

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL

GUSTAVO CAMPOS DA SILVA COUTO

**GENÓTIPOS DE MACONHA (*Cannabis sativa* L.) SUBMETIDOS A DÉFICIT  
HÍDRICO DURANTE A FLORAÇÃO: RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS E  
PRODUTIVAS**

VIÇOSA - MINAS GERAIS

2025

GUSTAVO CAMPOS DA SILVA COUTO

**GENÓTIPOS DE MACONHA (*Cannabis sativa* L.) SUBMETIDOS A DÉFICIT  
HÍDRICO DURANTE A FLORAÇÃO: RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS E  
PRODUTIVAS**

Monografia apresentada ao Curso de Ciências  
Biológicas da Universidade Federal de Viçosa  
como requisito parcial para obtenção do título de  
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Fábio Murilo DaMatta

VIÇOSA - MINAS GERAIS

2025

GUSTAVO CAMPOS DA SILVA COUTO

**GENÓTIPOS DE MACONHA (*Cannabis sativa* L.) SUBMETIDOS A DÉFICIT  
HÍDRICO DURANTE A FLORAÇÃO: RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS E  
PRODUTIVAS**

Monografia apresentada ao Curso de Ciências  
Biológicas da Universidade Federal de Viçosa  
como requisito parcial para obtenção do título de  
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Fábio Murilo DaMatta

APROVADO: 03/12/2025

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** GUSTAVO CAMPOS DA SILVA COUTO  
Data: 06/12/2025 17:34:40-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Gustavo Campos da Silva Couto  
Autor

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** FABIO MURILO DA MATTA  
Data: 08/12/2025 15:05:48-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Fábio Murilo DaMatta  
Orientador

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço aos meus pais, Luzimar e Álvaro, por todo o amor incondicional, cuidado, apoio, conselhos, compreensão, lições, motivação e exemplo. Devo tudo que sou a vocês.

Também agradeço ao meu irmão, Guilherme, por ser a minha maior referência desde que nasci e por todo o apoio, mesmo distante nesses últimos anos.

Agradeço à minha namorada, Lua, por toda a cumplicidade e por tornar esses anos de graduação mais leves.

Agradeço à minha amiga e veterana, Victória, pela recepção no curso, parceria durante muitas tardes de estudo ao decorrer do mesmo e todas as risadas compartilhadas.

Agradeço aos meus amigos Gabriel Timo e Samuel Vieira pelo incentivo na jornada acadêmica e por todas as discussões construtivas no cotidiano de nossa convivência.

Agradeço ao professor Fábio DaMatta e ao Mateus Pena pela oportunidade de participar da realização desta pesquisa e por todo o conhecimento adquirido durante a produção deste trabalho.

Agradeço à ADWA Cannabis pelo fornecimento do material vegetal e pelo amparo estrutural durante a realização da pesquisa.

Agradeço aos professores do curso de Ciências Biológicas pela construção da minha “visão de biólogo” sobre o mundo, que me acompanhará durante toda minha vida.

Agradeço aos amigos que fiz ao longo desses anos de graduação, por todos os aprendizados e momentos compartilhados.

## RESUMO

A *Cannabis* é uma das plantas mais antigas domesticadas pelo ser humano, que ao longo de sua ampla dispersão geográfica adaptou-se às mais diversas condições edafoclimáticas. Estudos recentes indicam que as condições de cultivo alteram a expressão quimiotípica das plantas, impactando diretamente o produto final. Tendo em vista as mudanças climáticas, a seca se destaca como um dos principais estresses abióticos, limitando o crescimento e a produção de compostos do metabolismo secundário, como os canabinoides. O presente estudo surge diante da escassez de dados acerca dos mecanismos fisiológicos que explicam a variação na resposta de genótipos de *Cannabis* à seca. Foram avaliados os efeitos do déficit hídrico em dois genótipos quimiotipicamente contrastantes (denominados CBD e THC), submetidos à seca (30% da capacidade de campo) a partir da fase inicial da floração e comparados aos grupos controle continuamente irrigados (100% da capacidade de campo). O potencial hídrico foliar foi similarmente reduzido entre os genótipos sob seca, sem indícios de ajustamento osmótico ou elástico. O déficit hídrico levou à redução na taxa líquida de assimilação do carbono de ambos os genótipos, entretanto as plantas do genótipo THC dependeram principalmente da regulação estomática, ao passo que o genótipo CBD apresentou reduções mais acentuadas, provocadas provavelmente por deficiências adicionais no mesófilo e no metabolismo bioquímico. Houve diminuição da eficiência quântica máxima do fotossistema II associada ao aumento da fluorescência inicial da clorofila *a*, evidenciando sinais claros de fotoinibição do FSII nas plantas sob seca. Quanto à produtividade sob déficit hídrico, o genótipo THC manteve maior índice de colheita e concentração de canabinoides totais, resultando em uma biomassa de inflorescências com maior valor energético. Sob mesma condição, o genótipo CBD apresentou menores retornos produtivos e uma partição de biomassa menos eficiente. De modo geral, a resiliência de *Cannabis sativa* ao déficit hídrico imposto no início da floração parece depender menos da manutenção das relações hídricas e mais da proteção do desempenho fotossintético, de uma partição eficiente do carbono fixado entre os órgãos da planta e da manutenção do metabolismo secundário. Esses mecanismos representam alvos promissores para o melhoramento de genótipos mais adaptados a ambientes com baixa disponibilidade hídrica.

Palavras-Chave: *Cannabis sativa*; Déficit Hídrico; Fotossíntese; Índice de colheita; Rendimento de canabinoides.

## ABSTRACT

*Cannabis* is one of the oldest plant species domesticated by humans and, throughout its broad geographic dispersion, it has adapted to highly diverse edaphoclimatic conditions. Recent studies indicate that cultivation conditions can alter the chemotypic expression of the plants, directly impacting the final product. In the context of climate change, drought stands out as one of the major abiotic stresses, limiting growth and the production of secondary metabolism compounds such as cannabinoids. This study emerges from the scarcity of data regarding the physiological mechanisms underlying the variation in drought responses among *Cannabis* genotypes. We evaluated the effects of water deficit in two chemotypically contrasting genotypes (referred to as CBD and THC), subjected to drought (30% of field capacity) during the flowering stage and compared with continuously irrigated controls (100% of field capacity). Leaf water potential was similarly reduced in both genotypes under drought, with no evidence of osmotic or elastic adjustment. Water deficit reduced the photosynthetic rate of both genotypes; however, THC plants relied primarily on stomatal regulation, whereas the CBD genotype displayed stronger reductions probably triggered by additional limitations in the mesophyll and biochemical metabolism. A decrease in the maximum quantum efficiency of photosystem II, together with an increase in the initial chlorophyll *a* fluorescence, indicated clear signs of PSII photoinhibition in drought-stressed plants. With respect to productivity under water deficit, the THC genotype maintained a higher harvest index and higher total cannabinoid concentration, resulting in inflorescence biomass with greater energetic content. Under the same conditions, the CBD genotype showed lower productive performance and less efficient biomass partitioning. Overall, the resilience of *Cannabis sativa* to water deficit imposed at the onset of flowering appears to depend less on the maintenance of plant water relations and more on the protection of photosynthetic performance, efficient partitioning of fixed carbon among plant organs, and the maintenance of secondary metabolism. These mechanisms represent promising targets for breeding genotypes better adapted to environments with low water availability.

Keywords: Cannabinoid yield; *Cannabis sativa*; Drought stress; Harvest Index; Photosynthesis.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>8</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>11</b>
2.1 Objetivo geral:.....	11
2.2 Objetivos específicos:.....	11
<b>3. MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>11</b>
3.1 Material vegetal, delineamento experimental e condução das análises.....	11
3.2 Análises de potencial hídrico e curvas pressão-volume.....	12
3.3 Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a.....	13
3.4 Crescimento vegetativo.....	14
3.5 Análises de canabinoides.....	14
3.6 Análises estatísticas.....	15
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>15</b>
4.1 Análises de potencial hídrico e curvas pressão-volume.....	15
4.2 Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a.....	16
4.3 Crescimento vegetativo.....	18
4.4 Análises de canabinoides.....	20
<b>5. DISCUSSÃO.....</b>	<b>21</b>
<b>6. CONCLUSÃO.....</b>	<b>24</b>
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>25</b>

## 1. INTRODUÇÃO

A espécie *Cannabis sativa* L. apresenta registros de domesticação pela humanidade há milhares de anos no continente asiático, sendo cultivada historicamente para diversas finalidades como a produção de fibras (tecidos, cordas e papel) e sementes (grãos e óleo), além do uso medicinal, religioso e recreativo das inflorescências femininas (Li, 1974; Pollio, 2016). Sendo a única espécie do gênero *Cannabis* sp., sua taxonomia é dividida em subespécies como *C. sativa* subsp. *sativa*, *C. sativa* subsp. *indica* e *C. sativa* subsp. *ruderalis*, apresentando ampla diversidade morfológica e quimiotípica, como resultado da seleção artificial voltada para os diferentes produtos (Small & Cronquist, 1976). Apesar do centro de domesticação da espécie se localizar em latitudes temperadas, ao longo de sua ampla dispersão geográfica pelo globo terrestre adaptou-se ao cultivo nas mais diversas condições edafoclimáticas (Small 2015; Ren *et al.* 2021).

