkbox"/> Livro                          |
| <input type="checkbox"/> TCC (graduação)                   | <input type="checkbox"/> Trabalho apresentado em evento |

Produto técnico e educacional - Tipo:

Nome completo do autor:

Matrícula:

Título do trabalho:

### RESTRICÇÕES DE ACESSO AO DOCUMENTO

Documento confidencial:  Não  Sim, justifique:

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIIF Goiano: //

O documento está sujeito a registro de patente?  Sim  Não

O documento pode vir a ser publicado como livro?  Sim  Não

### DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA

O(a) referido(a) autor(a) declara:

- Que o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;
- Que obteve autorização de quaisquer materiais incluídos no documento do qual não detém os direitos de autoria, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;
- Que cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

Local

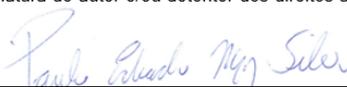
//

Data



Assinatura do autor e/ou detentor dos direitos autorais

Ciente e de acordo:



Assinatura do(a) orientador(a)



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA  
INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Documentos 124/2022 - SREPG/CMPR/CPG-RV/DPGPI-RV/CMPRV/IFGOIANO

VIAS ALTERNATIVAS DE HIDRATAÇÃO PERMITEM A EXPRESSÃO DE MÚLTIPLOS TRAÇOS FLORAIS  
ENTRE ESPÉCIES REPRESENTATIVAS DO CERRADO QUE FLORESCEM EM DIFERENTES CONTEXTOS  
CLIMÁTICOS

Autora: Marina Alves Aun

Orientador: Prof. Dr. Paulo Eduardo de Meneses Silva

TITULAÇÃO: Mestre em Biodiversidade e Conservação - Área de Concentração Conservação dos  
Recursos Naturais

APROVADA em 31 de outubro de 2022.

Prof. Dr. Lucas Loram Lourenço  
Avaliador Externo  
IFGoiano/Rio Verde

Prof. Dr. Leandro Carlos  
Avaliador externo  
IFGoiano/Rio Verde

Prof. Dr. Paulo Eduardo de Meneses Silva  
IFGoiano/Rio Verde

Documento assinado eletronicamente por:

- Lucas Loram Lourenço, Lucas Loram Lourenço - Professor Avaliador de Banca - Instituto Federal Goiano (1), em 25/01/2023 10:34:43.
- Leandro Carlos, COORDENADOR DE CURSO - FUC1 - CCBAGRO-RV, em 07/12/2022 14:20:39.
- Paulo Eduardo de Menezes Silva, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 07/12/2022 14:19:26.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 24/10/2022. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse <https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/> e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 436995  
Código de Autenticação: eb1b475608



## **DEDICO ESTE TRABALHO**

Primeiramente ao meu Deus, sem Ele nada seria possível. Em especial, a meus pais, os dois maiores incentivadores das realizações dos meus sonhos. Ao meu namorado, que sempre me incentivou e me inspira a sempre querer prosseguir e melhorar. E aos meus amigos, que sempre me ajudaram e me apoiaram. Aos professores, que souberam me ensinar e me conduzir na direção correta para que essa vitória fosse possível.

## **AGRADECIMENTOS**

Em primeiro lugar, a Deus, por me dar força e sabedoria para conquistar mais esta etapa em minha vida.

Aos meus pais Rubens Aun e Joana D'arc, que sempre me incentivaram a ser melhor a cada dia e a realizar todos os meus sonhos

Ao meu namorado Henrique Lemes, que me apoia e incentiva na minha jornada, sempre esteve ao meu lado, não foi fácil, mas ele estava lá por mim.

Aos amigos Igor Abreu, Valdeir Martins, Brenner Ryan, Kamila Alencar, Rauander, Natyelle, Alex, Lucas Loram, Maria Lucia, Leticia e Sabrina, que fiz ao longo destes dois anos, meu muito obrigado.

Ao Professor Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva, meu orientador e amigo, meu agradecimento todo especial, pela paciência e profissionalismo e oportunidade de compartilhar seus conhecimentos, meu muito obrigado por tudo.

Às professoras Dra. Fernanda dos Santos Farnese e Dra. Priscila Ferreira Batista, meus agradecimentos, pela orientação, dedicação, amizade e pelas sugestões feitas para o enriquecimento deste trabalho.

**MUITO OBRIGADA!**

## **BIOGRAFIA**

Marina Alves Aun, natural de Caldas Novas – GO, filha de Rubens Aun e Joana D’arc Alves da Silva Aun. Sua formação profissional se iniciou em 2014, no curso de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual de Goiás - UEG. Em 2020, iniciou a pós-graduação *Stricto sensu* - Mestrado em Biodiversidade e Conservação – IFGoiano – Campus Rio Verde, com prazo para concluir em outubro de 2022.

## ÍNDICE

	Página
AGRADECIMENTOS .....	7
BIOGRAFIA .....	8
RESUMO .....	11
ABSTRACT .....	12
INTRODUÇÃO.....	13
MATERIAL E MÉTODOS.....	16
<i>Local de estudo e seleção de espécies</i> .....	16
<i>Características estruturais e funcionais em flores e folhas</i> .....	17
<i>Longevidade Floral</i> .....	17
<i>Condutância residual ao vapor d'água em folhas e flores</i> .....	17
<i>Potencial hídrico da flor, folha e caule</i> .....	18
<i>Análises estatísticas</i> .....	19
RESULTADOS .....	19
DISCUSSÃO .....	20
<i>Impacto de variáveis climáticas na expressão de traços florais</i> .....	20
<i>Eficiência no uso de água durante a floração</i> .....	22
<i>Funções das vias hidráulicas do floema/xilema em flores</i> .....	23
TABELAS E FIGURAS.....	29

## CAPÍTULO I

### **Vias alternativas de hidratação permitem a expressão de múltiplos traços florais em espécies do Cerrado que florescem em diferentes contextos climáticos**

Marina Alves Aun<sup>1</sup>, Fernanda dos Santos Farnese<sup>1</sup>, Lucas Loram-Lourenço<sup>1</sup>, Igor Manoel Paulo Goulart de Abreu<sup>1</sup>, Sabrina Emanuella da Silva Almeida<sup>1</sup>, Brenner Ryan Arantes Silva<sup>1</sup>, Paulo Eduardo Menezes-Silva<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Campus Rio Verde, Rio Verde, GO, Brazil

\*Correspondência

Dr. Paulo Eduardo Menezes-Silva  
paulo.menezes@ifgoiano.edu.br

## RESUMO

O surgimento dos órgãos florais revolucionou a distribuição das espécies vegetais pelo globo e representa uma das principais inovações que explicam o grande sucesso das angiospermas. Contudo, apesar do grande impacto que a variação da disponibilidade hídrica pode exercer sobre a expressão de traços florais, ainda pouco se sabe sobre os custos e benefícios associados às variações morfoanatômicas e fisiológicas de flores ao longo de gradientes de disponibilidade hídrica. Diante disso, o presente trabalho teve como principal objetivo investigar a divergência estrutural e funcional em flores de espécies do Cerrado que florescem entre as estações seca e chuvosa. De modo geral, apesar da grande variabilidade entre espécies, a sazonalidade não exerceu efeitos significativos em parâmetros chave associados com a morfologia [ex. tamanho ( $A_{\text{flor}}$ ), investimento relativo (MFE) e módulo de elasticidade ( $\epsilon$ )], longevidade (LF), relações hídricas [transpiração residual ( $g_{\text{flor-res}}$ ), capacitância ( $C_{\text{massa}}$ ) e ponto de perda de turgor ( $\Psi_{\text{PPT-flor}}$ )] e segurança hidráulica reprodutiva (MSHR). Essa ausência de variação em características estruturais e funcionais aparentemente foi explicada por mecanismos diferenciados de hidratação. Com efeito, para a grande maioria das espécies estudadas (83%) e, independentemente da estação, o floema foi a via preferencial de hidratação de órgãos florais. Em suma, os resultados do presente estudo fornecem uma nova perspectiva sobre a ampla diversidade de estratégias de armazenamento e uso de água em flores de espécies do Cerrado e sugerem fortemente que tais variações estão diretamente associadas ao uso de vias alternativas de hidratação.

**Palavras-chave:** Cerrado; floema; mudanças climáticas, transpiração residual

## ABSTRACT

The emergence of floral organs revolutionized the distribution of plant species around the globe and represents one of the main innovations that explain the great success of angiosperms. However, despite the great impact that the variation of water availability can have on the expression of floral traits, little is known about the costs and benefits associated with morphoanatomical and physiological variations of flowers along water availability gradients. Therefore, the main objective of this work was to investigate the structural and functional divergence in flowers of Cerrado species that bloom between the dry and rainy seasons. In general, despite the great variability between species, seasonality did not exert significant effects on key parameters associated with morphology (ex. size (A<sub>flor</sub>), relative investment (MFE) and modulus of elasticity ( $\epsilon$ )), longevity (LF), water relations (residual transpiration ( $g_{\text{flor-res}}$ ), capacitance ( $C_{\text{mass}}$ ) and point of turgor loss ( $\Psi_{\text{PPT-flower}}$ ) and reproductive hydraulic safety margins (MSHR). This absence of variation in structural and functional characteristics was explained by contrasting hydration mechanisms. In fact, for the vast majority of the studied species (83%), and regardless of the season, phloem was the preferred route of hydration of floral organs. In this regard, the results of the present study provide a new perspective on the wide diversity of strategies associated with water use conservation in flowers of Cerrado species, and strongly suggest that such variations are directly associated with the use of alternative hydration pathways.

**Keywords:** Cerrado; phloem; climate change, residual perspiration

## INTRODUÇÃO

As flores são a principal inovação evolutiva das angiospermas, sendo sua principal função a reprodução. A surpreendente diversidade estrutural e funcional dos órgãos florais (ex. tamanho, forma e cor) é reflexo direto da coevolução com seus polinizadores (ZHANG, MURPHY, CARDOSO, JORDAN, & BRODRIBB, 2018). No entanto, há evidências de que os agentes não polinizadores, como disponibilidade de recursos (ex. água e nutrientes), também possam causar grande influência na expressão dos traços florais, afetando diretamente na garantia reprodutiva, ou indiretamente em suas funções (RODDY et al., 2021). De todos esses agentes de seleção, a água certamente é o que exerce maior influência sobre o desenvolvimento e manutenção dos órgãos reprodutivos em vegetais. (RODDY, BRODERSEN, & DAWSON, 2016). Com efeito, para gerar e manter estruturas florais, as plantas despendem vastas quantidades de água para promover o crescimento, manter o turgor, regular a temperatura e sintetizar recompensas e atrativos para polinizadores (BOURBIA, CARINS-MURPHY, GRACIE & BRODRIBB, 2020). Entretanto, em comparação com folhas e caules, ainda pouco se sabe sobre as diferentes estratégias de armazenamento e uso de água em flores, especialmente naquelas espécies que naturalmente florescem em períodos de restrição hídrica, caso de muitas plantas nativas do Cerrado.

O Cerrado é um domínio de clima tropical com duas estações bem definidas - seca e chuvosa. Ao longo da estação seca, as plantas que habitam esse domínio são frequentemente expostas a condições de déficit hídrico, situação particularmente preocupante em um cenário de mudanças climáticas globais (BOANARES *et al.*, 2020). Com efeito, diversos modelos climáticos apontam para uma redução substancial na precipitação para os próximos anos em virtualmente todas as fitofisionomias do Cerrado (CANHOS, SIQUEIRA, MARINO & CANHOS, 2008). Caso as previsões desses modelos se confirmem, grande parte da biodiversidade desse domínio pode estar em risco em razão do aumento na ocorrência de eventos climáticos extremos, como secas e ondas de calor. Diante desse cenário, é possível que o aumento na restrição hídrica possa ter uma implicação enorme na fase reprodutiva das plantas (ZHANG & BRODRIBB, 2017). Assim, além de danos na geração e viabilidade de órgãos masculinos e femininos, evidências sugerem que a seca também pode reduzir substancialmente a longevidade floral como uma forma de

a planta otimizar o investimento de recursos hídricos, estratégia que pode afetar de forma drástica o sucesso reprodutivo (RODDY, 2019). No entanto, apesar do impacto da seca no período de floração, ainda pouco se sabe sobre alguns aspectos básicos da fisiologia de órgãos florais (RODDY et al., 2021). Apesar da falta de informações sobre o tema, uma vez que a disponibilidade hídrica pode afetar de forma expressiva aspectos como tamanho (área floral;  $A_{\text{flor}}$ ), investimento relativo em massa para a construção (MFE) e longevidade de órgãos florais (LF), é possível sugerir que as flores de espécies que florescem em diferentes regimes hídricos (ex. estação seca e chuvosa) sejam significativamente diferentes em suas características morfoanatômicas e fisiológicas.

