



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**DINÂMICA DIÁRIA DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM DUAS ESPÉCIES  
LENHOSAS CONTRASTANTES QUANTO A OCORRÊNCIA NA CAATINGA**

ZILDA ELLEN BAIÃO NEVES

Salvador, BA

2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**DINÂMICA DIÁRIA DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM DUAS ESPÉCIES  
LENHOSAS CONTRASTANTES QUANTO A OCORRÊNCIA NA CAATINGA**

ZILDA ELLEN BAIÃO NEVES

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia como requisito parcial para obtenção do título de Bacharela em Ciências Biológicas

Orientador: Prof. Dr. Mauro Guida Dos Santos

Coorientadora: Msc. Mariana Santos de Souza Gonçalves

Salvador, BA

2021

Data da Defesa: 01 de Dezembro de 2021

**Banca Examinadora**

---

Prof. Dr. Mauro Guida Dos Santos

Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco

---

Msc. Adglecianne de Sousa Melo

Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco

---

Msc. Renato Soares Vanderley

Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco

## RESUMO

Diante de previsões climáticas futuras sobre aumentos de temperaturas e diminuição de pulsos de precipitação, a preocupação com o destino de espécies lenhosas de florestas semi-áridas, como a Caatinga, tem aumentado. Nesse sentido, compreender quais traços ecofisiológicos dessas espécies podem estar relacionados à distribuição e estabelecimento em diferentes disponibilidades hídricas é importante. Assim, o presente estudo avaliou as concentrações de CNE, taxas de trocas gasosas e nitrogênio ao longo do dia em *P. moniliformis* e *S. bahiensis*, espécies com diferentes estabelecimentos sob disponibilidade hídrica. A primeira se estabelece em áreas tanto de maior e menor disponibilidade hídrica dentro do perímetro do PARNA- CATIMBAU, enquanto a segunda é encontrada majoritariamente em áreas de maior disponibilidade hídrica. Em nossos resultados, observamos padrões nas concentrações de carboidratos não estruturais (CNE) e nitrogênio similares entre as espécies e órgãos, porém *P. moniliformis* apresentou maior taxa de assimilação e melhor eficiência do uso da água que *S. bahiensis*. Isto permite uma melhor eficiência nas trocas gasosas perante condições ambientais para *P. moniliformis*, eficiência esta que pode ser uma das chaves para a melhor tolerância a flutuações abióticas. A melhor tolerância e eficiência de trocas gasosas de *P. moniliformis* ao longo do dia pode estar relacionada à sua ampla distribuição em áreas de maior e menor disponibilidade hídrica em relação a *S. bahiensis*.

Palavras-chave: Trocas gasosas; Caatinga; CNE; Variação diária; Disponibilidade hídrica

## ABSTRACT

Faced with future climate forecasts of increases in temperatures and decreases in precipitation pulses, concern about the fate of woody species in semi-arid forests, such as the Caatinga, has increased. In this sense, understanding which ecophysiological traits of these species may be related to their distribution and establishment in different water availability is important. Thus, the present study evaluated CNE concentrations, gas exchange rates and nitrogen throughout the day in *P. moniliformis* and *S. bahiensis*, species with different establishments under water availability. The first is established in areas of both greater and lesser water availability within the PARNA-CATIMBAU perimeter, while the second is found mostly in areas of greater water availability. In our results, we observed similar patterns in non-structural carbohydrates (NSC) and nitrogen concentrations between species and organs, but *P. moniliformis* had a higher assimilation rate and better water use efficiency than *S. bahiensis*. This allows for better efficiency in gas exchange under environmental conditions for *P. moniliformis*, an efficiency that may be one of the keys to better tolerance to abiotic fluctuations. The better tolerance and efficiency of gas exchange of *P. moniliformis* throughout the day may be related to its wide distribution in areas with greater and lesser water availability compared to *S. bahiensis*.

Keywords: Gas exchange; Caatinga; CNE; Daily variation; water availability

“[...] Depois da estrada começa uma grande avenida. No fim da avenida, existe  
uma chance, uma sorte, uma nova saída. [...]”

Coisas da Vida - Rita Lee, 1976

*À Elinor Baião (in memoriam), querida tia e, antes de tudo, exemplar professora, por ter me mostrado desde a mais tenra idade a importância e a beleza que há no saber, dedico.*

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Mauro Guida, por ter me dado uma chance às cegas em seu laboratório quando resolvi arriscar um novo rumo em minha carreira acadêmica. Desde então, todo o incentivo, paciência, compreensão e conhecimento compartilhado, não somente no desenvolvimento deste trabalho, mas ao longo dos últimos anos, têm sido de extrema valia para minha formação.

À minha coorientadora, Msc. Mariana Santos, a mais requisitada em todo o laboratório, companheira de reuniões acadêmicas durante a madrugada, sem a qual este trabalho não seria possível. Pela paciência e auxílio em absolutamente cada passo dado até aqui.

Aos meu pais, por incentivarem e apoiarem até hoje o meu amor pela Biologia.

Aos amigos de longas datas, especialmente Luíse Rocha, Mayara Santos e Wendell Sá, pelas boas broncas e incentivo nos momentos em que pensei em desistir. Compartilhar desta e de diversas outras experiências com vocês fez o caminho muito mais divertido.

Aos colegas de laboratório, que direta ou indiretamente, apoiaram o desenvolvimento deste trabalho, desde as conversas nas pausas para o café à bancada de análises.

Aos amigos de curso, com os quais trilhei minha vida universitária.

À Universidade Federal da Bahia, minha casa de formação, por ter me proporcionado vivências acadêmicas maravilhosas, excelentes docentes e grandes amigos.

À Universidade Federal de Pernambuco, minha atual casa longe de casa, pelo acolhimento e incríveis encontros.