Considerada uma espécie anual, geralmente dióica (apesar da ocorrência de plantas monóicas em algumas populações) e de dia curto, a transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva da *Cannabis* pode ser facilmente modulada pelo fotoperíodo, com a exceção de plantas “automáticas” (oriundas de cruzamentos da subespécie *ruderalis*), as quais prevalece o parâmetro cronológico (ElSohly *et al.*, 2014; Small, 2015). Durante a fase reprodutiva, as plantas fêmeas apresentam flores pistiladas, organizadas em inflorescências compactas e com abundante presença de tricomas glandulares, responsáveis pela produção e armazenamento de diversos compostos do metabolismo secundário, como os canabinoides e terpenos (Fetterman *et al.*, 1971). A biossíntese dos canabinoides é iniciada pelo ácido canabigerólico (CBGA), forma ácida do canabigerol (CBG), considerado o precursor de todos os outros canabinoides (como o  $\Delta^9$ -tetrahydrocannabinol (THC) e o canabidiol (CBD)), que são sintetizados (a princípio também em suas formas ácidas) por enzimas que realizam a ciclização oxidativa do CBGA (Degenhardt *et al.*, 2017). Diferentes cultivares apresentam diferentes relações de THC/CBD, sendo essa a principal característica utilizada para categorizá-las (Small, 2015).

Estudos recentes indicam que as condições ambientais durante o cultivo, como temperatura, intensidade e qualidade lumínica, fertilização e disponibilidade hídrica afetam a biossíntese desses metabólitos secundários, alterando o perfil químico das plantas (Jin *et al.*, 2019; Payment & Cvetkovska, 2023). A necessidade de garantir a consistência no conteúdo de ingredientes ativos para fins medicinais torna o cultivo *indoor* (em ambiente controlado) o

método mais utilizado pela indústria farmacêutica, demandando também padronização rigorosa no processamento pós-colheita (secagem das inflorescências, extração da resina e armazenamento) para a obtenção de produtos estáveis (Potter, 2014).

Como parte das respostas à seca, as plantas têm menor conteúdo de água para expansão celular e acabam por diminuir a área foliar total como estratégia para evitar transpiração excessiva (Chaves *et al.*, 2003). A transpiração é regulada principalmente pelos estômatos, que em situações de déficit hídrico moderado, se fecham parcialmente e acabam por restringir fortemente a fotossíntese líquida, sendo o controle estomático apontado como o principal responsável pela limitação nas taxas fotossintéticas (Cornic, 2000). Em cenários de seca mais intensa, o desempenho fotossintético também pode ser comprometido por limitações bioquímicas, como reduções na velocidade de carboxilação da enzima RuBisCO ( $V_{\text{cmax}}$ ) (Harley *et al.*, 1992).

Além das já citadas, outras respostas que as plantas apresentam em períodos de seca são o ajustamento osmótico e o ajustamento elástico (Turner & Jones, 1980; Blum, 2017). O ajustamento osmótico consiste no acúmulo ativo de solutos no citoplasma celular, regulando o gradiente eletroquímico e reduzindo o potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) da célula, que permite a manutenção da absorção e/ou retenção de água na planta, auxiliando na manutenção da turgescência mesmo em situações de limitação hídrica (baixo potencial hídrico ( $\Psi_w$ )) (Barker *et al.*, 1993). Em alguns casos, após o estresse pode ocorrer o efeito chamado de crescimento compensatório devido à respiração/catabolização de alguns compostos químicos (açúcares, ácidos orgânicos, aminoácidos e outros) que se acumulam sob seca (Barker *et al.*, 1993; Zhou *et al.*, 2022). Já o ajustamento elástico consiste na modificação das propriedades da parede celular, que pode ser mais flexível ou mais rígida, alterando o módulo de elasticidade ( $\epsilon$ ), retardando ou acelerando a plasmólise incipiente (Savé *et al.*, 1995; Marshall & Dumbroff, 1999). O valor de  $\epsilon$  é dado pela fórmula  $\epsilon = \Delta\Psi_p/\Delta V$ , em que menores valores de  $\epsilon$  se traduzem em paredes celulares menos rígidas, ou seja, com baixa variação no potencial de pressão ( $\Psi_p$ ) para uma grande variação de volume (V); enquanto maiores valores de  $\epsilon$  se traduzem em paredes celulares mais rígidas, com baixa variação em V para alta variação em  $\Psi_p$  (Nadal *et al.*, 2018).

De acordo com relatos na literatura, folhas com estruturas mais rígidas apresentam maiores resistências difusionais, estabelecendo uma relação inversa entre  $\epsilon$  e  $g_m$  (condutância do mesofilo) e ocasionando em uma menor taxa de fotossíntese líquida ( $A_L$ ) (Onoda *et al.*,

2017). Enquanto o ajustamento osmótico pode ocorrer de forma relativamente rápida, o ajustamento elástico ocorre de forma mais lenta, com as modificações das propriedades da parede celular sendo observadas em folhas formadas após a imposição do déficit hídrico. Os parâmetros de  $\Psi_s$  e  $\Psi_p$  explicam parcialmente o potencial de tolerância das plantas em diferentes condições de disponibilidade hídrica, influenciando diretamente na formação do gradiente de potencial hídrico necessário para a absorção e/ou retenção de água (Woolfenden *et al.*, 2018).

Pelo fato do cultivo de *Cannabis* demandar relativamente poucos insumos agrícolas, a espécie pode ser adequada para produção sob disponibilidade reduzida de água, demonstrando manter a viabilidade agrônômica mesmo com comprometimento parcial da produtividade, como relatado para o cânhamo industrial (Cosentino *et al.*, 2013). Para o cultivo visando à produção de inflorescências, estudos revelaram que níveis moderados de déficit hídrico (~50% da capacidade de campo (CC)) não ocasionaram variação significativa no conteúdo de canabinoides (em específico, o CBD), ao passo que em condições de seca extrema (~10% da CC) o conteúdo de CBD foi significativamente reduzido. Dessa forma, é possível afirmar que existe um limiar para a redução da lâmina d'água sem prejuízos à produção, aumentando a eficiência agrônômica de uso da água (Morgan *et al.*, 2024).

Devido às projeções de aumento na frequência e severidade das secas diante das mudanças climáticas (Gebrechorkos *et al.*, 2025), se torna fundamental entender como genótipos de *Cannabis* respondem fisiológica e produtivamente ao déficit hídrico. Portanto, elaboram-se as hipóteses: (i) genótipos mais vigorosos, caracterizados por maior acúmulo de biomassa, apresentariam também taxas fotossintéticas mais elevadas; (ii) a seca restringiria a fotossíntese por meio de limitações tanto difusionais quanto não difusionais, com diferenças genotípicas em sua contribuição relativa; e (iii) o déficit hídrico alteraria a produção dos principais canabinoides (CBD, THC e CBG) de maneira dependente do genótipo, refletindo variações no desempenho fotossintético e no estado hídrico. A fim de testar essas hipóteses, foram comparados dois genótipos contrastantes de *Cannabis*, que diferem em crescimento e perfil de canabinoides, avaliando suas relações hídricas e respostas fotossintéticas e produtivas sob regimes de plena irrigação (100% da CC) e seca (30% da CC).

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo geral:

Avaliar as respostas fotossintéticas e produtivas de genótipos de *Cannabis sativa* L. submetidos a déficit hídrico durante a floração;

### 2.2 Objetivos específicos:

- Determinar o efeito do déficit hídrico sobre as relações hídricas de genótipos de *Cannabis sativa* L.;
- Analisar o efeito do déficit hídrico sobre a eficiência fotoquímica e parâmetros relacionados à trocas gasosas em genótipos de *Cannabis sativa* L.;
- Quantificar a produção de biomassa de inflorescências e a concentração de canabinoides majoritários em genótipos de *Cannabis sativa* L. submetidos ao déficit hídrico.

## 3. MATERIAIS E MÉTODOS

### 3.1 Material vegetal, delineamento experimental e condução das análises

O experimento foi realizado em uma casa de vegetação localizada na Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa - MG (20° 45' 14" S, 42° 52' 53" W, 649 m de altitude). Foram utilizados dois genótipos de *Cannabis sativa* fornecidos pela *start up* ADWA Cannabis Pesquisa e Desenvolvimento Ltda., adaptados a dias curtos e que diferem entre si quanto ao quimiotipo predominante e em termos de padrões de crescimento e arquitetura. A fim de preservar o sigilo dos genótipos, eles foram codificados como “CBD” e “THC”, em referência ao canabinoide predominante em cada um. Após enraizamento adequado em câmara de nebulização controlada, 32 plantas (16 de cada genótipo) foram transplantadas para vasos de 10 litros preenchidos com substrato comercial Mecplant<sup>®</sup>. As plantas cresceram sob condições de casa de vegetação, dispostas num espaçamento de 50 cm entre elas e 75 cm entre linhas, utilizando suplementação lumínica (lâmpadas de LED de 50W) de forma a prevenir o florescimento precoce (estendendo o fotoperíodo para aproximadamente 16 h) e sendo fertilizadas semanalmente com solução nutritiva da marca DuGreen<sup>®</sup>, de acordo com a recomendação do fabricante. A irrigação durante a fase vegetativa foi realizada por gotejamento, fornecendo de 0,8 a 1,5 L de água por planta por dia, ajustados conforme o

desenvolvimento das plantas e distribuídos em dois turnos: manhã e tarde. Após as plantas atingirem aproximadamente 1 m de altura (40 dias depois do transplante dos clones), a suplementação lumínica foi interrompida de forma a induzir o florescimento em todas as plantas de maneira uniforme, para que então a aplicação do déficit hídrico pudesse ser iniciada.