As plantas apresentam diversos mecanismos para minimizar os efeitos deletérios da seca e um deles é reduzir a abertura de seus estômatos, estratégia que minimiza a perda de água através da transpiração, mas que, ao mesmo tempo, limita a difusão de  $\text{CO}_2$  para a fotossíntese (MACHADO *et al.*, 2020). Contudo, mesmo após o fechamento dos estômatos, as plantas continuam a perder água para a atmosfera através da cutícula e dos estômatos que não se fecharam completamente. Este vazamento residual é conhecido como condutância mínima foliar/floral ( $g_{\text{folha-res}}/g_{\text{flor-res}}$ , respectivamente) e representa uma inevitável e incontrolável perda de água de órgãos vegetais (MACHADO *et al.*, 2020). Evidências recentes sugerem que os vazamentos de água em flores podem ser maiores do que em folhas e que, em situações extremas de seca, as plantas podem abortar os órgãos florais de tal forma a maximizar a conservação de água e, conseqüentemente, aumentar as chances de sobrevivência (ZHANG & BRODRIBB, 2017). Uma possível explicação da alta demanda transpiratória das flores pode envolver os custos hídricos para a regulação térmica de estruturas reprodutivas e/ou a produção de néctar (GALEN, 1999). Mas, apesar do impacto de  $g_{\text{flor-res}}$  nas estratégias de conservação e uso de água, ainda pouco se sabe sobre como diferenças nas propriedades funcionais das flores podem estar relacionadas à alta variabilidade desse traço entre espécies, particularmente naquelas que florescem em diferentes estações (GALEN, 1999). Apesar da falta de informações, também é possível esperar que as flores adotem estratégias alternativas para garantir o fornecimento de água tanto durante a estação seca quanto durante a estação chuvosa, o que permitiria acomodar a expressão de múltiplos traços florais em espécies que florescem em diferentes estações.

Um aspecto hidráulico peculiar de órgãos florais é a sua alta capacidade de armazenamento de água, expresso em capacitância hidráulica ( $C_{\text{massa}}$ ), que pode ser remobilizada ao longo de diferentes estádios de seu desenvolvimento e manutenção (RODDY et al., 2016). Altos valores de  $C_{\text{massa}}$  podem efetivamente tamponar os declínios de potencial hídrico, tanto ao longo do dia quanto entre estações, e proteger as flores da perda de turgor, que pode comprometer a reprodução por inviabilizar o acesso de polinizadores a estruturas reprodutivas (BOANARES et al., 2020). Em termos estruturais, ao que tudo indica, a alta capacitância em flores é obtida pela construção de órgãos com paredes mais elásticas (ex. com menor módulo de elasticidade;  $\epsilon$ ) (RODDY, 2018). Em adição aos altos valores de  $C_{\text{massa}}$ , algumas evidências sugerem que mecanismos alternativos de hidratação também poderiam garantir o adequado suprimento de água para flores, mas esse tema tem se mostrado altamente controverso (ZHANG & BRODRIBB, 2017). Por exemplo, já foi observado que em algumas espécies o suprimento de água para as flores ocorre predominantemente através do xilema (RODDY, BRODERSEN, & DAWSON, 2016), estratégia que pode ser cara do ponto de vista de alocação de carbono, em razão do alto investimento em nervuras, mas que permitiria atender às altas demandas transpiratórias. Em contrapartida, outros estudos concluíram que as flores também podem ser hidratadas através do floema (RODDY 2016; CHAPOTIN et al., 2003). Apesar de menos eficiente no transporte de água que o xilema, acredita-se que a hidratação via floema ofereceria maior segurança hidráulica para as flores (SEVANTO, 2014), uma vez que, juntamente com altos valores de  $C_{\text{massa}}$ , poderia desconectar os órgãos reprodutivos do restante da planta, minimizando, assim, os riscos de perda de turgor, especialmente ao longo da estação seca. No entanto, apesar das implicações que diferentes vias de hidratação podem exercer sobre a expressão de traços florais e, conseqüentemente, no sucesso reprodutivo, ainda são poucos os estudos que investigaram esse tema, especialmente em espécies que florescem em condições de restrição hídrica. Apesar da falta de informações sobre o tema, é possível esperar que flores de espécies que florescem na estação seca adotem estratégias mais seguras de hidratação, como o investimento em tecidos com alto  $C_{\text{massa}}$  e fluxo preferencial de água via floema.

Diante do exposto, o presente trabalho teve como principal objetivo investigar a divergência estrutural e funcional em flores de espécies do Cerrado que florescem

entre as estações seca e chuvosa. Para tal, 16 espécies representativas desse domínio foram selecionadas para testar as seguintes hipóteses: (i) flores de espécies que florescem em diferentes estações apresentam grande variação na expressão de traços florais. Mais especificamente, era esperado que, pela maior disponibilidade de recursos, espécies que florescem ao longo da estação chuvosa apresentassem estruturas florais (pétalas e sépalas) maiores, com maior investimento em sua construção (maior MFE) e maior longevidade (LF), quando comparadas às flores de espécies da estação seca. (ii) Para garantir o sucesso reprodutivo em condições de restrição hídrica, flores da estação seca apresentam mecanismos conservativos de manutenção e uso de água. Nesse sentido, também era esperado que, em relação às flores da estação chuvosa, flores da estação seca apresentassem menor transpiração residual ( $g_{\text{flor\_res}}$ ), maior capacidade de armazenamento de água (alto  $C_{\text{massa}}$  e baixo  $\epsilon$ ) e hidratação preferencialmente via floema.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Local de estudo e seleção de espécies*

Para compreender em maior profundidade as variações em aspectos estruturais e fisiológicos em flores de plantas do Cerrado, 16 espécies representativas desse domínio foram amostradas (Tabela 1). Todas as coletas e análises foram feitas em uma população natural de dois fragmentos de Cerrado, pertencentes à reserva ecológica da Universidade de Rio Verde, Rio Verde, Goiás (GO), Brasil, Instituto Federal Goiano de Rio Verde, Rio Verde, Goiás (GO), Brasil. A precipitação média anual no município de Rio Verde é de 1700 mm, com nível pluviométrico de 141 mm durante a estação seca, que se estende de maio a setembro. As espécies selecionadas foram aquelas que floresceram em maior abundância na região, e flores totalmente abertas de cada espécie foram analisadas (cinco indivíduos por espécie). As espécies selecionadas abrangem uma grande diversidade de famílias e apresentam alta variabilidade estrutural e funcional de traços florais, o que garantiu ao estudo uma ampla representação da flora do Cerrado. As análises morfológicas e fisiológicas foram feitas ao longo dos períodos seco e chuvoso, utilizando flores e folhas totalmente expandidas.

### Características estruturais e funcionais em flores e folhas

Os caracteres funcionais florais e foliares foram avaliados no pico da floração para cada espécie. Uma flor foi considerada “aberta” enquanto suas sépalas e suas pétalas se mantiveram funcionais (ex. ausência de sinais de murchamento). Cinco folhas e flores por espécie foram coletadas, acondicionadas em sacos plásticos tipo zip-lock e imediatamente transportados para o laboratório, onde foram fotografados e analisados com o auxílio do software ImageJ. A área floral ( $A_{\text{flor}}$ ) foi determinada pelo somatório das diferentes estruturas de uma flor (sépala, pétala, estame, carpelo e receptáculo floral), enquanto a área foliar ( $A_{\text{folha}}$ ) foi estimada com base na projeção de uma face do órgão. Posteriormente, as flores foram secas em estufa a 70°C por 48 h para obter seus pesos secos para a determinação da massa floral específica (MFE), calculada pela razão entre massa seca e área ( $\text{g cm}^{-2}$ ) (ZHANG *et al.*, 2017).

### Longevidade Floral

Para determinação da longevidade floral (LF), entre 4 e 5 botões recém-emergidos por indivíduo de cada espécie foram marcados aleatoriamente. Suas datas individuais de abertura e murcha foram registradas ao longo da estação de floração. Uma flor foi classificada como “aberta” quando a sépala se erguia e qualquer polinizador visitante pudesse entrar. A flor foi considerada “murcha” quando o labelo começou a cair, encerrando assim seu papel no processo de polinização. A LF, expressa em dias, foi calculada como o tempo médio transcorrido entre a antese e a murcha.

Condutância residual ao vapor  $J = \frac{\Delta FC}{\Delta t \times A}$  d'água em folhas e flores  
A condutância mínima ao vapor d'água em flores ( $g_{\text{flor-res}}$ )  
foi determinada gravimetricamente com base na perda de peso consecutiva das flores em condições constantes de temperatura (25 °C) e umidade (40%). Antes do início das análises, esmalte foi usado para selar as feridas do pedicelo cortadas de flores. A taxa de transpiração (J) foi calculada com base na mudança de peso fresco ( $\Delta FW$ ) com o tempo (t) dividido pela área das flores/folhas projetada total (BUENO *et al.*, 2019)

A condutância cuticular da água foi calculada com base na  $J$  dividida pela força motriz para a perda de água da parede celular epidérmica externa para o ar circundante. A força motriz para a condutância baseada em vapor foi definida pela diferença entre as concentrações de saturação de vapor de água nas temperaturas da flor e da atmosfera circundante multiplicada pelas atividades de água na epiderme.

#### Potencial hídrico da flor, folha e caule

O potencial hídrico ao meio dia de flores ( $\Psi_{\text{flor}}$ ), folhas ( $\Psi_{\text{folha}}$ ) e caules ( $\Psi_{\text{caule}}$ ) (Figura 1a) foi determinado com uma bomba de pressão tipo Scholander. Em caules, a estimativa do potencial hídrico foi feita pela supressão do processo transpiratório de uma folha, seguido de um período de equilíbrio (Mcculloh et al., 2014; Othman e Heerema, 2014). Mais especificamente, entre 09:00 e 10:00h, uma folha exposta ao sol, dos mesmos cinco indivíduos por espécie, foi embalada em um saco plástico coberto com papel alumínio para interromper a transpiração e deixada em equilíbrio por pelo menos duas horas (Othman e Heerema, 2014). Após esse tempo, com o auxílio de uma lâmina de barbear, a folha embalada foi cortada juntamente com outra folha e uma flor do mesmo ramo (Figura 1a). Os órgãos foram então selados em outro saco plástico e armazenados em refrigerador contendo papéis úmidos, até que seus potenciais hídricos fossem determinados.

#### Curvas Pressão-Volume

Flores foram coletadas na antemanhã, levadas ao laboratório e analisadas segundo a metodologia proposta por DaMatta et al. (1993) e Pinheiro et al. (2005). Para garantir máxima hidratação, as flores foram reidratadas por pelo menos 12 horas antes do início das análises. Seguindo métodos padrão, curvas de pressão-volume foram construídas para cada órgão, medindo repetidamente o potencial hídrico ( $\Psi_{\text{flor}}$ ), usando uma câmara de pressão do tipo Scholander e, posteriormente, a massa para determinar a relação entre  $\Psi_{\text{flor}}$  e teor relativo de água (Scholander *et al.*, 1965 ; Tyree & Hammel, 1972 ; Schulte & Hinckley, 1985 ; Sack *et al.* , 2010 ; Sack & Pasquet-Kok, 2011). A câmara de pressão foi mantida umidificada com papel toalha úmido para evitar a evaporação durante a medição do potencial hídrico. Após a conclusão das medições, as flores foram acondicionadas em estufa a 70°C por pelo menos 72h antes da determinação da massa seca. Através das curvas pressão-volume, foram estimados

o módulo de elasticidade ( $\epsilon$ ), a capacitância ( $C_{\text{massa}}$ ) e o ponto de perda de turgor ( $\Psi_{\text{PPT-flor}}$ ).