# SUMÁRIO

RESUMO	
ABSTRACT	
AGRADECIMENTOS	
SUMÁRIO.....	i
LISTA DE SIGLAS.....	ii
LISTA DE FIGURAS.....	iii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2.FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	3
2.1 secas e seus impactos na sobrevivência das plantas.....	3
2.2 Traços de tolerância à seca no Semi-árido de FTSS.....	4
2.3 CNEs totais, Trocas Gasosas e Nitrogênio: implicações e importância para os órgãos vegetais.....	6
2.3.1 CNE totais e Variações Diurnas.....	6
2.3.2 Condutância Estomática e Trocas Gasosas.....	7
2.3.3 Nitrogênio e suas funções.....	8
2.3.4 Espécies modelo.....	8
3. OBJETIVOS E HIPÓTESES.....	10
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	11
4.1 Design experimental e espécies alvo.....	11
4.2 Dados ambientais, Trocas Gasosas e Temperatura Foliar.....	12
4.3 Análises bioquímicas.....	12
4.3.1 Açúcares Solúveis Totais (AST), Amido e CNE Totais.....	12
4.3.2 Nitrogênio.....	13
4.4 Análises estatísticas.....	13
5. RESULTADOS.....	15
5.1 Dados Ambientais.....	15
5.2 Trocas gasosas.....	15
5.3 Temperatura foliar.....	17
5.4 CNE total.....	18

5.5 Açúcares Solúveis (AS) e Amido.....	19
5.6 Nitrogênio.....	21
6. DISCUSSÃO.....	22
6.1 Tendências gerais.....	22
6.2 Mecanismos relacionados.....	23
7. CONCLUSÕES.....	27
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	28

## LISTA DE FIGURAS

<b>Fig.1</b> Esquema do Design de coleta.....	12
<b>Fig.2</b> Variações no DPV e RFA ao longo do dia.....	15
<b>Fig.3</b> Condutância estomática, Assimilação e Eficiência do Uso da Água em <i>P. moniliformis</i> e <i>S. bahiensis</i> ao longo dia.....	16
<b>Fig.4</b> Temperaturas foliares de <i>P. moniliformis</i> e <i>S. bahiensis</i> ao longo dia.....	17
<b>Fig.5</b> CNE total em folha, caule e raiz de <i>P. moniliformis</i> e <i>S. bahiensis</i> ao longo dia.....	18
<b>Fig.6</b> Açúcares solúveis e Amido em folha, caule e raiz de <i>P. moniliformis</i> e <i>S. bahiensis</i> ao longo dia.....	20
<b>Fig.7</b> Concentrações de nitrogênio em folhas, caules e raízes de <i>P. moniliformis</i> e <i>S. bahiensis</i> .....	21
<b>Fig.8</b> Resumo das principais relações entre os dados analisados e as espécies <i>P. moniliformis</i> e <i>S. bahiensis</i> .....	23

## LISTA DE SIGLAS

<b>A</b>	Assimilação fotossintética de CO <sup>2</sup>
<b>AS</b>	Açúcares Solúveis
<b>AST</b>	Açúcares Solúveis Totais
<b>C</b>	Carbono
<b>CNE</b>	Carboidratos Não Estruturais
<b>DPV</b>	Déficit de Pressão de Vapor
<b>E</b>	Evapotranspiração
<b>EUA</b>	Eficiência de Uso da Água
<b>FTSS</b>	Florestas Tropicais Sazonalmente Secas
<b><i>g<sub>s</sub></i></b>	Condutância Estomática
<b>N</b>	Nitrogênio
<b>RFA</b>	Radiação fotossintética Ativa
<b>PFFFD</b>	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos

## 1. INTRODUÇÃO

A disponibilidade hídrica é um importante fator na distribuição de espécies, principalmente em ecossistemas marcados pela aridez, a exemplo de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (ALLEN et al. 2010; CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006). Projeções climáticas recentes sugerem cenários globais futuros marcados pelo aumento e intensificação de temperaturas e eventos de seca (ALLEN et al. 2010; DAI, 2011), reforçando o papel da disponibilidade hídrica como filtro ambiental em ambientes semi-áridos, do nível molecular às comunidades (ADAMS et al. 2017).

Árvores destes ambientes desenvolvem e utilizam diversas estratégias de adaptação e sobrevivência, sendo os traços funcionais ecofisiológicos alguns dos principais meios para tal, uma vez que refletem diretamente no *fitness* dos indivíduos (VIOLLE et al. 2007; WRIGHT et al. 2021). Para espécies lenhosas de semi-árido, destacam-se, contudo, aqueles ligados à manutenção hídrica e metabólica (aquisição e uso de carbono) perante alta incidência luminosa, mudanças na umidade (Radiação Fotossinteticamente Ativa e Déficit de Pressão de Vapor) (GROSSIORD et al. 2020) e baixa disponibilidade hídrica (MARTÍNEZ-VILALTA et al, 2016). Dentre estes, pode-se citar a dinâmica de carboidratos não estruturais (CNE), a saber, açúcares solúveis (AS) e amido (PIPER; PAULA, 2020; ROLLAND et al. 2006; REGIER et al. 2009; MARTÍNEZ-VILALTA et al, 2016; DIETZE et al. 2014; KOZLOWSKI, 1992), taxas de trocas gasosas (principalmente assimilação ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) (BRODRIBB e JORDAN, 2008; GROSSIORD et al. 2017; GROSSIORD et al. 2020; ROMERO e BÓRTIA, 2006; MICHALETZ et al, 2015) e teores nutricionais, em especial, de nitrogênio (YANG et al. 2014; WRIGHT et al. 2004).

Sabendo do papel da água como filtro ambiental, entender as respostas ecofisiológicas diárias de espécies com diferentes capacidades de estabelecimento em função da mesma se faz importante para compreender padrões de distribuição e resposta a alterações futuras em ambientes já fragilizados (CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006; CHOAT et al. 2018). Estudos desta natureza ainda são poucos (TIXIER et al, 2018), apesar de necessários. Assim, o presente trabalho visou analisar e comparar as respostas ecofisiológicas a nível de trocas gasosas, conteúdos de CNE e nitrogênio de duas espécies lenhosas de áreas de semi-árido (Caatinga) com diferentes capacidades de estabelecimento quanto à disponibilidade hídrica.