Foi feita uma curva de retenção do substrato (Cavatte *et al.*, 2012), com o objetivo de se determinar a capacidade de campo (CC) e o ponto de murcha permanente (PMP), de modo a permitir o controle da lâmina de água a ser aplicada, que correspondeu a 100% da CC até o início da floração. A partir do primeiro dia de floração, metade das plantas foi continuamente irrigada (plantas-controle), enquanto para a outra metade iniciou-se a redução progressiva da lâmina hídrica em 25% em duas etapas, até que se atingiu 50% da CC (no dia 5 de floração). Em seguida, foi feita redução da lâmina hídrica em duas etapas de 10%, até que se atingiu 30% da CC (no dia 10 de floração). As plantas mantidas em deficiência hídrica permaneceram sob 30% da CC até o fim do experimento, sendo realizadas as análises fisiológicas após os primeiros 5 dias sob essa condição (dia 15 de floração). O delineamento experimental foi inteiramente casualizado.

Durante a imposição do déficit hídrico, a superfície dos vasos foi coberta com plástico filme a fim de se evitar perda de água por evaporação. Foram determinados o  $\Psi_w$  foliar (antemanhã e meio-dia) e parâmetros de trocas gasosas quantificados entre 09h00 e 11h00.

### 3.2 Análises de potencial hídrico e curvas pressão-volume

O  $\Psi_w$  foliar foi obtido na antemanhã e ao meio-dia utilizando uma câmara de pressão de Scholander (modelo 1000, PMS Instruments, Albany, NY, USA). Para obterem-se curvas pressão-volume, foram coletadas folhas totalmente expandidas, alocadas em sacos plásticos com fecho (do tipo *ziplock*) juntamente com um algodão molhado para manter a atmosfera saturada de umidade, e levadas ao laboratório (100 m de distância). Em sequência, as folhas tiveram seus pecíolos imersos em água dentro de uma câmara dessecadora de vidro, por 12 h, de forma a atingirem reidratação plena. Foram então registrados a massa (com uma balança de precisão) e o  $\Psi_w$  (com uma câmara de pressão de Scholander) ao longo de um ciclo natural de desidratação foliar, até que as folhas atingissem um  $\Psi_w$  de cerca de -2,5 MPa, sendo posteriormente secas em estufa a 60 °C até massa constante.

As curvas pressão-volume foram construídas a partir do conteúdo relativo de água e do inverso do  $\Psi_w$ . A partir dessas curvas, foram calculados os valores de potencial osmótico

das folhas tanto em condições de turgescência máxima ( $\Psi_{s(100)}$ ) quanto no ponto de perda de turgescência ( $\Psi_{s(0)}$ ), capacitância foliar em turgescência máxima ( $C_{(100)}$ ) e mínima ( $C_{(0)}$ ) e o módulo global de elasticidade ( $\epsilon$ ) (Blackman e Brodribb, 2011).

### 3.3 Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros relacionados às trocas gasosas e à fluorescência da clorofila *a* foram medidos simultaneamente utilizando um analisador de gases a infravermelho (Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, USA) acoplado a um fluorômetro (LI-6400-40, LI-COR Lincoln, USA). Foram registradas a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A$ ), a condutância estomática ( $g_s$ ), a taxa de transpiração ( $E$ ) e a concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ) entre 09h00 e 11h00 (hora solar), sob densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , temperatura de 28 °C e concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 430  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  (DaMatta *et al.*, 2016).

Para a obtenção dos dados de fluorescência, as amostras foliares foram inicialmente adaptadas ao escuro por 2 h e, em seguida, expostas a um feixe modulador fraco (0,03  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a fim de determinar o nível mínimo de fluorescência ( $F_0$ ). Posteriormente, as amostras foram expostas a um pulso de luz saturante branca (8000  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 0,8 s) a fim de determinar o nível máximo de fluorescência ( $F_m$ ). A partir desses valores, foi calculada a eficiência quântica máxima da fotossíntese no fotossistema II (PSII) ( $F_v/F_m$ ), representada pela fórmula  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$  (Genty *et al.*, 1989).

Em tecidos aclimatados à luz (1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a fluorescência em estado estacionário ( $F_s$ ) foi medida imediatamente antes da aplicação de outro pulso saturante (8000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 0,8 s), o que forneceu a fluorescência máxima sob luz ( $F_m'$ ). Em seguida, a iluminação actínica foi desligada e um feixe de luz vermelha distante (2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foi aplicado para obter a fluorescência mínima em folhas aclimatadas à luz ( $F_0'$ ). Com esses parâmetros foi possível estimar diversas características fotossintéticas, como o coeficiente de extinção fotoquímica ( $q_L = [(F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')] \times (F_0'/F_s)$ ), a extinção não fotoquímica (NPQ =  $(F_m - F_m')/F_m'$ ) e o rendimento quântico efetivo do PSII ( $\Phi\text{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ ) (Kramer *et al.*, 2004). A taxa de transporte de elétrons (TTE) foi posteriormente derivada como  $\Phi\text{PSII} \times \text{PPFD} \times f \times a$ , onde  $f$  representa a partição assumida de 0,5 da energia de excitação entre os fotossistemas I e II, e  $a$  corresponde à absorvância foliar (fixada em 0,84) dos tecidos fotossintéticos (Maxwell e Johnson, 2000).

Após 2 horas do início do período de escuro, foi medida a respiração mitocondrial noturna ( $R_n$ ), usada posteriormente para estimar a respiração na luz ( $R_d$ ) segundo o modelo  $R_d$

=  $(0,5 - 0,05 \ln(\text{PPFD})) \times R_n$  (Lloyd *et al.*, 1995). O valor de  $R_d$  foi utilizado para calcular a taxa de fotorrespiração da RuBisCO ( $R_p$ ) a partir da equação  $R_p = 1/12 [\text{TTE} - 4(A + R_d)]$  (Valentini *et al.*, 1995), e a razão entre fotorrespiração e fotossíntese bruta ( $R_p/A_B$ ) foi calculada conforme descrito por DaMatta *et al.* (2016).

Também foi estimada a capacidade aparente máxima de carboxilação da RuBisCO ( $V_{\text{cmax}}$ ) em ponto único, baseada na concentração de  $\text{CO}_2$  no cloroplasto, a partir do método de De Kauwe *et al.* (2016), aplicando as propriedades cinéticas da RuBisCO do tabaco ( $K_c = 8,6 \mu\text{M}$ ;  $K_o = 226 \mu\text{M}$ ) (von Caemmerer *et al.*, 1994), juntamente com as medições simultâneas matinais de  $A$  e TTE, quando ambos os parâmetros normalmente atingem seus valores máximos. Por fim, os valores de  $V_{\text{cmax}}$  foram padronizados para  $25 \text{ }^\circ\text{C}$  seguindo o procedimento de correção de temperatura proposto por Sharkey *et al.* (2007).

### 3.4 Crescimento vegetativo

As medidas de altura das plantas foram aferidas com o uso de uma régua, enquanto as medições do diâmetro do coleto foram realizadas com o uso de um paquímetro digital. Ao final do experimento, os tecidos da parte aérea foram separados em folhas, caules e inflorescências, e posteriormente secos em estufa a  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  por 72 horas para determinação da massa seca. As raízes foram excluídas das análises devido às perdas inevitáveis durante a sua separação do substrato.

Para estimar a área foliar específica (AFE), antes da secagem foram escaneadas duas folhas representativas por planta, permitindo o cálculo da área foliar total (AFT) a partir da multiplicação da AFE pela biomassa. O índice de colheita (IC) foi calculado como a razão entre a biomassa das inflorescências e a biomassa total da parte aérea, seguindo os procedimentos padrão utilizados para culturas de campo.

### 3.5 Análises de canabinoides

As análises de canabinoides majoritários (CBD, THC e CBG) foram realizadas a partir de amostras de inflorescências secas em estufa seguindo os protocolos para a obtenção do perfil de canabinoides baseado na tecnologia NIR (Jarén *et al.*, 2022; Rafiq *et al.*, 2024). Utilizou-se um espectrômetro portátil de infravermelho próximo com transformada de Fourier (FT-NIR, Valenveras Portable Lab, NeoSpectra, Barcelona, Espanha), operando na faixa de 1.350–2.500 nm. De acordo com o fabricante, os modelos preditivos apresentaram coeficientes de determinação ( $R^2$ ) acima de 0,90 e predição de erros comparável aos obtidos

com análises feitas por padrão HPLC. O valor da concentração de canabinoides totais foi obtido a partir da soma de CBD, THC e CBG.

### 3.6 Análises estatísticas

O estudo foi conduzido em um delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial  $2 \times 2$ , com dois genótipos e dois regimes hídricos. Cada tratamento incluiu oito repetições, sendo cada vaso considerado uma unidade experimental. Os dados foram verificados quanto à normalidade e à homogeneidade das variâncias, e posteriormente submetidos à análise de variância (ANOVA) a  $P \leq 0,05$ , utilizando o software R.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Análises de potencial hídrico e curvas pressão-volume

Conforme esperado, os valores de  $\Psi_{am}$  e de  $\Psi_{md}$  decresceram de forma equivalente em resposta à seca, sem diferenças significativas entre os genótipos. (Figura 1).