Com base nos valores derivados dos parâmetros de relações hídricas, a margem de segurança hidráulica reprodutiva (MSHR) foi calculada como a diferença entre o potencial hídrico da flor ao meio dia ( $\Psi_{\text{flor}}$ ) e o ponto de perda de turgor ( $\Psi_{\text{PPT-flor}}$ ).

### Análises estatística

Antes das análises e quando necessário, os dados foram transformados ( $\log_{10}$ ) para melhorar a homoscedasticidade e a normalidade. Diferenças nos traços morfoanatômicos e fisiológicos entre estações (seca e chuvosa) foram avaliadas por testes-*t* independentes sobre os valores médios das espécies de cada estação. Variações de potencial hídrico ao meio dia entre órgãos de uma mesma espécie e entre órgãos ao longo de diferentes estações foram analisadas através de análise de variância (ANOVA), seguida de teste Tukey a 5% de probabilidade. Análises de correlação linear de Pearson também foram utilizadas para investigar as relações entre variáveis morfoanatômicas e fisiológicas que refletem diferentes estratégias reprodutivas entre espécies tanto dentro como entre estações. Todas as análises foram feitas no R v.3.5.1 (R. Development Core Team, 2018).

## **RESULTADOS**

As flores das espécies estudadas diferiram substancialmente quanto ao tamanho ( $A_{\text{folha}}$ ) (~123,3 vezes) e ao investimento relativo (MFE) (~7,80 vezes) (Tabela 3). Apesar da alta variabilidade de  $A_{\text{folha}}$  e MFE entre espécies, diferenças significativas para esses parâmetros não foram observadas entre estações (Figuras 2a e 2b). No entanto, correlações negativas significativas foram encontradas entre MFE e LF (Figura 3b), e este gasto na produção e manutenção das flores teve influência direta nas taxas de  $g_{\text{flor-res}}$  (~6,41 vezes) (Tabela 3). Com efeito, entre espécies, correlação negativa foi encontrada entre  $g_{\text{flor-res}}$  e LF, positiva entre  $g_{\text{flor-res}}$  e MFE (Figura 3); enquanto entre estações tais relações não se mostraram significativas (Figura 2).

As espécies analisadas também diferiram consideravelmente em relação à capacidade de armazenamento de água em seus tecidos ( $C_{\text{massa}}$ ; ~3,47 vezes), com valores variando de 19,18 Mol m<sup>-2</sup> MPa<sup>-1</sup> (*A. brachypoda*) a 66,59 Mol m<sup>-2</sup> MPa<sup>-1</sup> (*S. striata*) (Tabela 3). A alta variação de  $C_{\text{massa}}$  entre espécies esteve diretamente

relacionada com as propriedades estruturais das células, conforme indicado pela correlação negativa entre  $C_{\text{massa}}$  e módulo de elasticidade ( $\epsilon$ ) (Figura 4b). Por outro lado, essa relação entre  $C_{\text{massa}}$  e  $\epsilon$  não se mostrou significativa dentro de cada estações (Figuras 5b e 5c). De modo semelhante, apesar da grande variação de  $C_{\text{massa}}$  e  $\epsilon$  entre espécies, diferenças significativas desses parâmetros não foram observados entre estações.

Entre estações, o potencial hídrico ao meio dia variou significativamente para caules e folhas, mas não para flor (Figura 6). Em relação à hidratação de órgãos florais, o suprimento de água via floema foi o predominante para a maioria das espécies estudadas. Com efeito, um gradiente reverso de potencial hídrico ( $\Psi_{\text{flor}} > \Psi_{\text{folha}}$  e  $\Psi_{\text{caule}}$ ) foi observado para 83% das espécies analisadas (Figura 1c), ao passo que o fluxo de água via xilema ( $\Psi_{\text{flor}} < \Psi_{\text{folha}}$  e  $\Psi_{\text{caule}}$ ) foi observado para as demais (Figura 1b e Figura 7). Em adição a uma maior segurança hidráulica, a estratégia de hidratação das flores também esteve associada a menores vazamentos de água ( $g_{\text{flor-res}}$ ), de modo que a margem de segurança hidráulica variou (~6,26 vezes) enquanto a correlação entre estações não foi significativa.

Entre espécies, alta correlação positiva foi encontrada entre  $g_{\text{flor-res}}$  e  $\Psi_{\text{caule-flor}}$ , podendo tal associação positiva ( $g_{\text{flor-res}}$  e caule-flor) estar diretamente associada negativamente a LF (Figuras 8 e 9). Foi encontrada alta correlação negativa entre ponto de perda de turgor ( $\Psi_{\text{PPT}}$ ) e margem de segurança hidráulica (MSHR), que representa a base entre conservação da pétala/sépala para seu polinizador e a capacidade de sustentação da flor ao longo da floração (Tabela 3 e Figura 10).

## DISCUSSÃO

### Impacto de variáveis climáticas na expressão de traços florais

A morfologia das flores pode variar consideravelmente entre espécies, e os dois fatores primordiais que impulsionam tais variações são os agentes polinizadores e o clima (WEBER, 2020). Por muito tempo, os polinizadores (insetos) foram considerados os principais agentes que conduziram a evolução das características florais (ex. tamanho, forma e longevidade) (GALEN 1999), contudo, apesar do importante papel dos polinizadores, estudos recentes demonstraram que a disponibilidade de recursos, principalmente a água, também pode ser responsável por moldar os órgãos florais (ZANG e BRODRIBB 2017). No entanto, apesar do impacto dos agentes não polinizadores na expressão de traços florais, ainda pouco se sabe

sobre a fisiologia de flores, especialmente as diferentes estratégias de manutenção e uso de água entre espécies que florescem em habitats com grande variação na disponibilidade hídrica ao longo das estações, caso do Cerrado. Nesse sentido, o presente trabalho fornece diversas e inéditas evidências sobre a diversidade hidráulica em flores de espécies do Cerrado e sugere que a divergência no armazenamento e uso de água bem como investimento de recursos e longevidade possivelmente envolvem a interação entre diferentes mecanismos de hidratação.

Uma vez que a disponibilidade hídrica é um dos principais fatores que afetam a expressão dos traços florais (PHILIPS et al., 2018), uma das hipóteses desse trabalho era que flores de espécies que florescem em diferentes estações, principalmente no Cerrado, que é caracterizado por longos períodos de estiagem, difeririam significativamente quanto à estrutura (tamanho) e investimento relativo. Nesse sentido, era esperado que, devido à disponibilidade de recursos, espécies que florescem ao longo da estação chuvosa apresentassem estruturas florais (pétalas e sépalas) maiores, mais caras (maior MFE) e com maior longevidade (LF); enquanto flores de estação seca apresentariam estruturas menores, de construção mais barata e menos longevas, para conseguir suportar o período reprodutivo em condições em que a água é limitada (RODDY et al., 2021). No entanto, nossos resultados mostraram que, apesar da grande variação em tamanho (~123 vezes), investimento relativo (~7,80 vezes) e longevidade (~4 vezes) entre espécies (Tabela 3), o clima não interferiu significativamente na morfologia e manutenção de flores de espécies do Cerrado. Esses resultados não suportam nossas hipóteses e vão na contramão do encontrado por outros trabalhos (GALEN, 1999; RODDY et al., 2021), uma vez que, em virtude da menor fixação de carbono na estação seca, como resultado da redução na abertura dos estômatos, a quantidade de recursos disponíveis para a construção e manutenção de órgãos florais tende a ser limitada. Outro resultado que refuta as hipóteses inicialmente levantadas é a correlação negativa entre LF e MFE, visto que, ao contrário ao observado no presente estudo, o investimento relativo para a produção de flores normalmente tem sido positivamente associado com a longevidade desses órgãos. Diante dessa inesperada ausência de efeito da sazonalidade sobre a expressão de traços morfológicos e funcionais, bem como da associação negativa entre LF e MFE, é provável que flores de espécies do Cerrado utilizem mecanismos diferenciais que controlam a perda e/ou armazenamento de água (discutidos a seguir), que potencialmente poderiam compensar pela variabilidade na disponibilidade hídrica

(Figura 3).

### Eficiência no uso de água durante a floração

Ao longo do período reprodutivo, as flores podem demandar uma quantidade considerável de água, e suas taxas transpiratórias podem até mesmo ultrapassar as taxas das folhas (ZHANG & BRODRIBB, 2017). Em um cenário de deficiência hídrica, caso da estação seca, essa perda excessiva de água pode desencadear consequências irreversíveis para a planta, como a geração de embolismos, que podem ser propagados para órgãos vitais para a sobrevivência, como o caule (SKELTON et al., 2018). Dessa forma, e levando em consideração o impacto da transpiração floral para o sucesso reprodutivo e até mesmo para a sobrevivência em condições de seca, seria esperada, especialmente na estação seca, uma forte associação entre LF e  $g_{\text{flor\_res}}$ . A alta correlação negativa entre LF e  $g_{\text{flor\_res}}$  parece suportar essa hipótese e sugere que o controle na perda de água seja um fator determinante na manutenção de órgãos florais em espécies do Cerrado. Além disso, é importante destacar que essa associação entre LF e  $g_{\text{flor}}$  foi mais significativa em espécies que floresceram na estação seca ( $R = -0,89$ ;  $P \leq 0,01$ ) do que na estação chuvosa ( $R = -0,68$ ;  $P \leq 0,05$ ). Resultados semelhantes foram observados em estudos conduzidos por Zhang et al. (2017), que mostraram benefício no aumento do sucesso da polinização em decorrência do custo da manutenção floral em termos de perda de água. Curiosamente, a forte correlação positiva entre  $g_{\text{flor}}$  e MFE indica uma inesperada convergência nos custos de carbono e água na construção e manutenção de órgãos florais em espécies do Cerrado, independentemente da estação. No entanto, quando analisadas em conjunto, a correlação positiva entre  $g_{\text{flor\_res}}$  e MFE e a correlação negativa entre LF com  $g_{\text{flor\_res}}$  e MFE reforçam a ideia de que o controle da perda de água exerce maior efeito sobre a longevidade floral do que o investimento relativo em carbono para a construção desses órgãos (Figura 3). No entanto, se por um lado esses resultados fornecem fortes evidências do impacto da transpiração floral na determinação da longevidade em plantas do Cerrado, por outro, a ausência de variações significativas de  $g_{\text{flor\_res}}$  e LF entre estações, apesar da grande variação desses parâmetros entre as espécies (~6,41 e ~4 vezes, respectivamente) (Tabela 3), contradiz a ideia de que a perda residual de água e a longevidade floral sejam moldadas por variações na disponibilidade hídrica, como já demonstrado para folhas de espécies do Cerrado. Essa inesperada ausência de influência da sazonalidade em parâmetros centrais para o sucesso reprodutivo levanta

um importante questionamentos: como as flores do Cerrado são capazes de sustentar as mesmas taxas de  $g_{\text{flor-res}}$  e LF entre as estações seca e chuvosa?

Uma das prováveis explicações para a ausência de variação de  $g_{\text{flor-res}}$  e LF entre estações possivelmente envolve a presença de diferentes estratégias de armazenamento de água nas flores das espécies estudadas. Com efeito, o armazenamento de água nos tecidos pode amortecer rápidas flutuações de potencial hídrico causadas por mudanças ambientais como a seca (XIONG, 2019). A capacitância hidráulica ( $C_{\text{massa}}$ ), por exemplo, pode desempenhar um papel central na garantia da segurança hidráulica mesmo em habitats secos. Entre as espécies estudadas, foi possível observar forte correlação negativa entre capacitância e módulo de elasticidade, resultado esperado, uma vez que a capacitância é parcialmente impulsionada pelo módulo de elasticidade da parede celular ( $\epsilon$ ) (Figura 4). No entanto, apesar da grande variação de  $C_{\text{massa}}$  e  $\epsilon$  entre as espécies ( $\sim 3,47$  e  $\sim 5,97$  vezes, respectivamente), diferenças significativas desses parâmetros não foram observadas entre as estações. Esses resultados refutam as hipóteses inicialmente levantadas, uma vez que era esperado que espécies que florescem na estação seca apresentassem menor módulo de elasticidade (células mais elásticas) e maior capacitância em relação às flores da estação chuvosa, o que potencialmente garantiria maior segurança hidráulica para os órgãos florais em situações críticas de restrição hídrica. Essa surpreendente ausência de variação significativa de  $C_{\text{massa}}$  e  $\epsilon$  entre estações levanta outro questionamento, tendo em vista que todos os parâmetros avaliados aparentemente não foram afetados pela sazonalidade e, conseqüentemente, pelas variações de disponibilidade hídrica, como espécies que florescem na estação seca foram capazes de apresentar as mesmas características morfofisiológicas e estratégias de armazenamento e uso de água que as espécies que florescem ao longo da estação chuvosa. Os resultados do presente trabalho sugerem fortemente que a resposta para essa pergunta reside em vias alternativas de hidratação.