De um lado, *Pityrocarpa moniliformis*, que apresenta ampla distribuição, ocorrendo tanto em áreas de maior e menor disponibilidade hídrica, e do outro, *Senegalia bahiensis*, que ocorre predominantemente em áreas de maior disponibilidade hídrica. O estudo foi realizado mediante experimento de cultivo de mudas das duas espécies ao longo de 6 meses, em casa de vegetação instalada em uma área de Caatinga do PARNA-CATIMBAU. Em nossas hipóteses, era esperado que *P. moniliformis* apresentasse padrões de CNE, trocas gasosas e nitrogênio diários mais elevados, que permitissem maior tolerância a flutuações abióticas, bem como maior segurança hidráulica e fotossintética, o que poderia estar relacionado ao sucesso de sua ampla distribuição.

## 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### *2.1 Secas e seus impactos na sobrevivência das plantas*

A água é um dos recursos mais importantes para a sobrevivência e crescimento das plantas. Desta forma, variações na disponibilidade hídrica dos ecossistemas podem vir a ser um fator limitante para as mais diferentes espécies. Isto se faz particularmente importante para espécies que experimentam eventos de redução brusca na disponibilidade hídrica ou que habitam regiões marcadas por secas sazonais, altas temperaturas e baixas precipitações, a exemplo das regiões semi-áridas de florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) (ALLEN et al. 2010; CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006).

Estes eventos de seca têm sido associados ao aumento da mortalidade de plantas na grande maioria dos ecossistemas, sejam elas mudas ou árvores maduras (HARTMANN et al. 2018), gimnospermas ou angiospermas, sempre-verdes ou decíduas, refletindo em mudanças nas dinâmicas de populações e, conseqüentemente, nas comunidades florestais (ADAMS et al. 2017). Não obstante, previsões climáticas apontam para um cenário global marcado pelo aumento das temperaturas, intensificação e prolongamento dos eventos de seca nas próximas décadas (ALLEN et al. 2010; ALLEN et al. 2017; DAI, 2011).

Dentre os efeitos mais importantes destas mudanças climáticas até o momento, incluem-se alterações no tempo de recuperação fisiológica das plantas após períodos de seca prolongados (LI et al. 2021), menor crescimento (DE SOTO et al. 2020), bem como mudanças na ciclagem de carbono (C) dos ecossistemas florestais (KANNENBERG; SCHWALM; ANDEREGG, 2020). Tais informações reforçam a preocupação quanto aos passos que podem levar ao aumento da possibilidade de mortalidade, de modo a mitigá-los ou reduzi-los.

Duas hipóteses principais têm sido levantadas e suportadas pela literatura a respeito da mortalidade de plantas lenhosas: falha hidráulica e escassez de carbono. Juntas, estas hipóteses estão envolvidas com a dessecação irreversível, aumento de embolias e desequilíbrios nos *pools* de C disponíveis na planta. Tais hipóteses, bem como suas implicações e abrangência para os mais diversos grupos de plantas têm sido investigadas e discutidas a fundo nas últimas décadas, principalmente por autores como McDowell et al. (2008) e Sala; Piper; Hoch (2010).

Ao contrário do que se pode pensar, a falha hidráulica e a escassez de carbono não são processos determinísticos ou antagônicos. Na natureza, têm-se observado uma interação destes processos, em maior ou menor grau (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012; SEVANTO et al. 2014). A fatalidade derivada destes processos dependerá de algumas questões práticas, tais como: intensidade e duração da seca, sazonalidade, ontogenia, tecidos e órgãos afetados, disponibilidade de reservas de carbono e a capacidade de mobilizá-las, bem como as habilidades particulares de cada grupo taxonômico e funcional em lidar com tais questões (ADAMS et al. 2017).

Neste sentido, diversos autores apontam para a necessidade de estudos mais práticos e aplicados, que foquem na compreensão das respostas ligadas aos limites de tolerância e regeneração das plantas lenhosas, principalmente em ecossistemas fragilizados pelas secas (CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006). No entanto, a importância dos mesmos se dá não somente em função da avaliação direta de um estresse hídrico controlado ou potencializado em experimentos, mas também em função do comportamento “*in natura*” das plantas. Estes estudos podem ser a chave para entender o comportamento das espécies e auxiliar nas previsões para o clima futuro (HARTMANN et al. 2018).

Assim, ao longo das décadas, estudos empregaram esforços para tal, trazendo avanços a respeito dos principais caminhos seguidos pelas plantas perante secas ou baixa disponibilidade hídrica crônica. Visando evitar pontos onde há a possibilidade de morte por falha hidráulica ou escassez de carbono, as plantas agem via tolerância e/ou evitação (prevenção) à seca (VERSLUES et al. 2006; BRUNNER et al. 2015). Estes mecanismos envolvem estruturas e adaptações funcionais em folhas, caules e raízes, partindo do nível molecular, genético e anatômico (SHAO et al. 2008; SOBREIRO et al. 2021), até o nível populacional (ADAMS et al. 2017).

## 2.2 Traços de tolerância à seca no Semi-árido de FTSS

Diversos mecanismos, estratégias ou traços ecofisiológicos podem ser observados para plantas de acordo com o ambiente em que estão inseridas e do histórico evolutivo das mesmas (REICH et al. 2003). Quando estes traços são morfológicos, fisiológicos ou fenológicos e impactam o *fitness* do indivíduo afetando crescimento, reprodução ou sobrevivência, podem ser chamados de traços funcionais (VIOLLE et al. 2007). Por esta lógica, plantas que evoluíram em ambientes com

secas constantes apresentam traços funcionais mais expressivos voltados à tolerância e presentes da folha à raiz (POLLE et al. 2019).

Reservas de carbono (CHAPIN; SCHUELZE; MOONEY, 1990), perda de folhas (WOLFE; SPERRY; KURSAR, 2016), redução da abertura de estômatos (regulação fina das taxas de trocas gasosas) (CHAVES et al. 2016), aumento de solutos (ajuste osmótico) (CLIFFORD et al. 1998), estruturas anatômicas, utilização e produção de moléculas orgânicas (por exemplo, aquaporinas e sacarose) voltadas à minimização e reparo de embolias (SECCHI and ZWIENIECKI 2011; EVELAND e JACKSON, 2012), além do sacrifício e alterações na biomassa viva de órgãos, tais como folhas e raízes finas (CHENLEMUGE et al. 2013; HERTEL et al. 2013; WOLFE; SPERRY; KURSAR, 2016) são alguns dos mecanismos específicos mais adotados por espécies de ambientes com baixa disponibilidade hídrica (CHOAT et al. 2018).