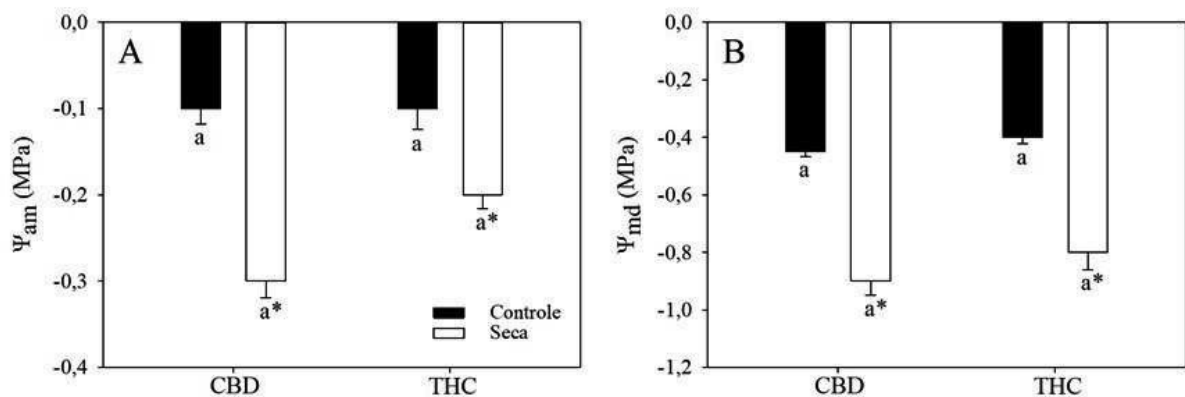


Figura 1: Potencial hídrico na antemã (Ψ<sub>am</sub>) (A) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ<sub>md</sub>) (B) em dois genótipos de *Cannabis*, cultivados sob plena irrigação ou seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si, entre genótipos sob uma mesma condição hídrica. Asteriscos, quando presentes, indicam efeito significativo da seca, dentro de cada genótipo.  $P \leq 0,05$ ;  $n = 8 \pm$  erro padrão.

A partir das curvas pressão-volume, os valores obtidos para  $\Psi\pi_{(100)}$ ,  $\Psi\pi_{(0)}$  e  $\epsilon$  não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos e entre os genótipos. Em relação à capacitância hidráulica foliar, os valores de  $C_{(100)}$  não se alteraram entre os tratamentos, enquanto  $C_{(0)}$  apresentou uma redução de 50% para as plantas do genótipo de THC submetidas ao déficit hídrico, comparadas aos valores do grupo controle. Os valores de  $C_{(0)}$

também diferiram entre os genótipos sob o tratamento de plena irrigação, sendo o genótipo THC maior que o genótipo CBD em aproximadamente 100% (Tabela 1).

Parâmetros	CBD		THC	
	Controle	Déficit	Controle	Déficit
$\Psi\pi_{(100)}$ (MPa)	$-0,73 \pm 0,12a$	$-0,62 \pm 0,06a$	$-1,08 \pm 0,17a$	$-0,69 \pm 0,05a$
$\Psi\pi_{(0)}$ (MPa)	$-1,23 \pm 0,19a$	$-1,13 \pm 0,08a$	$-1,50 \pm 0,15a$	$-1,08 \pm 0,06a$
$\varepsilon$ (MPa)	$5,77 \pm 1,12a$	$4,49 \pm 0,48a$	$6,75 \pm 1,21a$	$5,82 \pm 0,62a$
$C_{(100)}$ (mol m <sup>-2</sup> MPa <sup>-1</sup> )	$0,09 \pm 0,02a$	$0,11 \pm 0,01a$	$0,09 \pm 0,01a$	$0,09 \pm 0,01a$
$C_{(0)}$ (mol m <sup>-2</sup> MPa <sup>-1</sup> )	$0,11 \pm 0,02b$	$0,11 \pm 0,01a$	$0,22 \pm 0,03a$	$0,11 \pm 0,02a^*$

Tabela 1: Potencial osmótico em turgescência plena ( $\Psi\pi_{(100)}$ ) e no ponto de perda de turgescência ( $\Psi\pi_{(0)}$ ), módulo global elasticidade ( $\varepsilon$ ), capacitância foliar em turgescência plena ( $C_{(100)}$ ) e no ponto de perda de turgescência ( $C_{(0)}$ ) em dois genótipos de *Cannabis*, cultivados sob plena irrigação ou seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si, entre genótipos sob uma mesma condição hídrica. Asteriscos, quando presentes, indicam efeito significativo da seca, dentro de cada genótipo.  $P \leq 0,05$ ;  $n = 8 \pm$  erro padrão.

#### 4.2 Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de trocas gasosas não diferiram entre os genótipos sob irrigação plena. Por outro lado, o tratamento de seca levou à redução da taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (*A*) para cerca de 20% do valor do grupo controle em CBD, enquanto para THC o valor chegou a 44%. A condutância estomática (*g<sub>s</sub>*) também foi reduzida em aproximadamente 94% para CBD e 80% para THC, enquanto a taxa de transpiração (*E*) se reduziu cerca de 86% para CBD e 64% para THC. Ambos os genótipos apresentaram reduções na concentração interna de dióxido de carbono (*C<sub>i</sub>*) sob seca, atingindo aproximadamente 59% do valor do grupo controle para os dois genótipos. A taxa de transporte de elétrons (TTE) não apresentou diferenças significativas sob os diferentes tratamentos, ao passo que a *V<sub>cmáx</sub>* se reduziu em 37% para o genótipo CBD, apenas. As razões TTE/*A* e *R<sub>p</sub>*/*A<sub>B</sub>* aumentaram significativamente sob seca, sendo maiores para o genótipo CBD nessa condição e não diferindo entre os genótipos sob regime de plena irrigação. Em ambos os genótipos, os parâmetros *A* e *g<sub>s</sub>* apresentaram forte correlação positiva ( $r \geq 0,79$ ;  $P < 0,05$ ) (Figura 2).

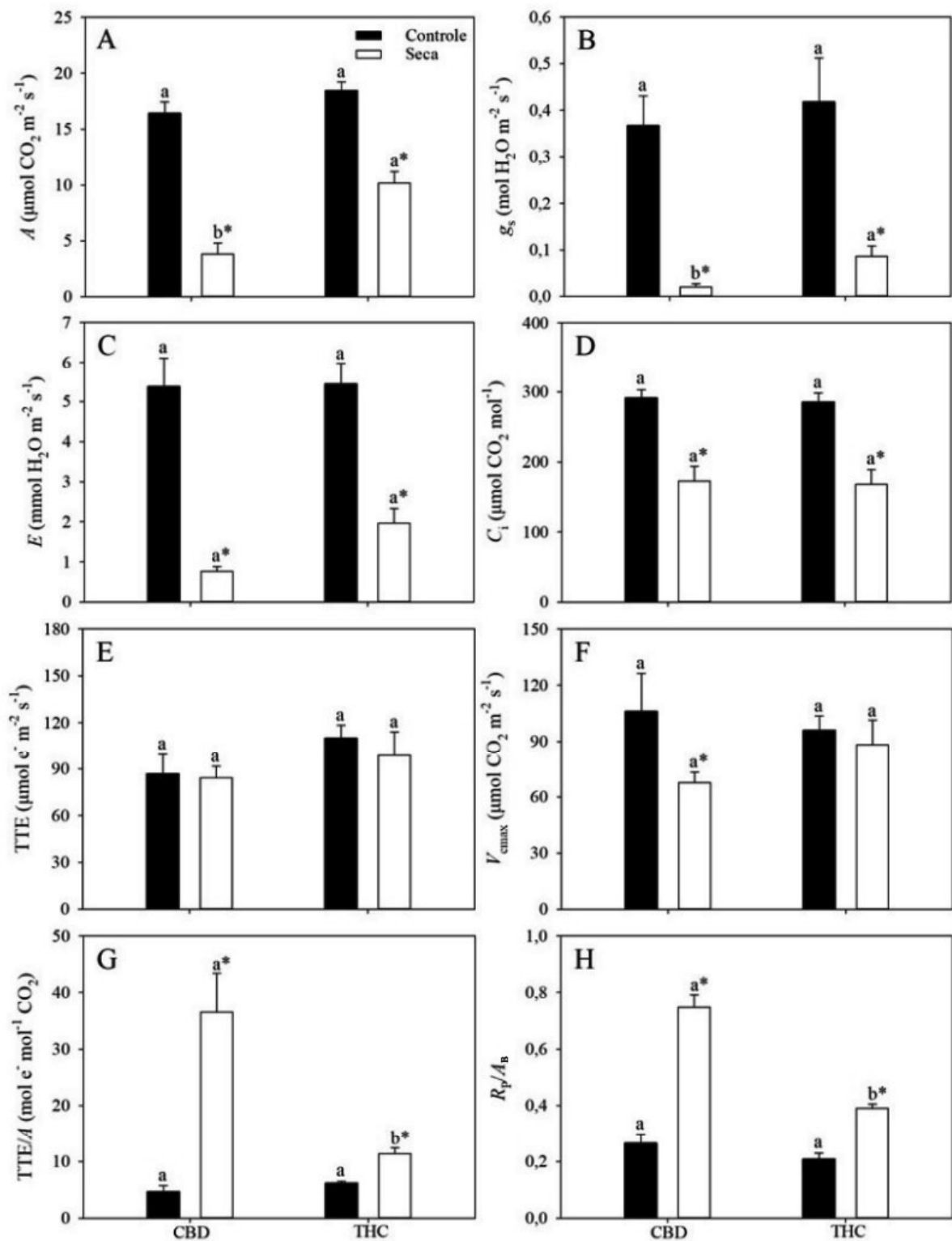


Figura 2: Taxa de assimilação líquida do carbono ( $A$ ) (A), condutância estomática ( $g_s$ ) (B), taxa de transpiração ( $E$ ) (C), concentração interna de dióxido de carbono ( $C_i$ ) (D), taxa de transporte de elétrons (TTE) (E), velocidade máxima de carboxilação da RuBisCO considerando a concentração cloroplastídica de  $\text{CO}_2$  ponto único ( $V_{\text{cm}_{\text{max}}}$ ) (F), razão entre a taxa de transporte de elétrons sobre a taxa fotossintética (TTE/ $A$ ) (G), razão entre

fotorrespiração e fotossíntese bruta ( $R_p/A_B$ ) (H) em dois genótipos de *Cannabis* sob irrigação e seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si, entre genótipos sob uma mesma condição hídrica. Asteriscos, quando presentes, indicam efeito significativo da seca, dentro de cada genótipo.  $P \leq 0,05$ ;  $n = 8 \pm$  erro padrão.