#### Funções das vias hidráulicas do floema/xilema em flores

A principal via de transporte de água nos vegetais envolve o xilema, em um fluxo impulsionado através de um gradiente de potencial hídrico (CHAPOTIN, 2003). No entanto, alguns estudos sugerem que nem sempre a hidratação das flores ocorre via xilema, havendo, nesse sentido, um forte debate de quais vias são preferencialmente

usadas para a hidratação de órgãos florais. Com efeito, embora alguns trabalhos tenham evidenciado o fluxo de água para as flores através do floema, casos da magnólia e dos baobás, outros também trabalhos demonstraram uma hidratação preferencialmente via xilema (RODDY et al., 2018). No presente estudo, em 83% das espécies estudadas, o potencial hídrico entre flor, folha e caule apresentou um gradiente contrário ao esperado para o fluxo de água via xilema ( $\Psi_{\text{flor}} > \Psi_{\text{caule}}$  e  $\Psi_{\text{folha}}$ ) (Figura 1b), sugerindo que flores de uma grande fração de espécies do Cerrado são hidratadas preferencialmente através do floema (Figura 1c e Figura 7). Curiosamente, diferenças significativas dos padrões de hidratação (xilema/floema) não foram observadas entre as estações, resultados que também contrariam nossas hipóteses. Com efeito, uma vez que o fluxo de água via floema tem sido apontado como um suprimento de água mais seguro em condições de seca, permitindo, assim, um maior nível de autonomia hidráulica em condições de estresse, era esperado que espécies que florescem em condições de restrição hídrica investissem em maior extensão na hidratação floemática. Apesar dessa inesperada ausência de efeito da sazonalidade, é importante destacar que espécies que tiveram maior proporção de hidratação via floema (valores mais negativos da diferença entre  $\Psi_{\text{caule}}$  e  $\Psi_{\text{flor}}$ ) (Figura 6) apresentaram estratégias mais conservativas no uso de água (menores valores de  $g_{\text{flor\_res}}$ ), o que, em última instância, resultou em maior longevidade floral, conforme sugerido pelas correlações negativas entre  $g_{\text{flor\_res}}$  e LF com  $\Psi_{\text{caule}} - \Psi_{\text{flor}}$  (Figura 9 e Tabela 2). Em conjunto, esses resultados sugerem que a utilização de diferentes vias de hidratação permite a expressão de múltiplos traços florais em cenários com disponibilidade hídrica contrastantes, o que explicaria a grande variação de características funcionais e hídricas entre espécies e a ausência entre estações. Apesar da necessidade de mais estudos sobre o tema, essa presença de múltiplas estratégias de conservação e de uso de água entre estações possivelmente envolve o aproveitamento de nichos específicos que favorecem o sucesso reprodutivo, como a especificidade por agentes polinizadores (e.g. insetos).

A manutenção do turgor de órgãos florais representa um dos principais desafios ao longo do período de floração, especialmente para aquelas espécies que florescem na estação seca (ZHU et al., 2018). De fato, a perda de turgor pode ter efeitos drásticos sobre o sucesso reprodutivo, tendo em vista vez que estruturas masculinas e femininas podem ficar inacessíveis aos polinizadores. Nesse sentido, mesmo diante da ausência de variação de  $g_{\text{flor\_res}}$  e  $C_{\text{mass}}$  entre estações (Figura 5), era

esperado que espécies que florescem na estação seca apresentassem ajustes que culminassem em menor  $\Psi_{\text{PPT-flor}}$ , garantindo, assim, maior segurança hidráulica reprodutiva (MSHR). Contrário ao hipotetizado,  $\Psi_{\text{PPT-flor}}$  e MSHR não foram significativamente afetados pela sazonalidade, apesar da variação significativa desses parâmetros entre espécies. No entanto, é importante destacar que, independentemente da estação, todas as espécies analisadas apresentaram valores positivos de MSHR, resultado que evidencia que todas elas efetivamente evitaram a perda de turgor. Por outro lado, quando se leva em consideração a diferença de potencial hídrico entre folhas e flores e os valores relativamente altos de  $\Psi_{\text{PPT-flor}}$ , fica evidente que a desconexão hidráulica fornecida pela hidratação via floema pode ter retardado a perda de turgor e o comprometimento reprodutivo das flores de muitas espécies (Figura 10). Com efeito, caso as flores seguissem a dinâmica do potencial hídrico das folhas, muitas espécies, especialmente as que florescem na estação seca, teriam apresentado MSHR negativa, o que resultaria em perda de turgor e inacessibilidade de estruturas masculinas e femininas pelos polinizadores. Esses resultados fornecem evidências adicionais para a segurança no suprimento de água fornecida pela hidratação via floemática, especialmente na estação seca.

Em suma, os resultados do presente estudo fornecem uma nova perspectiva sobre a ampla diversidade de estratégias de armazenamento e uso de água em flores de espécies do Cerrado e sugerem fortemente que tais variações estão diretamente associadas ao uso de vias alternativas de hidratação. Nesse sentido, as evidências de que flores de espécies do Cerrado sejam preferencialmente hidratadas via floema ajudam a explicar a expressão de múltiplos traços florais entre estações com grandes variações de disponibilidade hídrica. No entanto, apesar dos resultados inéditos fornecidos por este trabalho, mais estudos sobre o tema, especialmente em relação às possíveis variações de nicho entre estações (ex. presença de polinizadores), são fundamentais para compreender em maior profundidade as implicações ecológicas para a ausência de variação em traços florais ao longo de gradientes de disponibilidade hídrica.

## REFERÊNCIAS

- Boanares, D., Jovelina da-Silva, C., Mary dos Santos Isaias, R., & Costa França, M. G. (2020). Oxidative metabolism in plants from Brazilian rupestrian fields and its relation with foliar water uptake in dry and rainy seasons. *Plant Physiology and Biochemistry*, *146*, 457–462. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.12.005>
- Bourbia, I., Carins-Murphy, M. R., Gracie, A., & Brodribb, T. J. (2020). Xylem cavitation isolates leaky flowers during water stress in pyrethrum. *New Phytologist*, *227*(1), 146–155. <https://doi.org/10.1111/nph.16516>
- Bueno, A., Alfathan, A., Arand, K., Burghardt, M., Deininger, A.-C., Hedrich, R., Leide, J., Seufert, P., Staiger, S., & Riederer, M. (2019a). Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. *Journal of Experimental Botany*, *70*(5), 1613–1625. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz018>
- Bueno, A., Alfathan, A., Arand, K., Burghardt, M., Deininger, A.-C., Hedrich, R., Leide, J., Seufert, P., Staiger, S., & Riederer, M. (2019b). Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. *Journal of Experimental Botany*, *70*(5), 1613–1625. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz018>
- Campbell, D. R., & Powers, J. M. (2015). Natural selection on floral morphology can be influenced by climate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1808), 20150178. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0178>
- CHAPOTIN, S. M., HOLBROOK, N. M., MORSE, S. R., & GUTIÉRREZ, M. v. (2003). Water relations of tropical dry forest flowers: pathways for water entry and the role of extracellular polysaccharides. *Plant, Cell & Environment*, *26*(4), 623–630. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00998.x>
- Cheng, G., Wang, L., Wu, H., Yu, X., Zhang, N., Wan, X., He, L., & Huang, H. (2021). Variation in Petal and Leaf Wax Deposition Affects Cuticular Transpiration in Cut Lily Flowers. *Frontiers in Plant Science*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.781987>
- Duursma, R. A., Blackman, C. J., Lopéz, R., Martin-StPaul, N. K., Cochard, H., & Medlyn, B. E. (2019). On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist*, *221*(2), 693–705. <https://doi.org/10.1111/nph.15395>
- Erickson, A. N., & Markhart, A. H. (2002). Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature. *Plant, Cell & Environment*, *25*(1), 123–130. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00807.x>
- Feild, T. S., Chatelet, D. S., & Brodribb, T. J. (2009). Giant Flowers of Southern Magnolia Are Hydrated by the Xylem. *Plant Physiology*, *150*(3), 1587–1597.

<https://doi.org/10.1104/pp.109.136127>

- Galen, C. (1999). Why Do Flowers Vary? *BioScience*, 49(8), 631–640. <https://doi.org/10.2307/1313439>
- Lambrecht, S. C. (2013). Floral Water Costs and Size Variation in the Highly Selfing *Leptosiphon bicolor* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 174(1), 74–84. <https://doi.org/10.1086/668230>
- Machado, R., Loram-Lourenço, L., Farnese, F. S., Alves, R. D. F. B., Sousa, L. F., Silva, F. G., Filho, S. C. V., Torres-Ruiz, J. M., Cochard, H., & Menezes-Silva, P. E. (2021). Where do leaf water leaks come from? Trade-offs underlying the variability in minimum conductance across tropical savanna species with contrasting growth strategies. *New Phytologist*, 229(3), 1415–1430. <https://doi.org/10.1111/nph.16941>
- Nardini, A., & Luglio, J. (2014). Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28(4), 810–818. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12246>
- Olson, M. E., & Pittermann, J. (2019). Cheap and attractive: water relations and floral adaptation. *New Phytologist*, 223(1), 8–10. <https://doi.org/10.1111/nph.15839>
- Phillips, B. B., Shaw, R. F., Holland, M. J., Fry, E. L., Bardgett, R. D., Bullock, J. M., & Osborne, J. L. (2018). Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology*, 24(7), 3226–3235. <https://doi.org/10.1111/gcb.14130>
- Roddy, A. B. (2019). Energy Balance Implications of Floral Traits Involved in Pollinator Attraction and Water Balance. *International Journal of Plant Sciences*, 180(9), 944–953. <https://doi.org/10.1086/705586>
- Roddy, A. B., Brodersen, C. R., & Dawson, T. E. (2016). Hydraulic conductance and the maintenance of water balance in flowers. *Plant, Cell & Environment*, 39(10), 2123–2132. <https://doi.org/10.1111/pce.12761>
- Roddy, A. B., Guilliams, C. M., Lilittham, T., Farmer, J., Wormser, V., Pham, T., Fine, P. V. A., Feild, T. S., & Dawson, T. E. (2013). Uncorrelated evolution of leaf and petal venation patterns across the angiosperm phylogeny. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 4081–4088. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert247>
- Roddy, A. B., Jiang, G., Cao, K., Simonin, K. A., & Brodersen, C. R. (2019). Hydraulic traits are more diverse in flowers than in leaves. *New Phytologist*, 223(1), 193–203. <https://doi.org/10.1111/nph.15749>
- Roddy, A. B., Martínez-Perez, C., Teixido, A. L., Cornelissen, T. G., Olson, M. E., Oliveira, R. S., & Silveira, F. A. O. (2021). Towards the flower economics spectrum. *New Phytologist*, 229(2), 665–672. <https://doi.org/10.1111/nph.16823>
- Roddy, A. B., Simonin, K. A., McCulloh, K. A., Brodersen, C. R., & Dawson, T. E. (2018). Water relations of Calycanthus flowers: Hydraulic conductance, capacitance, and embolism resistance.