Alguns traços ecofisiológicos, contudo, merecem destaque especial no contexto das espécies lenhosas de semiárido, a exemplo de variações nas concentrações de carboidratos não estruturais (CNE) e das taxas de trocas gasosas. Respectivamente, estes traços estão ligados ao uso, aquisição e reserva de carbono, ou seja, energia necessária às atividades de sobrevivência (MARTÍNEZ-VILALTA et al, 2016) e interação com fatores externos, sejam eles bióticos ou abióticos, tais como água, temperatura e luminosidade. Observa-se relações positivas entre tais parâmetros, afetando em especial o potencial hidráulico e desidratação da planta como um todo (BRODRIBB e JORDAN, 2008; GROSSIORD et al. 2017; GROSSIORD et al. 2020; ROMERO e BOTÍA, 2006; MICHALETZ et al, 2015; BRODRIBB e HOLBROOK, 2003).

Estes traços têm a capacidade de auxiliar na inferência da relação da planta com o teor energético e a água disponível tanto em seu próprio sistema quanto em seu ambiente. Logo, variações nestes traços apontam para *drivers* mantidos ou priorizados ao longo da seleção natural, com foco na coordenação de respostas que mantenham a integridade vascular do xilema, propiciando tolerância a estresses a longo prazo (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012; O'BRIEN et al, 2017). De forma geral, estudos que busquem unir a importância e funções desses traços podem auxiliar a compreender as diferentes distribuições e capacidades de estabelecimento das espécies.

## 2.3 CNE totais, Trocas Gasosas e Nitrogênio: implicações e importância para os órgãos vegetais

### 2.3.1 CNE totais e Variações Diurnas

Os CNE compreendem os açúcares solúveis totais (AST) e o amido. Os açúcares solúveis estão particularmente ligados ao metabolismo primário e secundário (assimilação de Carbono, alocação e regulação), osmoproteção, eliminação de espécies reativas de oxigênio (ROLLAND et al. 2006; REGIER et al. 2009) e sinalização molecular diante de estresses (SECCHI e ZWIENIECKI, 2011; EVELAND e JACKSON, 2012). Já o amido, está ligado ao armazenamento (MARTÍNEZ-VILALTA et al, 2016; DIETZE et al. 2014). Aos usos, flutuações e partições desses carboidratos, principalmente via balanço fonte-dreno (KOZLOWSKI, 1992), denomina-se dinâmica de carboidratos.

Estudos que elucidem completamente a dinâmica de carboidratos nas plantas ainda são escassos, significando que esta dinâmica precisa ser mais bem esclarecida (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012), principalmente em árvores maduras (HARTMANN et al. 2018). Isto se dá não apenas pela dificuldade em acessar os diferentes *pools* de armazenamento de CNE nestas, mas também em entender a participação dos açúcares solúveis e amido, bem como as principais funções deles nos diferentes órgãos da planta (HARTMANN e TRUMBORE, 2016).

Alguns trabalhos, porém, têm trazido resultados interessantes que começam a lançar luz a estas lacunas. Sabe-se que os caules e, mais especificamente, as raízes, são os principais órgãos de armazenamento de amido (reserva de carbono mais estável nas plantas) (MARTÍNEZ-VILALTA et al, 2016; DIETZE et al. 2014). Nestes órgãos prioriza-se o acúmulo competitivo, onde carboidratos são armazenados ativamente pela planta para necessidades futuras, ao contrário do acúmulo passivo, onde se armazena apenas o produto excedente da fotossíntese. A exemplo deste acúmulo competitivo, pode-se citar Hagedorn et al. (2016), que reforçam o papel crucial das raízes na recuperação da planta após seca via dreno abaixo do solo. As folhas, por sua vez, apesar de também possuírem suas próprias reservas de amido, possuem majoritariamente açúcares solúveis, sejam eles oriundos dos fotoassimilados da fotossíntese ou alocados de outros *pools* para manutenção metabólica foliar (ex. manutenção de turgor) (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012; PIPER e PAULA, 2020; SECCHI e ZWIENIECKI, 2011).

Em situações de seca ou estresses outros, a exemplo de corte, queima e herbivoria, as plantas mobilizam estes carboidratos conforme necessário, alterando sua dinâmica em diferentes órgãos (CHAPIN; SCHULZE; MOONEY, 1990; KOZLOWSKI, 1992). Estudos têm observado, por exemplo, a tendência à redução de NSC em árvores e mudas sob condição de seca (SANTOS et al. 2021; SALA; PIPER; HOCH, 2010; SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). Logo, compreender padrões para as árvores podem auxiliar no entendimento de dinâmicas, mecanismos envolvidos, contribuição dos *pools* de NSC e possíveis variações frente a estresses e mudanças climáticas futuras (SALA et al. 2012). Estudos que visem elucidar padrões diurnos sem necessariamente estarem sob estresses severos, podem ser o caminho prévio para isto. Pesquisas deste tipo têm sido realizadas para herbáceas, porém ainda são poucos os que focuem em árvores (TIXIER et al. 2018), reforçando a importância do presente trabalho.

### 2.3.2 Condutância Estomática e Trocas Gasosas

Os estômatos são poros regulados pela turgidez das células-guardas, localizados nas folhas das plantas. Dentre suas principais funções, estão a capacidade de propiciar as trocas gasosas de água e carbono entre as plantas e a atmosfera (LAWSON e VIALET-CHABRAND, 2018; BUCKLEY, 2005). O funcionamento dos mesmos e suas implicações para a planta são de extrema valia. A título de compreensão, a condutância estomática é uma das medidas mais importantes, tida como um dos principais drivers de evapotranspiração a nível global (LIN et al. 2015). Dada suas funções, compreender as relações existentes entre condutância, trocas gasosas e fatores abióticos é de suma importância.