As análises dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* apresentaram respostas semelhantes entre os genótipos sob o déficit hídrico. Os valores de  $F_v/F_m$  variaram entre 0,81 e 0,83 nas plantas controle, reduzindo-se em cerca de 20% nas plantas sob o tratamento de seca e acompanhado de um aumento nos valores de  $F_0$  (52–66%). Para  $q_L$ , os valores registrados apresentaram uma redução de 59–73%, enquanto para NPQ a redução representou 36–40%. Os genótipos diferem entre si apenas para o parâmetro NPQ, sendo os valores registrados em THC maiores do que os registrados em CBD (Tabela 2).

Parâmetros	CBD		THC	
	Controle	Déficit	Controle	Déficit
$F_v/F_m$	0,81 ± 0,01a	0,64 ± 0,01a*	0,83 ± 0,01a	0,68 ± 0,02a*
$F_0$	626 ± 18a	950 ± 72a*	554 ± 19a	922 ± 98a*
$q_L$	0,46 ± 0,02a	0,19 ± 0,01a*	0,44 ± 0,03a	0,12 ± 0,07a*
NPQ	0,96 ± 0,1b	0,58 ± 0,1b*	1,74 ± 0,3a	1,15 ± 0,1a*

Tabela 2: Razão entre a fluorescência variável e fluorescência máxima ( $F_v/F_m$ ), fluorescência inicial ( $F_0$ ), *quenching* fotoquímico ajustado ( $q_L$ ) e o coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ) em dois genótipos de *Cannabis* sob irrigação e seca (30% da CC). Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si, entre genótipos sob uma mesma condição hídrica. Asteriscos, quando presentes, indicam efeito significativo da seca, dentro de cada genótipo.  $P \leq 0,05$ ;  $n = 8 \pm$  erro padrão.

### 4.3 Crescimento vegetativo

As plantas do genótipo CBD, independentemente do regime hídrico, apresentaram maior biomassa total do que as plantas do genótipo THC, correspondendo a 37% a mais sob plena irrigação e 25% a mais sob seca (Fig. 3A). As frações de biomassa foliar e caulinar não responderam ao tratamento de seca em ambos os genótipos, mas foram significativamente diferentes entre os genótipos sob ambas condições hídricas (maiores no genótipo CBD cerca de 13–17% para a biomassa foliar e cerca de 85–94% para biomassa de caule) (Fig. 3B–C). O maior valor de biomassa de caule para o genótipo CBD esteve associado ao diâmetro do caule aproximadamente 40% maior do que em THC, visto que a altura das plantas não foi diferente

entre os genótipos, que também não apresentaram diferenças significativas para as duas medições entre os regimes hídricos (dados não mostrados). A área foliar total (AFT) reduziu em ~10% sob déficit hídrico para ambos os genótipos, que não diferiram entre si sob mesmo tratamento (Fig. 3D). Sob déficit hídrico, o genótipo CBD apresentou redução de 32% e 22% para a biomassa das inflorescências e índice de colheita, respectivamente, parâmetros que se mantiveram constantes no genótipo THC. Os genótipos diferem um do outro para a biomassa das inflorescências apenas sob plena irrigação, sendo maior no genótipo CBD; enquanto para o índice de colheita os genótipos diferem apenas sob seca, sendo maior no genótipo THC (Fig. 3E–F).

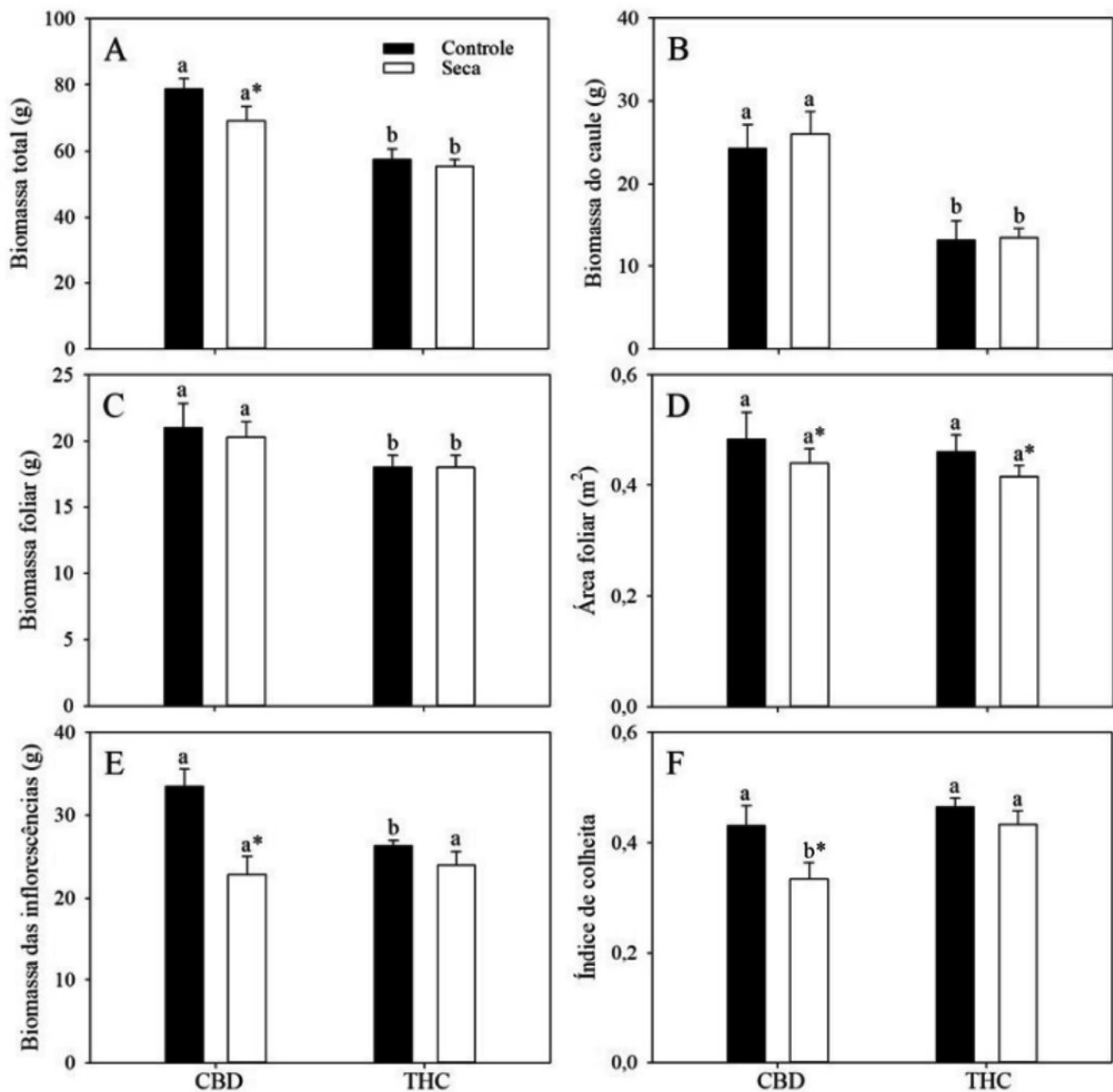


Figura 3: Biomassa total (g) (A), biomassa do caule (g) (B), biomassa foliar (g) (C), área foliar (m<sup>2</sup>) (D), biomassa das inflorescências (g) (E), índice de colheita (IC) (F) em dois genótipos de *Cannabis* sob irrigação e seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si, entre genótipos sob uma mesma condição hídrica. Asteriscos, quando presentes, indicam efeito significativo da seca, dentro de cada genótipo.  $P \leq 0,05$ ;  $n = 8 \pm$  erro padrão.