- Plant, Cell & Environment*, 41(10), 2250–2262. <https://doi.org/10.1111/pce.13205>
- Sevanto, S. (2014). Phloem transport and drought. *Journal of Experimental Botany*, 65(7), 1751–1759. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert467>
- Sharon Y. Strauss and Justen B. Whittall. (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. In *Section of Evolution and Ecology*.
- Skelton, R. P., Dawson, T. E., Thompson, S. E., Shen, Y., Weitz, A. P., & Ackerly, D. (2018). Low Vulnerability to Xylem Embolism in Leaves and Stems of North American Oaks. *Plant Physiology*, 177(3), 1066–1077. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00103>
- Vesprini, J. L., & Pacini, E. (2005). Temperature-dependent floral longevity in two Helleborus species. *Plant Systematics and Evolution*, 252(1–2), 63–70. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0261-9>
- Weber, U. K., Nuismer, S. L., & Espíndola, A. (2020). Patterns of floral morphology in relation to climate and floral visitors. *Annals of Botany*, 125(3), 433–445. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz172>
- Xiong, Y., & Jiao, Y. (2019). The Diverse Roles of Auxin in Regulating Leaf Development. *Plants (Basel, Switzerland)*, 8(7). <https://doi.org/10.3390/plants8070243>
- Zhang, F., Carins Murphy, M. R., Cardoso, A. A., Jordan, G. J., & Brodribb, T. J. (2018). Similar geometric rules govern the distribution of veins and stomata in petals, sepals and leaves. *New Phytologist*, 219(4), 1224–1234. <https://doi.org/10.1111/nph.15210>
- Zhang, F.-P., & Brodribb, T. J. (2017). Are flowers vulnerable to xylem cavitation during drought? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1854), 20162642. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2642>
- Zhu, S.-D., Chen, Y.-J., Ye, Q., He, P.-C., Liu, H., Li, R.-H., Fu, P.-L., Jiang, G.-F., & Cao, K.-F. (2018). Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. *Tree Physiology*, 38(5), 658–663. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy013>

## TABELAS E FIGURAS

**Tabela 1** - Lista das espécies estudadas e suas respectivas estações de floração

Espécie	Família	Estação de floração
<i>Stherculia striata</i>	Malvaceae	Chuvosa
<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtaceae	Chuvosa
<i>Helicteres sacarolha</i>	Malvaceae	Chuvosa
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	Chuvosa
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	Bignoniaceae	Chuvosa
<i>Stenocalyx dysentericus</i>	Myrtaceae	Chuvosa
<i>Caryocar brasiliense</i>	Caryocaraceae	Chuvosa
<i>Hancornia speciosa</i>	Apocynaceae	Chuvosa
<i>Tibouchina Heteromalla</i>	Melastomataceae	Chuvosa
<i>Ceiba speciosa</i>	Bombacaceae	Seca
<i>Solanum lycocarpum</i>	Solanaceae	Seca
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Bignoniaceae	Seca
<i>Handroanthus albus</i>	Bignoniaceae	Seca
<i>Physocalymma scaberrimum</i>	Lythraceae	Seca
<i>Anacardium humile</i>	Anacardiaceae	Seca
<i>Handroanthus rosea</i>	Bignoniaceae	Seca

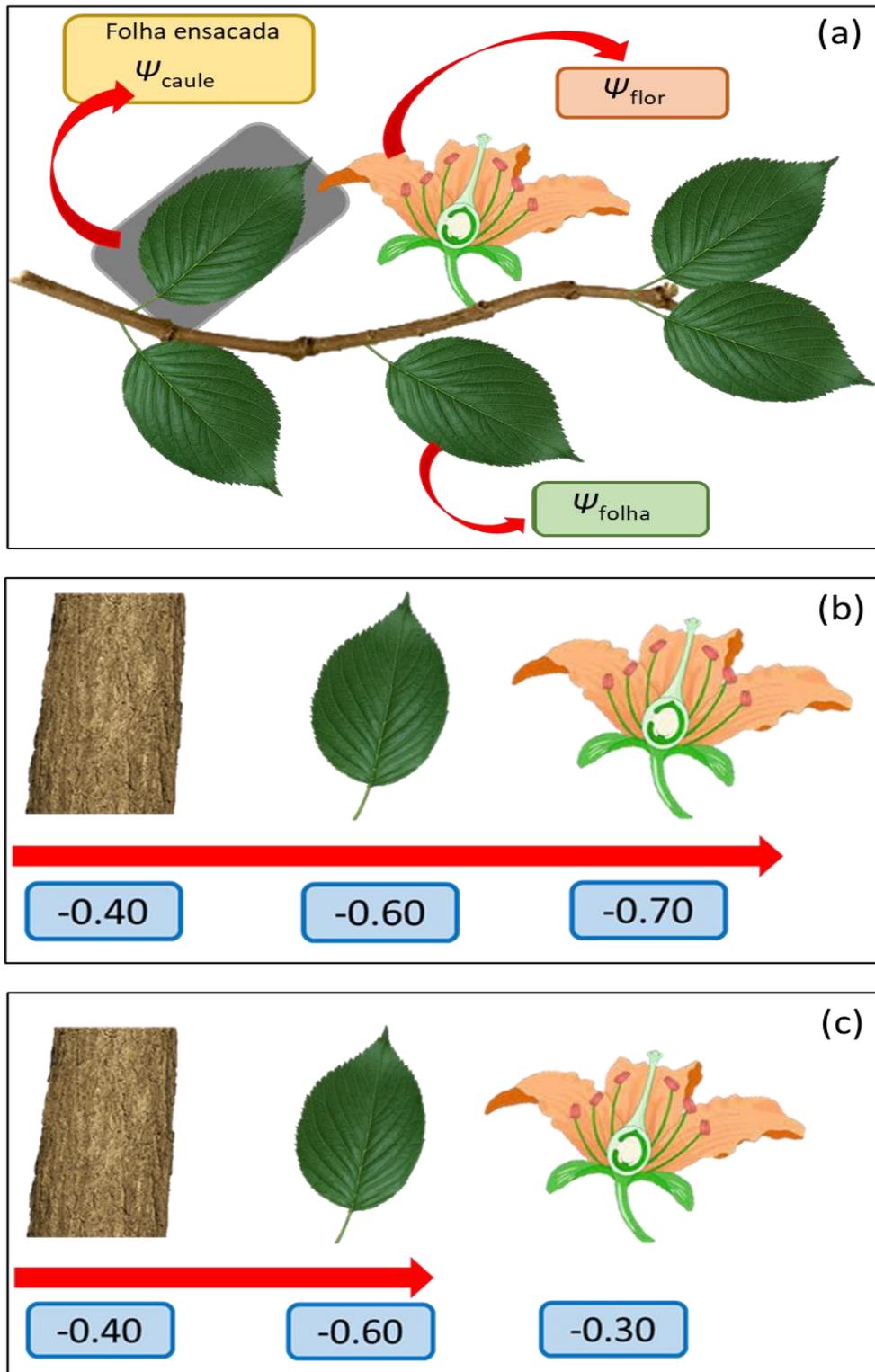
**Tabela 2** - Lista de abreviações e unidades

Abreviação	Parâmetro	Unidade
A	Área floral	cm <sup>-2</sup>
MFE	Massa floral específica	g cm <sup>-2</sup>
LF	Longevidade floral	Dias
$g_{\text{flor}}$	Condutância da flor ao vapor d'água	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
$C_{\text{massa}}$	Capacitância floral	mol Kg <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup>
$\epsilon$	Módulo de elasticidade	MPa
$\psi_{\text{PPT-flor}}$	Ponto de perda de turgor	MPa
$\psi_{\text{flor}}$	Potencial hídrico da flor	MPa
$\psi_{\text{folha}}$	Potencial hídrico do folha	MPa
$\psi_{\text{caule}}$	Potencial hídrico do caule	MPa
MSHR	Margem de segurança hidráulica reprodutiva	MPa

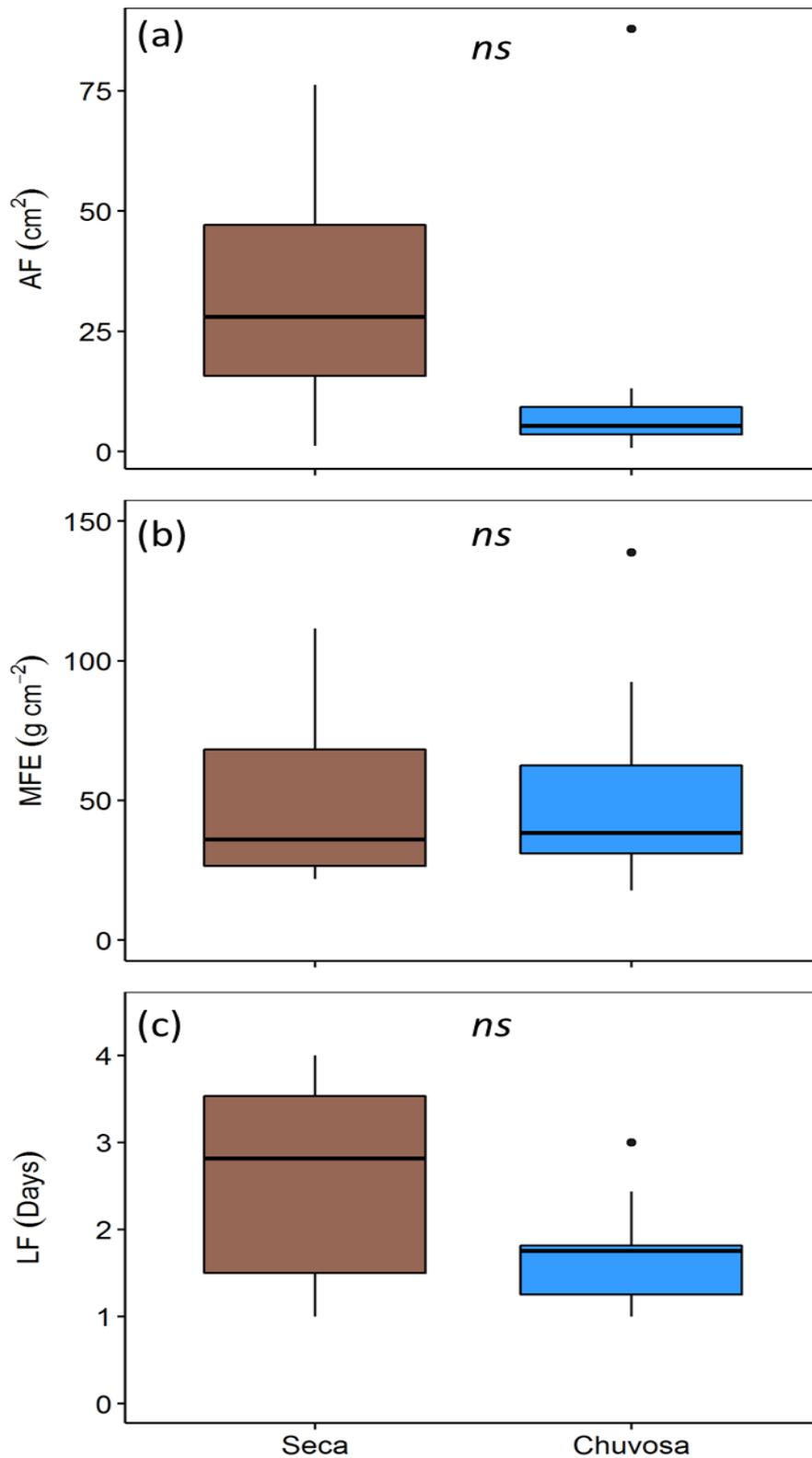
**Tabela 3** - Variação de traços hidráulicos e morfoanatômicos entre espécies e estações (seca e chuvosa).