Para mediar o *fitness* diante de fatores abióticos estressores, em especial alta luminosidade, temperatura e baixa disponibilidade hídrica, as plantas modulam respostas por meio de parâmetros como a assimilação ( $A$ ), evapotranspiração ( $E$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), temperatura foliar, eficiência do uso da água (EUA) e déficit de pressão de vapor (DPV) (BRODRIBB e JORDAN, 2008; GROSSIORD et al. 2017; GROSSIORD et al. 2020; ROMERO e BOTÍA, 2006; MICHALETZ et al, 2015). A exemplo, estudos apontam para a relação intrínseca entre condutância estomática, potencial hídrico da planta inteira e potencial hidráulico foliar em condições de desidratação (BRODRIBB e HOLBROOK, 2003).

Em ambientes mais propensos à seca e a altas temperaturas, a planta pode apresentar aumento exacerbado da evapotranspiração, conseqüente desregulação hídrica e aumento das taxas de mortalidade, precisando então mediar ajustes para minimizar tal efeito (WILL et al. 2013). Estas respostas serão produzidas pelas plantas principalmente via redução de condutância estomática e ajuste osmótico (BRODRIBB e HOLBROOK, 2003). Estas respostas, contudo, podem variar bastante, seja a nível de táxon ou organismo, gerando dúvidas quanto a padrões e a necessidade de levantamento de dados. Assim, a relação entre tais características, ainda que bem estudadas pela literatura, se faz válida para apoiar o entendimento de outras respostas cruciais envolvidas com o estabelecimento e tolerância de plantas nos diversos ambientes, principalmente os marcados por secas.

### *2.3.3 Nitrogênio e suas funções*

As concentrações de nutrientes têm papel importante tanto nas relações de biomassa quanto na estrutura, estando ligada ao custo de construção dos órgãos e às condições edáficas (RAULINO et al, 2020; FALCÃO et al, 2015). No que tange às funções e importância do nitrogênio, sabe-se que este elemento é crucial no crescimento e desenvolvimento das plantas (RENNENBERG e DANNENMANN, 2015). O nitrogênio é ainda importante componente do aparato fotossintético, fazendo parte de compostos proteicos a exemplo da Rubisco (LUO et al. 2021), o que o relaciona diretamente com taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>.

Para ambientes áridos, estudos têm observado maiores concentrações nos órgãos, em especial na folha, como resultado de solos mais pobres e a necessidade de maior segurança nutricional, uma vez que este é um dos elementos limitantes para plantas (YANG et al. 2014; WRIGTH et al. 2004). Desta forma, estudos que visem analisar a distribuição deste elemento nos órgãos de espécies de semi-árido com diferentes capacidades de estabelecimento se faz interessante, uma vez que estes dados podem auxiliar na compreensão de padrões.

### *2.3.4 Espécies modelo*

As espécies escolhidas para integrar o estudo são pertencentes à família Fabaceae, uma das mais representativas e adaptadas aos estresses antropogênicos na Caatinga (QUEIROZ et al. 2020).

*P. moniliformis* e *S. bahiensis* são espécies arbóreo-arbustivas, nativas e endêmicas da Caatinga. Enquanto *P. moniliformis* é típica de solos pobres e arenosos. *S. bahiensis* é terrícola (QUEIROZ, 2020; TERRA e MORIM, 2020). Observações em campo sugerem distribuições distintas para as espécies dentro de um gradiente de precipitação conhecido (mapeado dentro do PARNA-CATIMBAU), onde a primeira ocorre amplamente em áreas de maior e menor disponibilidade hídrica (maior e menor precipitação), enquanto a segunda ocorre principalmente em áreas de maior disponibilidade hídrica (maior precipitação). Ressalta-se, porém, que áreas de maior ou menor precipitação citadas no presente trabalho estão de acordo com um espectro observado para a Caatinga, FTSS da qual se fala, onde há historicamente uma precipitação média geral menor em comparação com outros ecossistemas, tal como florestas tropicais úmidas (a exemplo da Amazônica). Ademais, essas espécies possuem papéis importantes na seleção de mudas para regeneração de áreas degradadas, como observado para *P. moniliformis* (FELIX et al. 2020), reforçando a importância de conhecê-las ecofisiologicamente.

### 3. OBJETIVOS E HIPÓTESES

#### *Objetivo geral*

Investigar e compreender as respostas bioquímicas e de trocas gasosas em duas espécies lenhosas com capacidade de estabelecimento em áreas de disponibilidade hídrica distintas, uma com ampla distribuição em áreas de maior e menor disponibilidade hídrica, outra com distribuição predominante em áreas de maior disponibilidade, levando em conta o espectro de menor precipitação geral característico da Caatinga.

#### *Objetivos específicos*

1. Mensurar e analisar concentrações de Carboidratos Não Estruturais totais (CNE) em folhas, caules e raízes;
2. Mensurar dados de taxas de trocas gasosas em folhas;
3. Mensurar concentrações de Nitrogênio (N) em folhas, caules e raízes.

#### *Hipóteses*

1. A espécie com capacidade de estabelecimento em ambas as áreas apresentará maiores concentrações de Carboidratos Não Estruturais totais (CNE);
2. A espécie com capacidade de estabelecimento em ambas as áreas apresentará maior eficiência do uso da água diante dos ajustes nas taxas de trocas gasosas;
3. Os valores de nitrogênio serão elevados em ambas as espécies dada a necessidade geral de maior segurança nutricional em ambientes secos, independentemente do espectro de distribuição em áreas de maior ou menor disponibilidade hídrica dentre estes ambientes.

## 4. MATERIAIS E MÉTODOS

### 4.1 Design experimental e espécies alvo

O estudo foi desenvolvido em março de 2018, em casa de vegetação instalada no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco - Brasil). O parque está situado no Nordeste do país, em áreas cujo ecossistema predominante é a Caatinga. As instalações foram construídas e mantidas em parceria com a empresa "Omni Verde", de modo a simular ao máximo as condições geoclimáticas da Caatinga. O solo utilizado foi do tipo litossolo, típico das áreas pertencentes ao ecossistema em questão. Foram utilizadas como espécies modelo *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W.Jobson e *Senegalia bahiensis* (Benth.) Seigler & Ebinger, selecionadas com base nas suas capacidades de estabelecimento em áreas com disponibilidades hídricas distintas. Esta escolha se baseia em levantamentos florísticos feitos ao longo de gradientes de precipitação no parque, uma vez que o estudo integra o PELD-CATIMBAU.