#### 4.4 Análises de canabinoides

A concentração de CBD foi significativamente maior no genótipo CBD ( $\approx 7\%$ ) do que no genótipo THC ( $\approx 0,3\text{--}0,4\%$ ), enquanto a concentração de THC foi maior no genótipo THC (16,8–20,7%) do que no genótipo CBD (0,63–0,68%), refletindo as características esperadas dos mesmos. Sob o tratamento de seca, as plantas do genótipo CBD apresentaram reduções de 21% na concentração de CBD e mantiveram inalterada a concentração de THC, enquanto as plantas do genótipo THC apresentaram reduções de 22% na concentração de THC e mantiveram inalterada a concentração de CBD (Fig. 4A–B). O genótipo CBD apresentou menores níveis de CBG ( $<0,1\%$ ), não diferindo entre os tratamentos, ao passo que o genótipo THC relatou maiores níveis de CBG ( $\sim 0,4\text{--}0,5\%$ ) e se reduziram em 24% sob seca (Fig.4C). O conteúdo total de canabinoides foi substancialmente mais elevado no genótipo THC em ambos os regimes hídricos, aproximadamente 1,7 vezes maior do que para o genótipo CBD (Fig 4D).

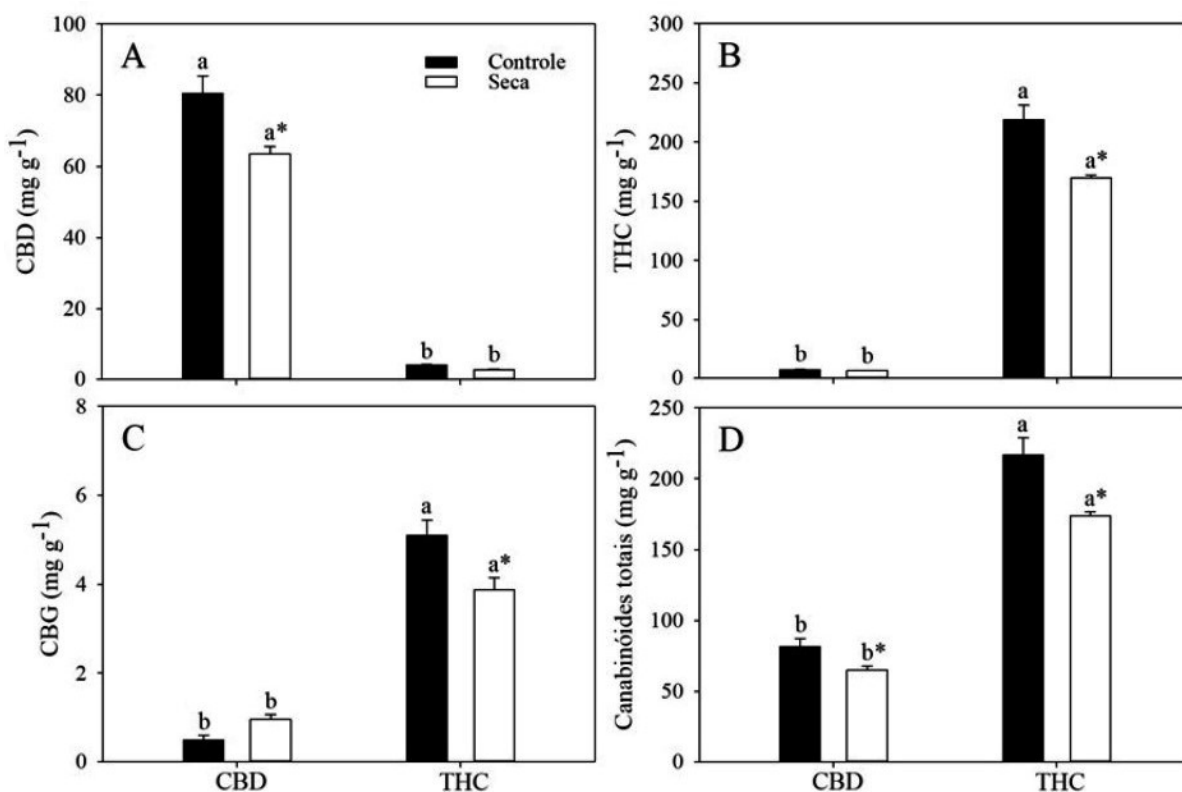


Figura 4: Concentração total de concentração total de canabidiol (CBD) (A), concentração total de  $\Delta^9$ -tetrahydrocannabinol (THC) (B), concentração total de canabigerol (CBG) (C) concentração total de canabinoides (THC + CBD + CBG) (D) em  $\text{mg g}^{-1}$  em dois genótipos de *Cannabis* sob irrigação e seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si, entre genótipos sob uma mesma condição hídrica. Asteriscos, quando presentes, indicam efeito significativo da seca, dentro de cada genótipo.  $P \leq 0,05$ ;  $n = 5 \pm$  erro padrão.

## 5. DISCUSSÃO

Como esperado, as plantas sob déficit hídrico apresentaram reduções em  $\Psi_{\text{am}}$  e  $\Psi_{\text{md}}$ , não diferindo entre os genótipos em nenhum tratamento. Entretanto, não houve evidências de ajuste osmótico (devido aos valores de  $\Psi\pi_{(100)}$  e  $\Psi\pi_{(0)}$  não se alterarem em resposta aos tratamentos) nem de ajuste elástico (devido aos valores de  $\varepsilon$  também não se alterarem) em ambos os genótipos (Bartlett et al., 2012; Blum, 2017). Dessa forma, é improvável que a diferença no desempenho fotossintético entre os genótipos com relação à tolerância à seca seja atribuída às relações hídricas das plantas.

Os valores de  $\Psi_{\text{md}}$  foram consistentemente maiores que  $\Psi\pi_{(0)}$  em ao menos 0,2 MPa, indicando que as folhas não atingiram o ponto de perda de turgor e permitindo classificar o tratamento de seca (a 30% CC) como moderado. Os valores registrados de  $\varepsilon$  foram relativamente baixos para ambos os genótipos, implicando que são necessárias grandes perdas de água para alterar o  $\Psi_w$ , funcionando como um “amortecedor” hidráulico que reduz as flutuações entre  $\Psi_{\text{am}}$  e  $\Psi_{\text{md}}$  (Marshall e Dumbroff, 1999). Essas propriedades provavelmente explicam as modestas reduções absolutas em  $\Psi_{\text{am}}$  e  $\Psi_{\text{md}}$  e a pequena diferença entre eles, implicando que as diferenças entre os genótipos observadas no desempenho fotossintético estão provavelmente atribuídas a mecanismos não hidráulicos.

Em contraste com os parâmetros das relações hídricas ( $\varepsilon$ ,  $\Psi\pi_{(100)}$  e  $\Psi\pi_{(0)}$ ), que indicam que as diferenças entre os genótipos não devem ser atribuídas a variações de pressões hidrostáticas e/ou propriedades de elasticidade da parede celular, a capacitância foliar no ponto de perda de turgescência ( $C_{(0)}$ ) se reduziu em 50% para as plantas sob déficit do genótipo THC, podendo indicar uma menor capacidade do genótipo de tamponar quedas no  $\Psi_w$  foliar após a perda de turgor.

As reduções observadas em  $A$  nas plantas sob seca do genótipo THC foram atribuídas principalmente a limitações difusionais em nível estomático, devido à forte correlação entre  $A$  e  $g_s$  e à diminuição em  $C_i$  (causada por uma redução proporcionalmente maior em  $g_s$  que em

A), ao passo que os valores de TTE e  $V_{\text{cmax}}$  se mantiveram estáveis. Embora o genótipo CBD tenha apresentado reduções mais acentuadas em  $g_s$  e também uma forte correlação entre  $A$  e  $g_s$ , foram registradas reduções nos valores de  $V_{\text{cmax}}$ , indicando que a redução mais acentuada em  $A$  nesse genótipo pode ser atribuída a uma menor capacidade bioquímica de fixação de  $\text{CO}_2$ .

É possível inferir que, devido à  $g_s$  ser geralmente correlacionado com a condutância do mesófilo ( $g_m$ ) (Flexas *et al.*, 2016; Gago *et al.*, 2020), as reduções em  $A$  podem estar associadas também a supostas reduções em  $g_m$  especialmente no genótipo CBD, já que os valores de  $A$  e  $V_{\text{cmax}}$  se reduziram mas os valores de  $C_i$  não diferiram entre os genótipos. Contudo, como  $g_m$  não foi medido diretamente neste estudo, essa interpretação deve ser considerada com reserva, sendo necessários estudos futuros que quantifiquem  $g_m$  explicitamente para confirmar sua contribuição para a limitação fotossintética observada.

Os genótipos apresentam estratégias adaptativas distintas que implicam em diferenças agrônômicas. O genótipo THC depende majoritariamente da regulação estomática, preservando o funcionamento do aparato fotossintético e tendendo a se recuperar mais rapidamente após episódios de seca. Já o genótipo CBD demonstra ser mais suscetível a danos mesofílicos e bioquímicos, apresentando uma recuperação mais lenta da fotossíntese e possivelmente comprometendo a produção sob seca prolongada (Flexas & Medrano, 2002).

Os valores de TTE foram suficientes para sustentar as taxas de  $A$  observadas em ambos os genótipos, independente do tratamento (Martins *et al.*, 2013). Entretanto, sob déficit hídrico, os valores da razão TTE/ $A$  foram aumentados em ambos os genótipos, sendo o genótipo CBD superior ao genótipo THC em mais de 200% nessa condição hídrica. Essa alteração indica que a capacidade de fixação de carbono foi excedida pelo fluxo relativo de elétrons, condição geralmente associada à super-redução eletrônica e ao aumento da pressão de excitação sobre o FSII (Marçal *et al.*, 2021).