Parâmetro	Espécie					Estações		
	Min	Max	Média	Razão	<i>P</i>	Chuvosa	Seca	teste-t
						Média ± EP	Média ± EP	<i>P</i>
AF	0,71	87,8	22,9	123	***	15.0 (9.18)	32.9 (9.96)	<i>ns</i>
MFE	17,8	139	53,5	7,80	***	55.1 (12.8)	51.3 (12.5)	<i>ns</i>
LF	1,00	4,00	2,09	4,00	**	1.73 (0.21)	2.53 (0.21)	<i>ns</i>
$g_{\text{flor}}$	2,77	17,7	8,47	6,41	***	8.49 (1.47)	8.43 (1.95)	<i>ns</i>
$C_{\text{massa}}$	19,2	66,6	41,3	3,47	***	43.6 (5.40)	38.3 (3.97)	<i>ns</i>
$\epsilon$	1,98	11,8	5,24	5,97	***	4.61 (1.13)	6.03 (0.96)	<i>ns</i>
$\psi_{\text{PPT-flor}}$	-1,15	-0,38	-0,80	0,33	**	-0.78 (0.07)	-0.82 (0.06)	<i>ns</i>
$\psi_{\text{flor}}$	-0,63	-0,20	-0,37	0,32	**	-0.36 (0.03)	-0.37 (0.05)	<i>ns</i>
$\psi_{\text{folha}}$	-1,61	-0,32	-0,66	0,20	***	-0.49 (0.04)	-0.89 (0.13)	***
$\psi_{\text{caule}}$	-0,63	-0,20	-0,43	0,32	***	-0.36 (0.03)	-0.51 (0.03)	**
MSHR	0,13	0,79	0,43	6,26	***	0.41 (0.05)	0.45 (0.09)	<i>ns</i>

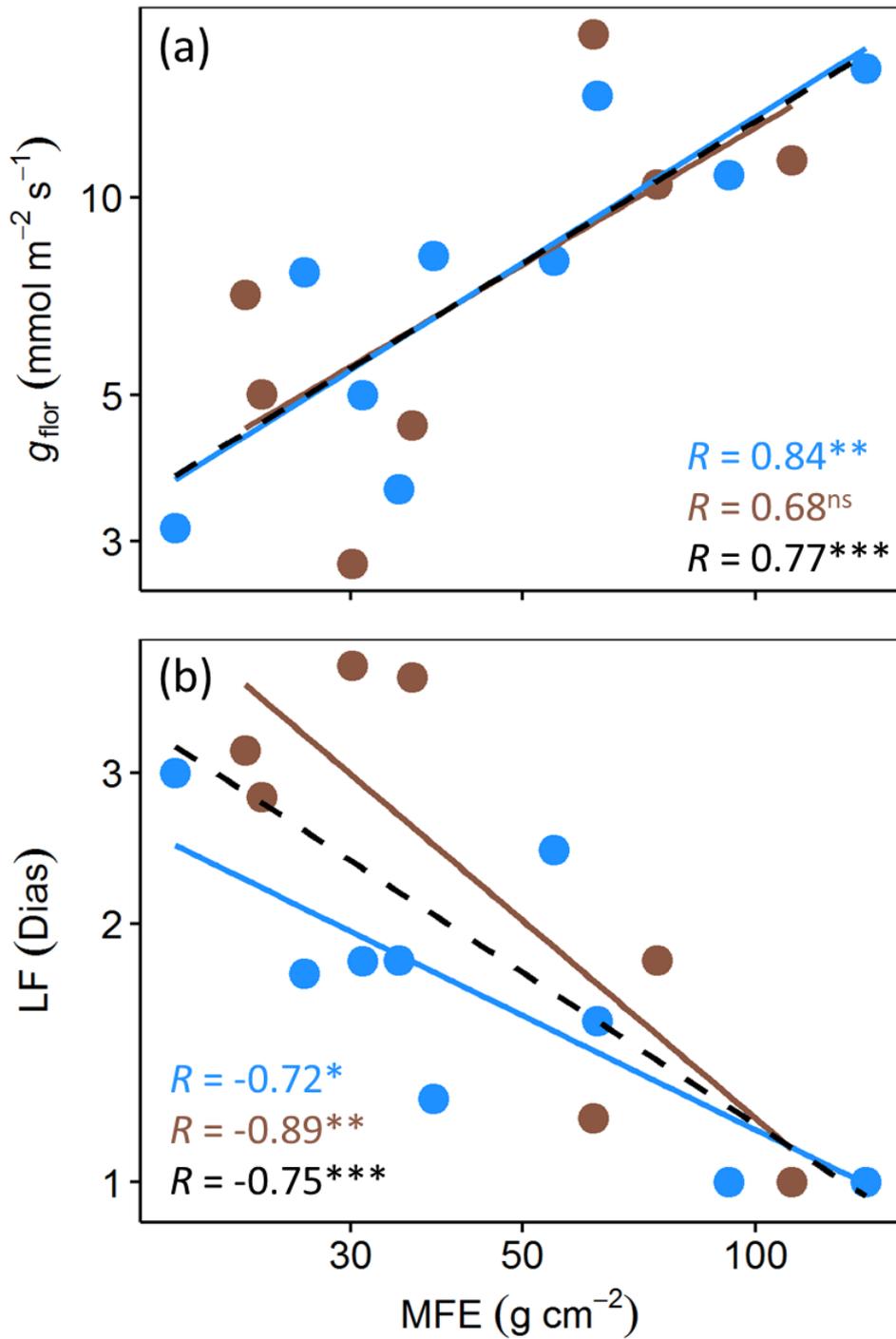
Esta tabela apresenta valores mínimos (Min), máximos (Max), características médias ( $\pm$  SE), razão do máximo: valor mínimo (Razão) entre espécies. Para diferenças entre estações, os valores médios são dados com as estatísticas do teste t para diferenças entre seca e chuvosa e entre espécies; *ns*, não significativo, \*\*\*,  $P < 0,001$ , \*\*,  $P < 0,01$ , \*,  $P < 0,05$ .



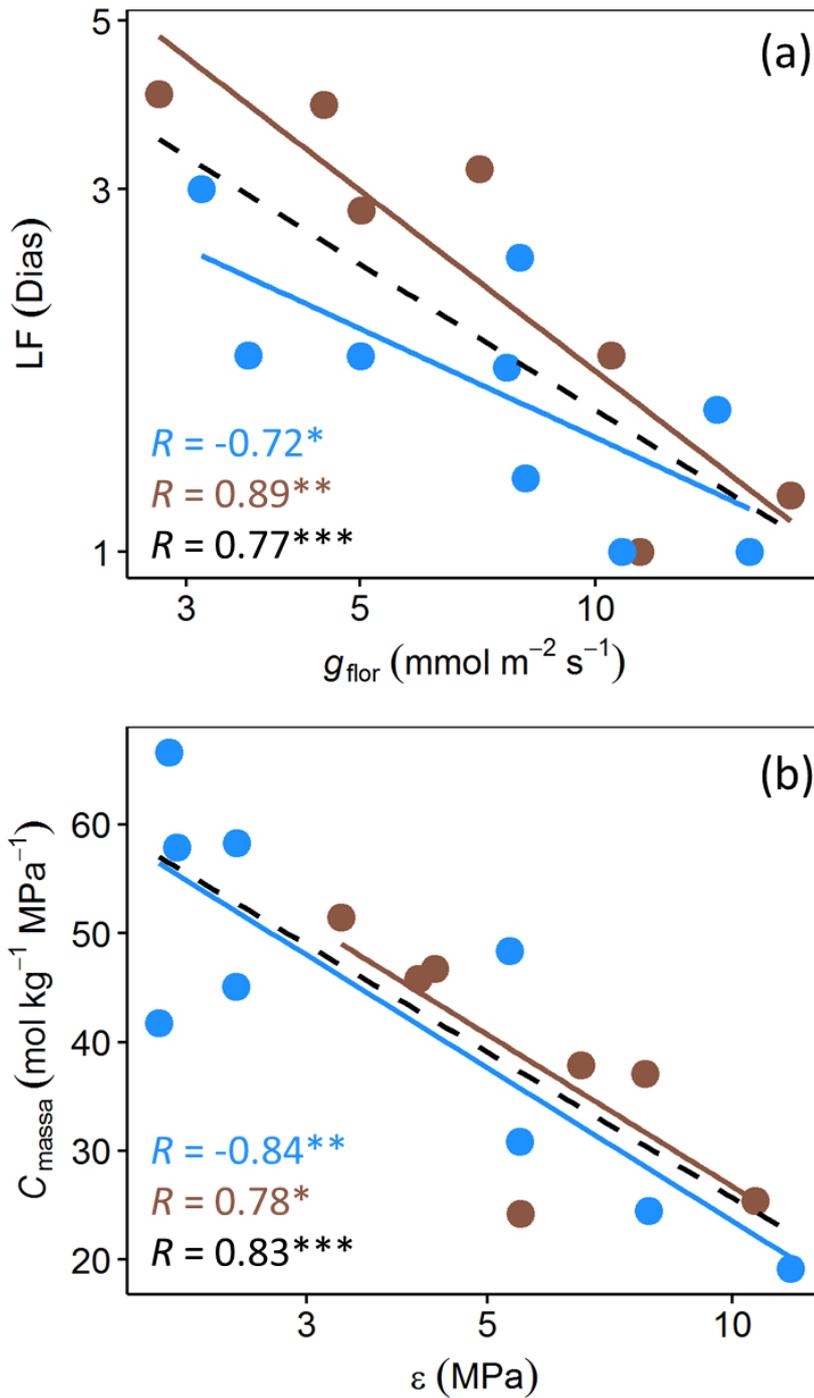
**Figura 1** – (a) Modelo conceitual exemplificando o procedimento de coleta para a determinação do potencial hídrico de folhas ( $\psi_{\text{folha}}$ ), flores ( $\psi_{\text{flor}}$ ) e caule ( $\psi_{\text{caule}}$ ). A figura também exemplifica o modelo do fluxo através do xilema, com potenciais hídricos em um fluxo de gradiente negativo (b), e a hidratação via floema, com fluxo reverso de potencial hídrico (c).



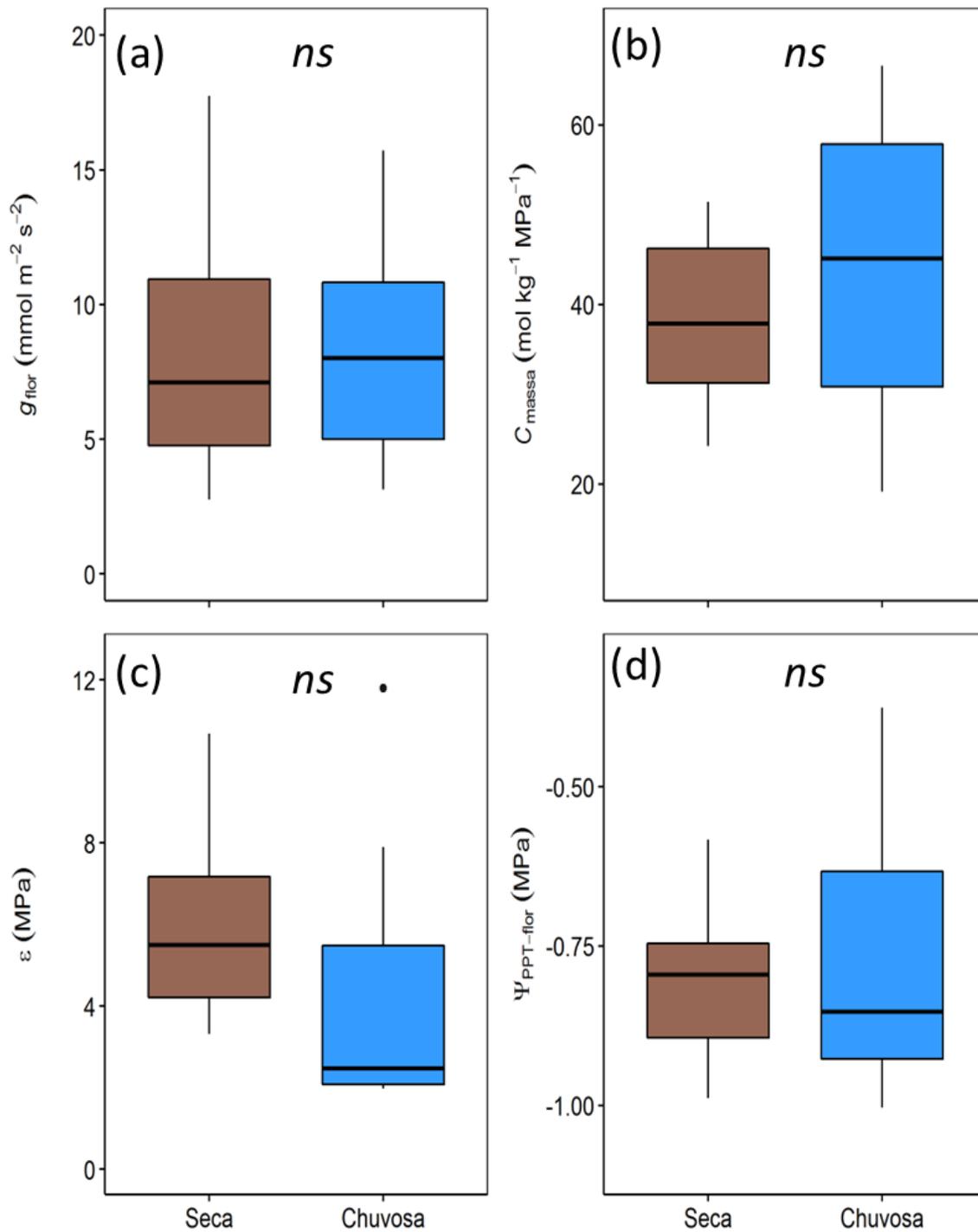
**Figura 2** - Variação da área floral ( $A_{flor}$ ) (a), massa floral específica (MFE) (b) e longevidade floral (LF) (c) entre flores de espécies que florescem ao longo das estações seca (marrom) e chuvosa (azul). Para todas as variáveis analisadas, diferenças significativas através do teste- $t$  ( $P \leq 0.05$ ) não foram encontradas.