O gradiente de precipitação mapeado para o parque está de acordo com as precipitações médias observadas para o ecossistema Caatinga, um tipo de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, que são historicamente mais baixas (Sunderland et al, 2015; Miles et al, 2006; Tabarelli et al, 2018) em relação a outras florestas tropicais, tais como as úmidas (a exemplo da Amazônica). Dentro da FTSS que é objetivo do estudo, observa-se áreas mais secas (menor precipitação média) e mais úmidas, ou “um pouco menos secas” (maior precipitação média). Esta precipitação varia ainda em função do período do ano, com meses de maior precipitação (maior ocorrência de chuvas) e menor precipitação (menor ocorrência de chuvas), gerando áreas de maior e menor disponibilidade hídrica.

Assim, no geral, observa-se para a Caatinga precipitações médias mais baixas, cujos pulsos de precipitação se distribuem de forma diferente geograficamente e ao longo do ano, o que leva ao gradiente aqui mencionado. Ao total, no início do experimento, 48 mudas por espécie foram cultivadas dentro das mesmas condições, de maneira controlada, até atingirem 6 meses de idade. Para o tratamento estatístico, trabalhou-se com o  $n$  de 4 indivíduos por horário de coleta. Controlou-se a umidade do solo com irrigação diária, realizada ao final da tarde (16h), de forma a mantê-la padronizada. Um esquema metodológico pode ser observado abaixo (fig.1).

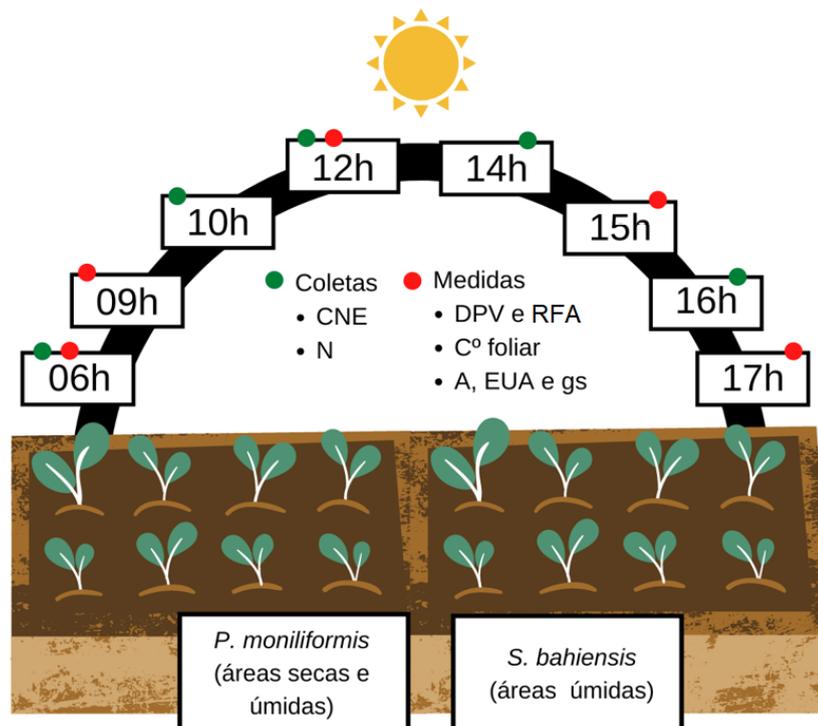


Fig.1. Esquema metodológico para as coletas e medidas realizadas. Círculo verde: coleta de material para a bioquímica (CNE e nitrogênio); Círculo vermelho: medidas dos dados ambientais, trocas gasosas e temperatura foliar

#### 4.2 Dados ambientais, Trocas Gasosas e Temperatura Foliar

As taxas de trocas gasosas foram medidas ao longo de um dia, com um analisador de gás por infravermelho (IRGA-ADC, model LC-pro; Hoddesdon), no segundo par foliar expandido e saudável, visando obter taxas de assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ). As medidas foram feitas ao longo de cinco horários (06h, 09h, 12h, 15h e 17h) em média a cada 3h, de modo a obter uma curva diária (fig.1). A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PFFFD) foi observada durante o dia via medição do RFA (radiação fotossinteticamente ativa). O déficit de pressão de vapor (DPV) e temperatura foliar foram medidos com termo-higrômetro e termômetro infravermelho (-50 a 380°C), respectivamente.

#### 4.3 Análises bioquímicas

##### 4.3.1 AST, Amido e CNE Totais

Realizou-se a coleta de amostras vegetais para as análises bioquímicas. Amostras de folhas (expandidas e saudáveis), caules e raízes foram coletadas para 5 indivíduos de cada espécie nos horários de 06h, 10h, 12h, 14h, 16h e 17h, de modo a cobrir uma curva diária (fig.1). Foram amostrados indivíduos independentes e não pareados para cada horário, de modo a evitar variações relacionadas ao estresse da coleta destrutiva.

O material coletado foi armazenado e processado conforme Quentin et al. (2015). A partir do extrato etanólico das amostras dos três órgãos (25 mg de material vegetal) quantificou-se os açúcares solúveis totais (AST) segundo metodologia de Dubois et al. (1956). A fração insolúvel do extrato etanólico foi utilizada para a quantificação de amido a partir da hidrólise do pellet com 10 unidades de amiloglicosidase, por 1h a 55°C em banho maria. As medidas foram realizadas utilizando um espectrofotômetro double-beam (Genesys 10 S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA) programado para o comprimento de onda específico dos compostos analisados (490 nm). O somatório das concentrações de açúcares solúveis e amido resulta na concentração de Carboidratos Não Estruturais (CNE), mensurado para os três órgãos das mudas em análise.