Em ambos os genótipos foram observadas quedas acentuadas em  $q_L$ , indicando uma menor abertura dos centros de reação do FSII e um desequilíbrio entre a excitação fotoquímica e o consumo dos elétrons nos processos metabólicos seguintes (Kramer *et al.*, 2004), que podem levar à uma maior pressão oxidativa nos cloroplastos e, conseqüentemente, ao estresse oxidativo e fotoinibição (Marçal *et al.*, 2021). A dissipação térmica de energia excedente via ciclo das xantofilas parece ter sido insuficientemente ativada devido às reduções em NPQ (Muller *et al.*, 2001; Murchie & Lawson, 2013), que apresentaram menores valores no genótipo CBD independente do tratamento. Conseqüentemente, os valores de  $F_v/F_m$  evidenciaram sinais claros de fotoinibição do FSII nas plantas sob seca, indicando que

parte dos centros de reação foi danificada ou temporariamente inativada (Baker & Rosenqvist, 2004; Zhuang *et al.*, 2020). Em concordância, houve um aumento significativo nos valores de  $F_0$  mesmo após ~2 horas de aclimação ao escuro, que sugere um excesso de excitação sobre o FSII, embora não possam ser usados de forma inequívoca para confirmar a fotoinibição crônica devido à ausência de aclimação noturna.

A biomassa total das plantas foi diferente entre os genótipos para ambos os tratamentos, com o genótipo CBD apresentando maiores valores que o genótipo THC. Entretanto, essa diferença não pode ser atribuída a maiores valores de  $A$  por unidade de área foliar, diferenças de área foliar ou de propriedades elásticas da parede celular. Sob seca, somente o genótipo CBD apresentou redução significativa na biomassa total, atrelada apenas a uma redução expressiva na biomassa de inflorescências, já que a biomassa de folhas e caules não se alteraram, provavelmente devido à seca ter sido imposta na fase de floração, onde o crescimento vegetativo diminui drasticamente ou cessa em espécies anuais (Araki, 2001). As plantas do genótipo CBD investiram desproporcionalmente no crescimento do caule, que sugere uma tendência de priorizar a alocação de carbono fixado em tecidos estruturais em detrimento dos órgãos reprodutivos, enquanto as plantas do genótipo THC mantiveram a biomassa de inflorescências e o IC estáveis, sugerindo uma tolerância aprimorada nos processos de alocação de assimilados.

Nas plantas continuamente irrigadas não foram identificadas diferenças entre os genótipos quanto ao IC, mas ao expressá-lo em termos energéticos é possível que os genótipos se diferenciem (Sinha *et al.*, 1982). Os canabinoides (CBD, THC e CBG) são isômeros terpenoides altamente reduzidos ( $C_{21}H_{30}O_2$ ) com baixo teor de oxigênio, e seu valor energético ( $\sim 38 \text{ MJ kg}^{-1}$ ) é duas vezes maior que o de carboidratos e proteínas, se assemelhando ao de lipídeos (Nelson & Cox, 2017). Dessa forma, como as plantas do genótipo CBD registraram menores valores na concentração de canabinoides totais, representando cerca de 40% dos valores registrados nas plantas THC (independente do tratamento), é possível dizer que sua biomassa de inflorescência apresentou uma menor densidade energética.

As concentrações de CBD e THC foram reduzidas sob seca como registrado em pesquisas anteriores (Park *et al.*, 2022; Morgan *et al.*, 2024), evidenciando que o déficit hídrico pode comprometer o desempenho da fotossíntese e a biossíntese de canabinoides (Gill *et al.*, 2022; Qiao *et al.*, 2024). Nas plantas do genótipo CBD, a forte redução nos valores de  $A$  levou a reduções significativas também no IC e na concentração de canabinoides totais, enquanto nas plantas do genótipo THC a redução menos expressiva nos valores de  $A$  não foi

suficiente para prejudicar a biomassa de inflorescências e o IC, apesar de ter reduzido a concentração de canabinoides totais. A queda na concentração de CBG nas plantas do genótipo THC sob seca pode indicar uma maior atividade das enzimas-chave nas vias biossintéticas dos canabinoides (Park *et al.*, 2022).

Em síntese, o déficit hídrico reduziu a concentração de canabinoides totais em ambos os genótipos, demonstrando a sensibilidade do metabolismo secundário à condição de seca, entretanto as diferenças entre os genótipos quanto à alocação de carbono e à plasticidade metabólica explicam as diferenças agronômicas e energéticas observadas. Enquanto o genótipo THC apresentou uma maior capacidade de manter a alocação de fotoassimilados para as inflorescências e maior preservação de metabólitos secundários de alta energia sob déficit hídrico, o genótipo CBD respondeu ao mesmo estresse apresentando menor rendimento agronômico e energético.

## 6. CONCLUSÃO

De modo geral, a combinação das evidências fisiológicas e agronômicas apontam que as respostas da *Cannabis* à seca estão ligadas a compensações complexas entre assimilação de carbono, alocação de fotoassimilados e biossíntese de metabólitos, que foram significativamente diferentes entre os genótipos.

As hipóteses elaboradas inicialmente foram parcialmente apoiadas pelos resultados obtidos na pesquisa. Apesar do maior vigor demonstrado pelo maior acúmulo de biomassa total nas plantas do genótipo CBD, as taxas fotossintéticas observadas não foram superiores, além de apresentarem, provavelmente, alterações no mesófilo e no metabolismo bioquímico sob tratamento de seca, ao passo que as plantas do genótipo THC exibiram reduções de performance fotossintética decorrentes principalmente de limitações estomáticas. Em nível agronômico, o genótipo THC manteve maior índice de colheita e concentração de canabinoides totais sob déficit hídrico, refletindo em inflorescências com maior valor energético. A redução na concentração de canabinoides sob seca no genótipo THC parece ser resultado de uma modificação na própria via metabólica (sugerido pela redução na concentração de CBG), enquanto no genótipo CBD foi atribuída à redução na fotossíntese.

Em resumo, a tolerância da *Cannabis* ao déficit hídrico imposto no início da floração parece depender menos da manutenção das relações hídricas e mais da manutenção do desempenho fotossintético, de uma partição eficiente do carbono fixado entre os órgãos da

planta e da manutenção do metabolismo secundário. Esses mecanismos representam alvos promissores para o melhoramento de genótipos mais adaptados a ambientes com baixa disponibilidade hídrica.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araki, T. (2001) Transition from vegetative to reproductive phase. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 63–68. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00137-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00137-0)
- Baker, N.R., Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.* 55, 1607–1621. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh196>
- Barker, D.J., Sullivan, C.Y., Moser, L.E. (1993) Water deficit effects on osmotic potential, cell wall elasticity, and proline in five forage grasses. *Agron. J.* 85, 631-636. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronj1993.00021962008500020020x>
- Bartlett, M.K., Scoffoni, C., Sack, L. (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecol. Lett.* 15, 393–405. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- Blum, A. (2017) Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant Cell Environ.* 40, 4–10. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12800>
- Blackman, C.J., Brodribb, T.J. (2011) Two measures of leaf capacitance: insights into the water transport pathway and hydraulic conductance in leaves. *Funct. Plant Biol.* 38, 118–126. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP10183>
- Cavatte, P.C., Oliveira, A.A., Morais, L.E., Martins, S.C., Sanglard, L.M., DaMatta, F.M. (2012) Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morphophysiological analysis. *Physiol. Plant.* 144, 111–122. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01525.x>
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S. (2003) Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol.* 30(3), 239-264. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits plant photosynthesis by decreasing stomatal aperture: not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5, 187-188. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01625-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01625-3)

- Cosentino, S.L., Riggi, E., Testa, G., Scordia, D., Copani, V. (2013) Evaluation of European developed fibre hemp genotypes (*Cannabis sativa* L.) in semi-arid Mediterranean environment. *Ind. Crops Prod.* 50, 312–324. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.07.059>
- DaMatta, F.M., Godoy, A.G., Menezes-Silva, P.E., Martins, S.C.V., Sanglard, L.M.V.P., Morais, L.E., Torre-Neto, A., Ghini, R. (2016) Sustained enhancement of photosynthesis in coffee trees grown under free-air CO<sub>2</sub> enrichment conditions: disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations. *J. Exp. Bot.* 67, 341–352. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv463>
- Degenhardt, F., Stehle, F., Kayser, O. (2017) The Biosynthesis of Cannabinoids. In Handbook of Cannabis and Related Pathologies. *Elsevier Inc.* 13–23. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800756-3.00002-8>
- De Kauwe, M.G., Lin, Y.S., Wright, I.J., Medlyn, B.E., Kristine, Y., Crous, K.Y., Ellsworth, D.S., Maire, V., Prentice, I.C., Atkin, O.K., Rogers, A., Niinemets, Ü., Serbin, S.P., Meir, P., Uddling, J., Togashi, H.F., Tarvainen, L., Weerasinghe, L.K., Evans, B.J., Ishida, F.Y., Domingues, T.F. (2016) A test of the ‘one-point method’ for estimating maximum carboxylation capacity from field-measured, light-saturated photosynthesis. *New Phytol.* 210, 1130–1144. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13815>
- ElSohly, M.A., Gul, W., Wanas, A.S., Radwan, M.M. (2014) Synthetic Cannabinoids: Analysis and Metabolites. *Life Sci.* 97, 78-90. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2013.12.212>
- Fetterman, P.S., Keith, E.S., Waller, C.W., Guerrero, O., Doorenbos, N.J., Quimby, M.W. (1971) Mississippi-grown *Cannabis sativa* L.: preliminary observation on chemical definition of phenotype and variations in tetrahydrocannabinol content versus age, sex, and plant part. *J. Pharm. Sci.* 60, 1246–1249. DOI: <https://doi.org/10.1002/jps.2600600832>
- Flexas, J., Díaz-Espejo, A., Conesa, M.A., Coopman, R.E., Douthe, C., Gago, J. et al. (2016) Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C<sub>3</sub> plants. *Plant Cell Environ.* 39, 965–982. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12622>
- Flexas, J., Medrano, H. (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89, 183–189. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcf027>