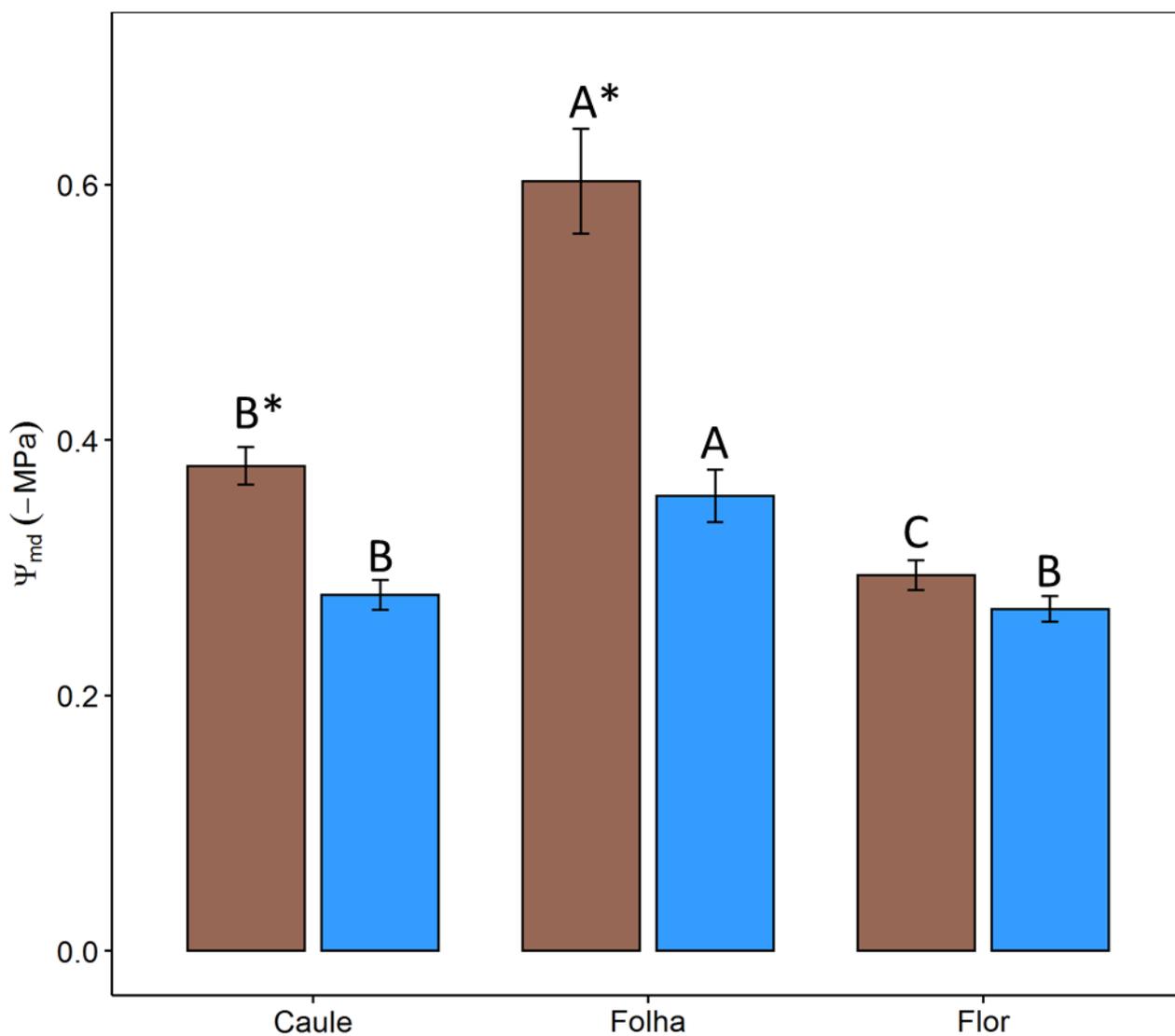
**Figura 3** - Relações entre a taxa de transpiração mínima residual ( $g_{\text{flor-res}}$ ) (a) e longevidade floral (LF) (b) em relação à massa floral específica (MFE) em flores de 16 espécies do Cerrado que florescem ao longo das estações seca (círculos marrons) e chuvosa (círculos azuis). Significado dos coeficientes de correlação de Pearson: <sup>ns</sup>, não significativo,  $P < 0,001$ ,  $**$ ,  $P < 0,01$ ,  $*$ ,  $P < 0,05$ . A linha preta tracejada representa a correlação entre todas as espécies estudadas, enquanto as linhas em marrom e azul mostram as correlações entre espécies da estação seca e chuvosa, respectivamente.



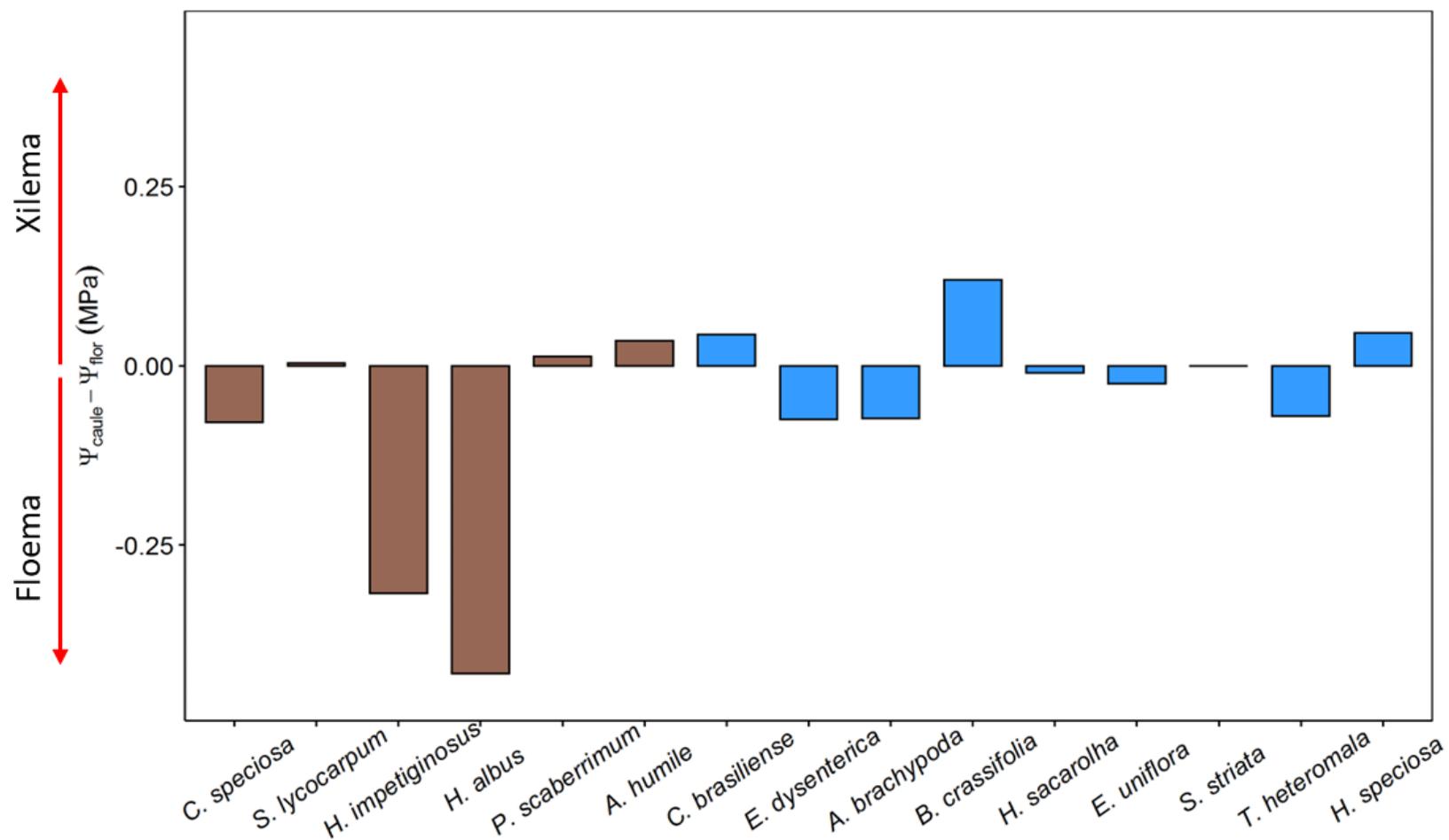
**Figura 4** - Relações entre Longevidade floral (LF) com Capacitância ( $C_{\text{mass}}$ ) (a) e  $C_{\text{mass}}$  com módulo de elasticidade ( $\epsilon$ ) em flores de 16 espécies do Cerrado que florescem ao longo das estações seca (círculos marrons) e chuvosa (círculos azuis). Significado dos coeficientes de correlação de Pearson: <sup>ns</sup>, não significativo,  $P < 0,001$ , \*\*,  $P < 0,01$ , \*,  $P < 0,05$ . A linha preta tracejada representa a correlação entre todas as espécies estudadas, enquanto as linhas em marrom e azul mostram as correlações entre espécies da estação seca e chuvosa, respectivamente.