#### *4.3.2 Nitrogênio*

Para a quantificação do nitrogênio (N) as amostras foram coletadas seguindo o mesmo protocolo utilizado para a quantificação de CNE (fig.1). Contudo, foi necessário a realização de uma amostragem composta, na qual três horários (10h, 12h e 17h) de coleta foram utilizados, somando 15 indivíduos por órgão para cada espécie. O material vegetal seco destes indivíduos foi macerado e misturado, gerando uma amostra geral da qual se retirou 5 subamostras de 200mg por órgão, totalizando 15 amostras para os respectivos órgãos por espécie. Esta abordagem foi adotada pois o protocolo de quantificação de N utiliza uma quantidade substancial de material vegetal, inviabilizando a quantificação de N por indivíduo, que aos 6 meses de idade possuíam pouca biomassa. Os resultados não foram afetados, pois a amostragem composta permite a obtenção de médias gerais.

#### *4.4 Análises estatísticas*

Os dados foram agrupados quanto ao tipo de variável bioquímica (Açúcares solúveis totais, amido, CNE e N)\*horários de coleta\*órgãos\*espécie. A variável aleatória (indivíduo) foi controlada, uma vez que a intenção foi trabalhar com médias para as espécies e órgãos (grupos independentes) e não com as variações indivíduo a indivíduo (análise pareada). Os dados bioquímicos (Açúcares Solúveis totais, amido, CNE e N) foram submetidos individualmente a testes de ANOVA um fator para acessar as diferenças entre os dados bioquímicos por tecido em cada espécie e ANOVA de medidas repetidas para acessar as diferenças entre as espécies, os dados bioquímicos e os horários de coleta. Para a temperatura foliar, realizou-se o teste T de Student.

Antes de serem submetidos aos testes, os dados foram testados para normalidade e homogeneidade de variância através do teste de Levene. *A posteriori*, realizou-se o teste de Newman-Keuls para ANOVA um fator e o teste de Bonferroni para a ANOVA de medidas repetidas, visando encontrar as diferenças entre os horários de coleta. Os testes foram realizados no programa STATISTICA 7. As figuras foram desenvolvidas com o uso do programa Origin 2018.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Dados Ambientais

O déficit de pressão de vapor (DPV) apresentou os valores mais elevados durante a tarde, entre 14h e 16h, com valores entre 1500, enquanto que durante a manhã, os valores ficaram abaixo de 400 (fig.2). A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) apresentou rápido aumento entre 06h e 10h, mantendo-se alto até as 16h, quando novamente começou a reduzir (fig.2).

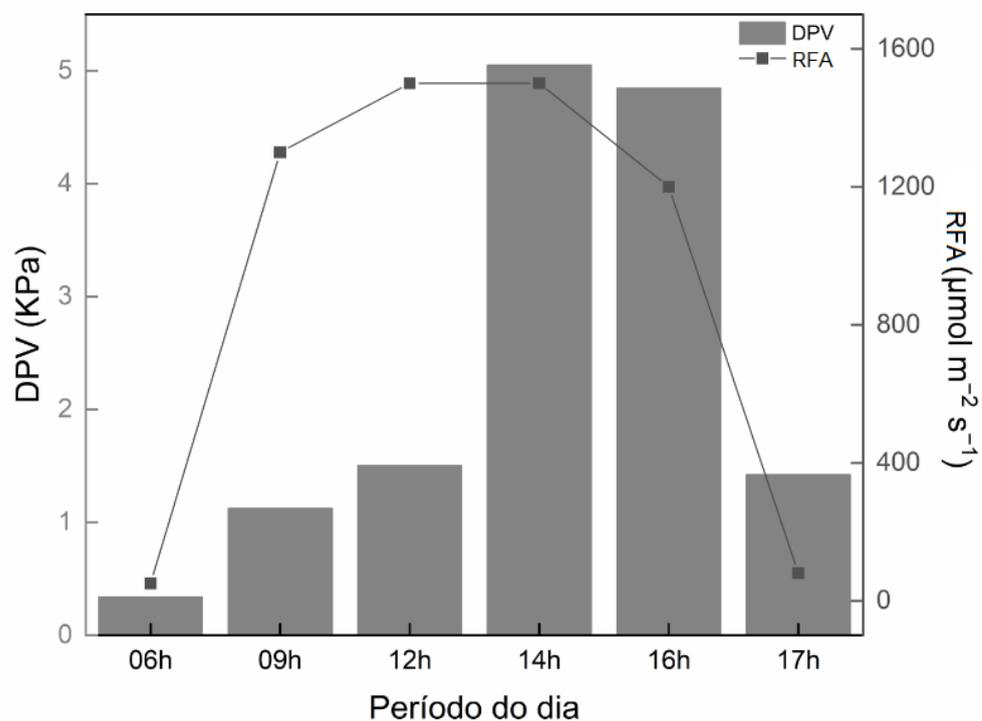


Fig.2. Variações no DPV e RFA ao longo do dia

### 5.2 Trocas gasosas

Os dados de trocas gasosas apresentam padrões similares no que diz respeito à condutância estomática ( $g_s$ ), havendo brusca redução entre 06h e 09h e mantendo valores próximos a zero em ambas as espécies entre 12h e 17h (fig.3A). Para a assimilação ( $A$ ), *P. moniliformis* apresentou taxas mais elevadas em relação a *S. bahiensis* entre 09h e 15h, mantendo seus valores próximos a 12 cerca de 58,4% a mais que *S. bahiensis*, que só atinge este valor ao meio do dia, às 12h (fig.3B).

Para a eficiência do uso da água (EUA), *P. moniliformis* obteve valores mais altos ao longo do dia, em especial às 09h e 15h, caindo apenas ao 12h e recuperando-se em seguida. *S. bahiensis*, por sua vez, apresentou valores de EUA mais baixos em relação a *P. moniliformis*, mantendo-os em valores similares ao longo do dia (fig.3C).