- Gago, J., Daloso, D.M., Carriquí, M., Nadal, M., Morales, M., Araújo, W.L., Nunes-Nesi, A., Perera-Castro, A.V., Clemente-Moreno, M.J., Flexas, J. (2020) The photosynthesis game is in the “interplay”: mechanisms underlying CO<sub>2</sub> diffusion in leaves. *Environ. Exp. Bot.* 178, 104174. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104174>
- Gebrechorkos, S.H., Sheffield, J., Vicente-Serrano, S.M., Funk, C., Miralles, D.G., Peng, J., Dyer, E., Talib, J., Beck, H.E., Singer, M.B., Dadson, S.J. (2025) Warming accelerates global drought severity. *Nature* 642, 628–635. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09047-2>
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* 990, 87-92. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Gill, A.R., Loveys, B.R., Cowley, J.M., Hall, T., Cavagnaro, T.R., Burton, R.A. (2022) Physiological and morphological responses of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) to water deficit. *Ind crops. Prod* 187, 115331. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.115331>
- Harley, P.C., Sharkey, T.D., Loreto, F., Graham, B. (1992) Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> flux by analysis of the response of photosynthesis to CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 98(4), 1429-1436. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.98.4.1429>
- Jarén, C., Zambrana, P.C., Pérez-Roncal, C., López-Maestresalas, A., Ábrego, A., Arazuri, S. (2022) Potential of NIRS technology for the determination of cannabinoid content in industrial hemp (*Cannabis sativa* L.). *Agronomy* 12, 938. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy12040938>
- Jin, D., Jin, S.X., Chen, J. (2019) Cannabis Indoor Growing Conditions, Management Practices, and Post-Harvest Treatment: A Review. *Am. J. Plant Sci.* 10, 925-946. DOI: <https://doi.org/10.4236/ajps.2019.106067>
- Kramer, D.M., Johnson, G., Kiirats, O., Edwards, G.E. (2004) New fluorescence parameters for the determination of Q<sub>A</sub> redox state and excitation energy fluxes. *Photosynth. Res.* 79, 209–218. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:PRES.0000015391.99477.0d>
- Li, Hui-Lin. (1974) An Archaeological and Historical Account of Cannabis in China. *Econ. Bot.* 28, 437-448.
- Lloyd, J., Grace, J., Miranda, A., Meir, P., Wong, S., Miranda, H., Wright, I., Gash, J., McIntyre, J. (1995) A simple calibrated model of Amazon rainforest productivity

- based on leaf biochemical properties. *Plant Cell Environ.* 18, 1129–1145. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00624.x>
- Marçal, D.M., Avila, R.T., Quiroga-Rojas, L.F., de Souza, R.P., Junior, C.C.G., Ponte, L.R., Barbosa, M.L., Oliveira, L.A., Martins, S.C.V., Ramalho, J.D.C., DaMatta, F.M. (2021) Elevated [CO<sub>2</sub>] benefits coffee growth and photosynthetic performance regardless of light availability. *Plant Physiol. Biochem.* 158, 524–535. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.11.042>
- Marshall, J.G., Dumbroff, E.B. (1999) Turgor regulation via cell wall adjustment in white spruce. *Plant Physiol.* 119, 313–319. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.119.1.313>
- Martins, S.C.V., Galmés, J., Molins, A., DaMatta, F.M. (2013) Improving the estimation of mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: on the role of electron transport rate correction and respiration. *J. Exp. Bot.* 64, 3285–3298. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert168>
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51, 659–668. DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Morgan, W., Singh, J., Kesheimer, K., Davis, J., Sanz-Saez, A. (2024) Identifying physiological traits related with drought tolerance and water-use efficiency in floral hemp (*Cannabis sativa* L.). *Crop Sci.* 64, 354–372. DOI: <https://doi.org/10.1002/csc2.21150>
- Murchie, E.H., Lawson, T. (2013) Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J. Exp. Bot.* 64, 3983–3998. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Muller, P., Li, X.P., Niyogi, K.K. (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol.* 125, 1558–1566. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558>
- Nadal, M., Flexas, J., Gulías, J. (2018) Possible link between photosynthesis and leaf modulus of elasticity among vascular plants: a new player in leaf traits relationships? *Ecol. Lett.* 21(9), 1372–1379. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13103>
- Nelson, D.L., Cox, M.M. (2017) *Lehninger principles of biochemistry*, 7th edn. W.H. Freeman, New York.
- Onoda, Y., Wright, I.J., Evans, J.R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, Ü., Peña-Rojas, K., Poorter, H., Tosens, T., Westoby, M. (2017) Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytol* 214, 1447–1463. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14496>

- Qiao, M., Hong, C., Jiao, Y., Hou, S., Gao, H. (2024) Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. *Plants* 13, 1808. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13131808>
- Park, SH., Pauli, C.S., Gostin, E.L., Staples, S.K., Seified, D., Kinney, C., Heuvel, B.D.V. (2022) Effects of short-term environmental stresses on the onset of cannabinoid production in young immature flowers of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.). *J. Cannabis Res.* 4, 1. DOI: <https://doi.org/10.1186/s42238-021-00111-y>
- Payment, J.; Cvetkovska, M. (2023) The responses of *Cannabis sativa* to environmental stress: A balancing act. *Botany* 101, 318–332. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2023-0056>
- Pollio, A. (2016) The name of Cannabis: a short guide for nonbotanists. *Cannabis Cannabinoid Res.* 1, 234-238. DOI: <https://doi.org/10.1089/can.2016.0027>
- Potter, D.J. (2014) A review of the cultivation and processing of cannabis (*Cannabis sativa* L.) for production of prescription medicines in the UK. *Drug Test. Anal.* 6, 31-38. DOI: <https://doi.org/10.1002/dta.1531>
- Rafiq, H., Hartung, J., Schober, T., Vogt, M.M., Carrera, D.A., Ruckle, M., Graeff-Hönninger, S. (2024) Non-destructive near-infrared technology for efficient cannabinoid analysis in cannabis inflorescences. *Plants* 13, 833. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13060833>
- Ren, G., Zhang, X., Li, Y., Ridout, K., Serrano-Serrano, M.L., Yang, Y., Liu, A., Ravikanth, G., Nawaz, M.A., Mumtaz, A.S., Salamin, N., Fumagalli, L. (2021) Large-scale whole-genome resequencing unravels the domestication history of *Cannabis sativa*. *Sci. Adv.* 7, eabg2286. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abg2286>
- Savé, R., Biel, C., Domingo, R., Ruiz-Sánchez, M.C., Torrecillas, A. (1995) Some physiological and morphological characteristics of citrus plants for drought resistance. *Plant Sci.* 110(2), 167-172. DOI: [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(95\)04202-6](https://doi.org/10.1016/0168-9452(95)04202-6)
- Sharkey, T.D., Bernacchi, C.J., Farquhar, G.D., Singaas, E.L. (2007) Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant Cell Environ.* 30, 1035–1040. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>
- Sinha, S.K., Bhargava, S.C., Goel, A. (1982) Energy as the basis of harvest index. *J. Agric. Sci.* 99, 237–238. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0021859600055271>
- Small, E. (2015) Evolution and classification of *Cannabis sativa* (marijuana, hemp) in relation to human utilization. *Botanical Review* 81, 189-294. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12229-015-9157-3>

- Small E; Cronquist A (1976) A Practical and Natural Taxonomy for Cannabis. *Taxon* 25, 405-435. DOI: <https://doi.org/10.2307/1220524>
- Turner, N.C., Jones, M.M. (1980) Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. New York: Wiley p. 87-103.
- Valentini, R., Epron, D., De Angelis, P., Matteucci, G., Dreyer, E. (1995) In situ estimation of net CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant Cell Environ.* 18, 631–640. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00564.x>
- von Caemmerer, S., Evans, J.R., Hudson, G.S., Andrews, T.J., Seemann, J.R. (1994) The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in vivo inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta* 195, 88–97. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00206296>
- Woolfenden, H.C., Baillie, A.L., Gray, J.E., Hobbs, J.K., Morris, R.J., Fleming, A.J. (2018) Models and mechanisms of stomatal mechanics. *Trends Plant Sci.* 23, 822-832. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.06.003>
- Zhou, H., Hou, L., Lv, X., Yang, G., Wang, Y., Wang, X. (2022) Compensatory growth as a response to post-drought in grassland. *Front. Plant Sci.* 13, 867001. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1004553>
- Zhuang, J., Wang, Y., Chi, Y., Zhou, L., Chen, J., Zhou, W., Song, J., Zhao, N., Ding, J. (2020) Drought stress strengthens the link between chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic traits. *PeerJ* 8, e10046. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.10046>