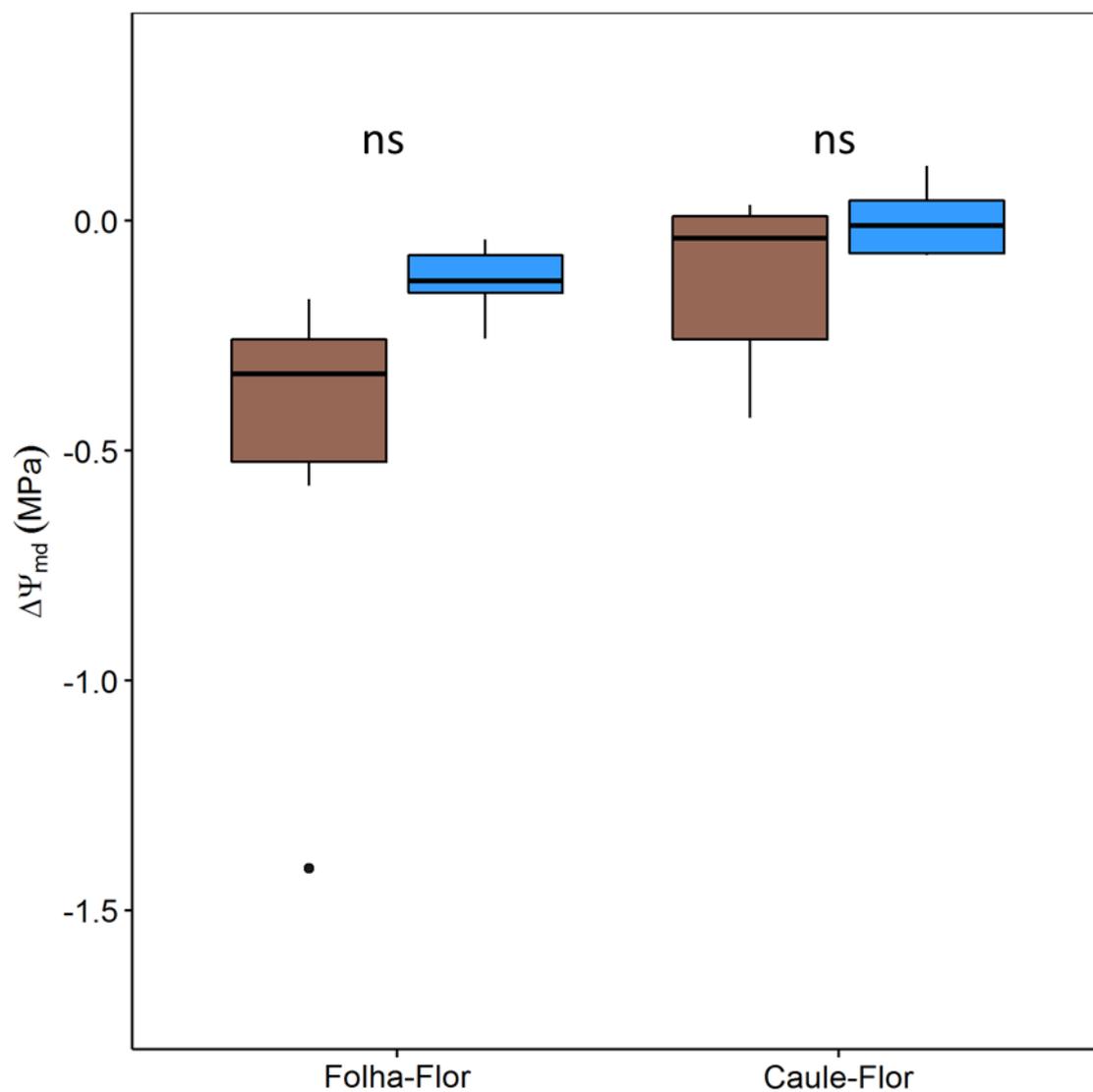
**Figura 5** – Variação da condutância mínima floral ( $g_{\text{flor-res}}$ ) (a), capacitância ( $C_{\text{massa}}$ ) (b), módulo de elasticidade ( $\varepsilon$ ) (c) e ponto de perda de turgor ( $\Psi_{\text{ppt-flor}}$ ) (d) entre flores de espécies que florescem ao longo das estações seca (marrom) e chuvosa (azul). Para todas as variáveis analisadas, diferenças significativas pelo teste- $t$  ( $P \leq 0.05$ ) não foram encontradas.



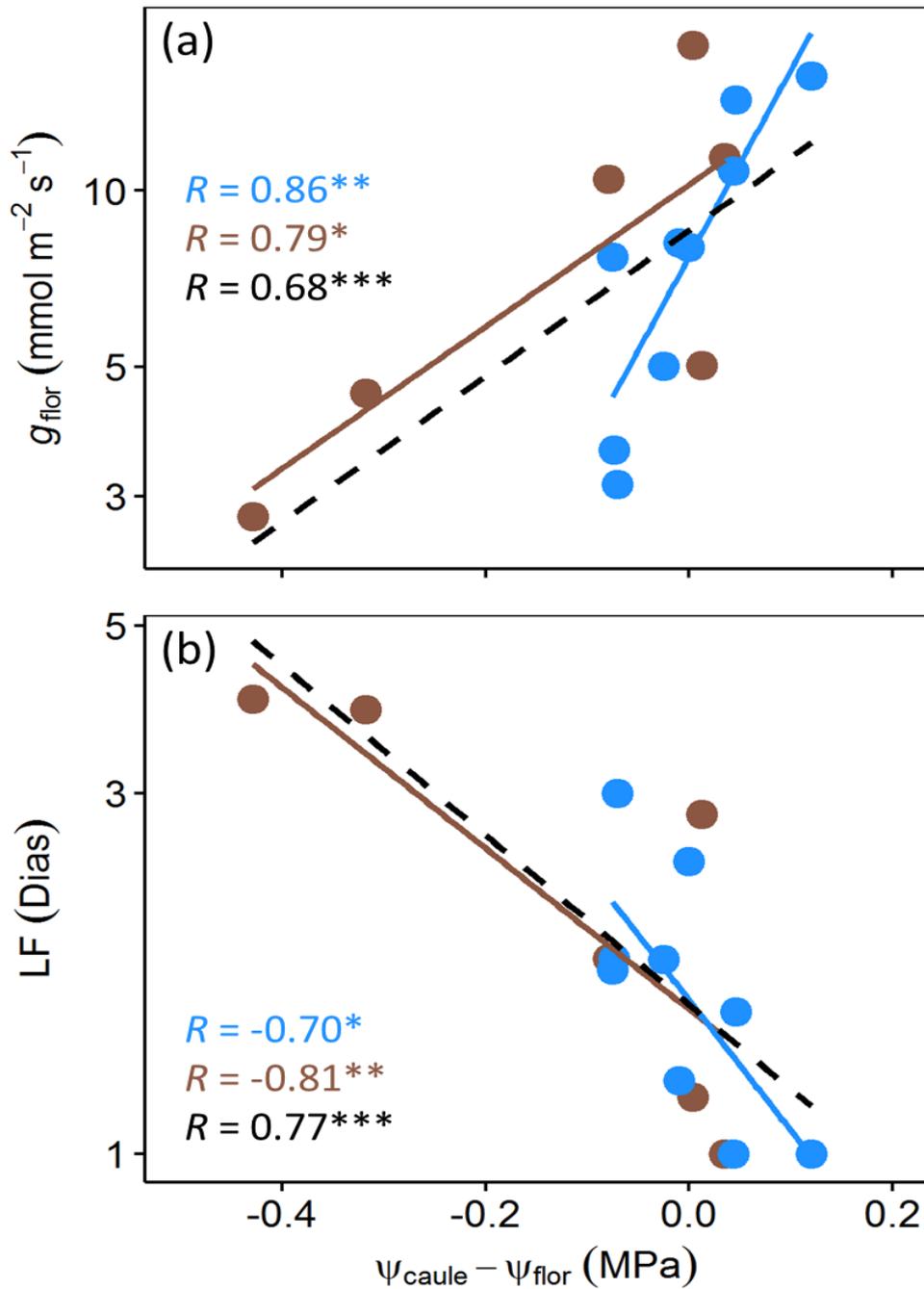
**Figura 6** – Variação do potencial hídrico ao meio dia entre caules, folhas e flores em 16 espécies do Cerrado ao longo das estações seca (barras marrons) e chuvosa (barras azuis). O gráfico mostra as médias  $\pm$  erro-padrão. Entre órgãos dentro de uma mesma estação, médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ( $P \leq 0,05$ ); enquanto entre órgãos entre estações, asteriscos denotam diferença significativa pelo teste- $t$  ( $P \leq 0,05$ ).



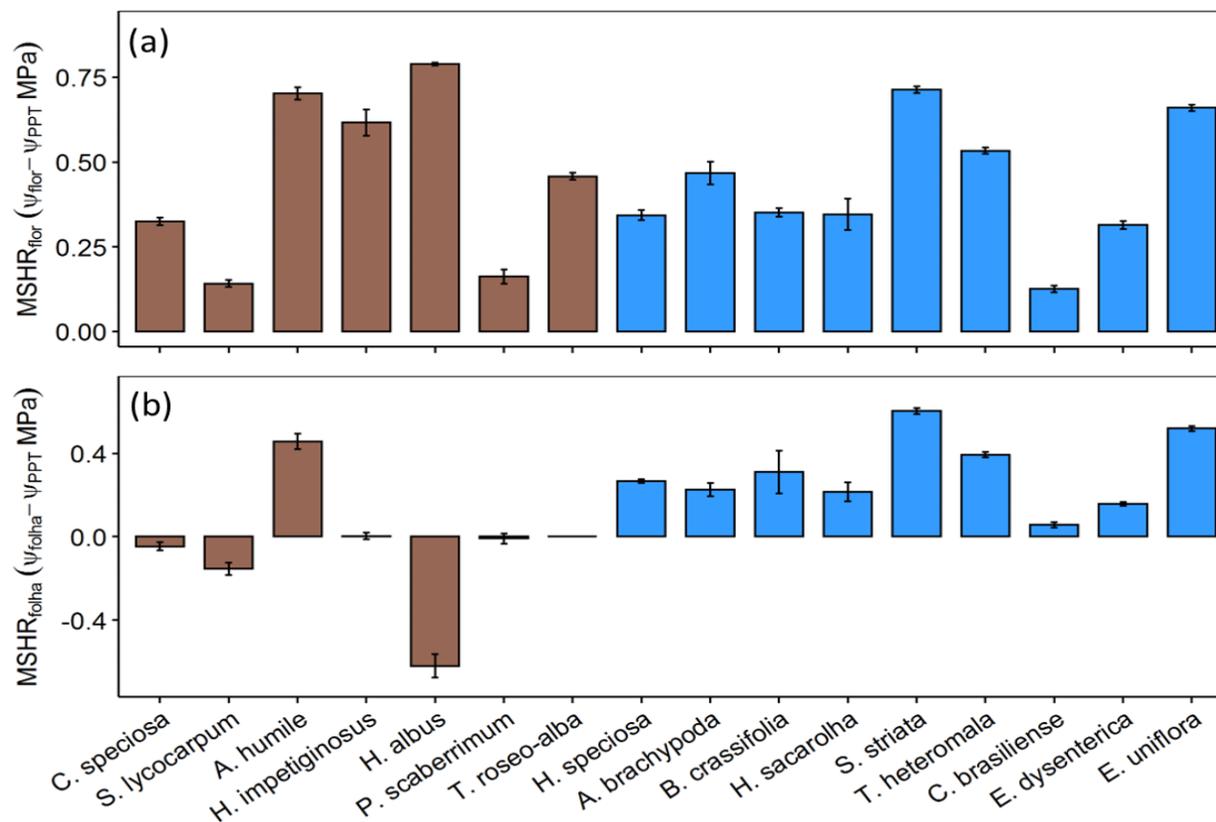
**Figura 7** – Vias alternativas de hidtação em flores de espécies do Cerrao que florescem ao longo das estações seca (barras marrons) e chuvosa (barras azuis). Para a diferença entre potencial hídrico do caule ( $\Psi_{\text{caule}}$ ) e da folha ( $\Psi_{\text{folha}}$ ), valores menores ou iguais a zero evidenciam o transporte de água via floema, enquanto valores maiores que zero evidenciam hidratação via xilema.



**Figura 8** – Gradiente de potencial hídrico ao meio dia entre órgãos de espécies do Cerrado ao longo da estação seca (marrom) e chuvosa (azul). Para todas as variáveis analisadas, diferenças significativas pelo teste-*t* ( $P \leq 0.05$ ) não foram encontradas.



**Figura 9** - Relações entre a taxa de transpiração mínima residual floral ( $g_{\text{flor-res}}$ ) (a) e Longevidade floral (LF) (b) em relação à diferença de potencial hídrico entre órgãos ( $\Psi_{\text{caule}} - \Psi_{\text{flor}}$ ) em flores de 16 espécies do Cerrado que florescem ao longo das estações seca (círculos marrons) e chuvosa (círculos azuis). Significado dos coeficientes de correlação de Pearson: <sup>ns</sup>, não significativo,  $P < 0,001$ ,  $^{**}$ ,  $P < 0,01$ ,  $^*$ ,  $P < 0,05$ . A linha preta tracejada representa a correlação entre todas as espécies estudadas, enquanto as linhas em marrom e azul mostram as correlações entre espécies da estação seca e chuvosa, respectivamente.



**Figura 10** – (a) Margem de segurança hidráulica reprodutiva de espécies que florescem ao longo da estação seca (barras marrons) e chuvosa (barros azuis). A figura também mostra uma simulação de MSHR usando o potencial hídrico foliar, ao invés do floral (b). Valores inferiores a zero indicam flores que perderiam o turgor ao longo da antese.