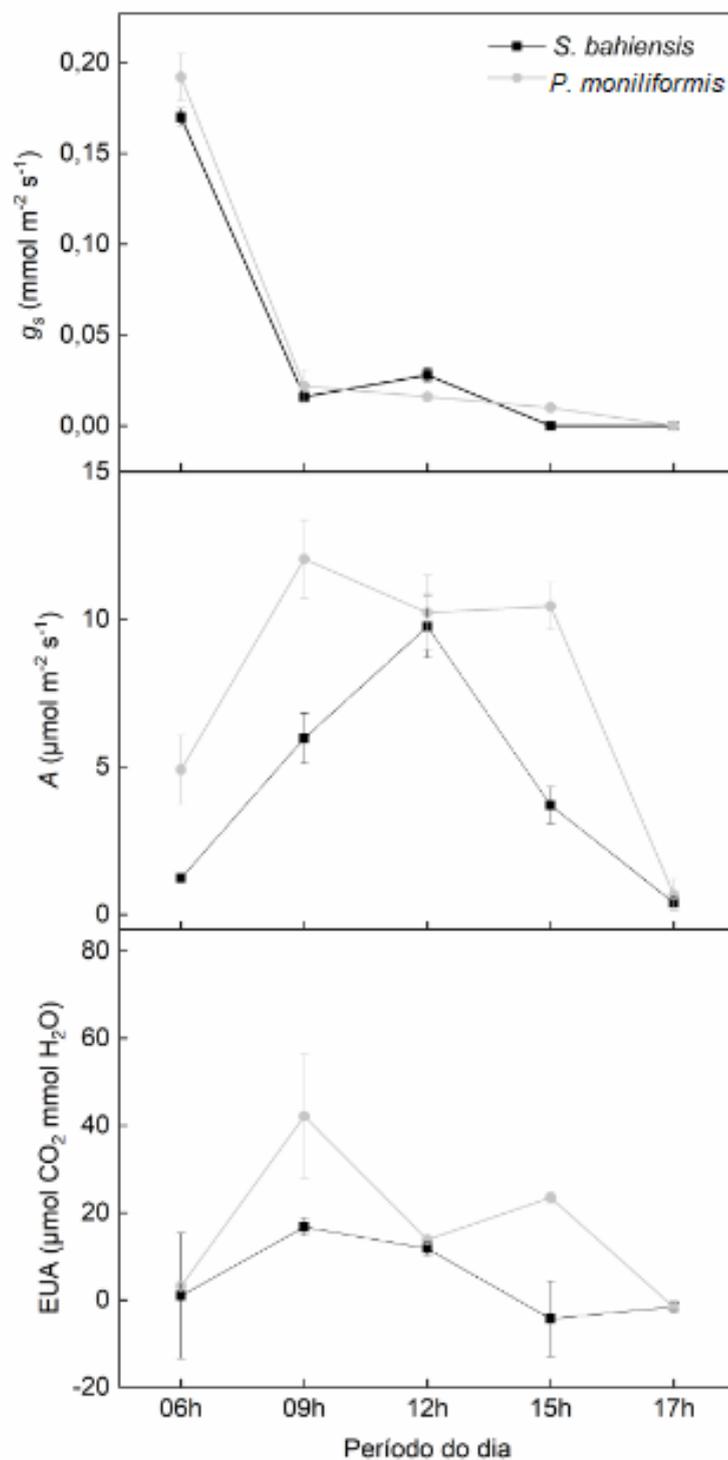


Fig.3. Condutância estomática ( $g_s$ ), Assimilação ( $A$ ) e Eficiência do Uso da Água (EUA) em *P. moniliformis* e *S. bahiensis* ao longo do dia

### 5.3 Temperatura foliar

O padrão encontrado para a temperatura foliar foi similar entre as espécies, contudo, *S. bahiensis* apresentou valores mais altos (fig.4). As temperaturas se elevam pronunciadamente entre 12h e 14h, horários de maiores DPV (fig.2).

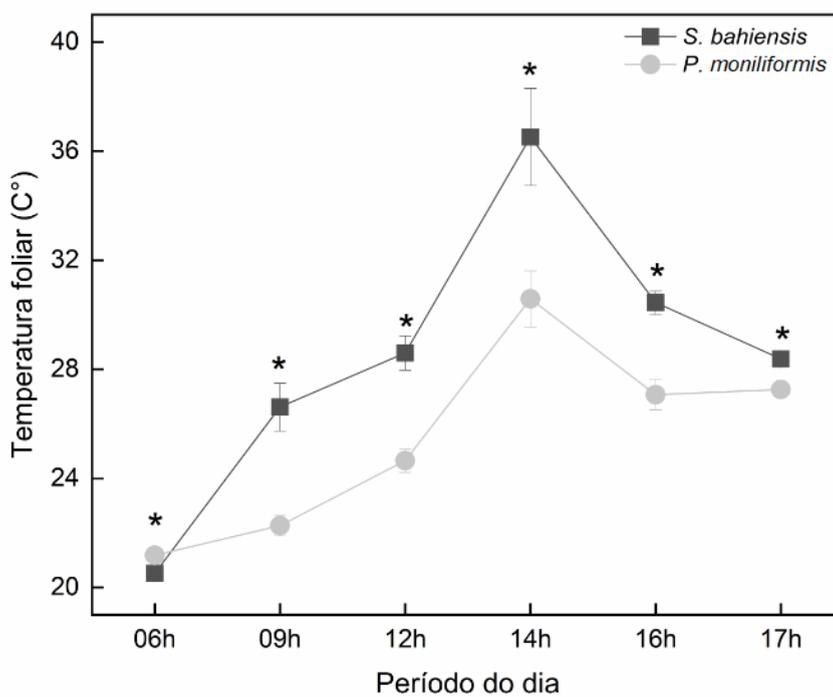


Fig.4. Temperaturas foliares de *P. moniliformis* e *S. bahiensis* ao longo dia

#### 5.4 CNE total

Os padrões encontrados para ambas as espécies foram similares entre os órgãos e os horários. A folha foi o órgão que apresentou as maiores concentrações de CNE total em ambas as espécies (variação significativa), enquanto caules e raízes não apresentaram diferenças significativas para cada espécie. A exceção se vê apenas no horário de 12h para *S. bahiensis*, onde o caule apresentou concentrações maiores que a raiz (fig.5A). As folhas apresentaram, em média, cerca de 67% a mais CNE que caules e raízes.

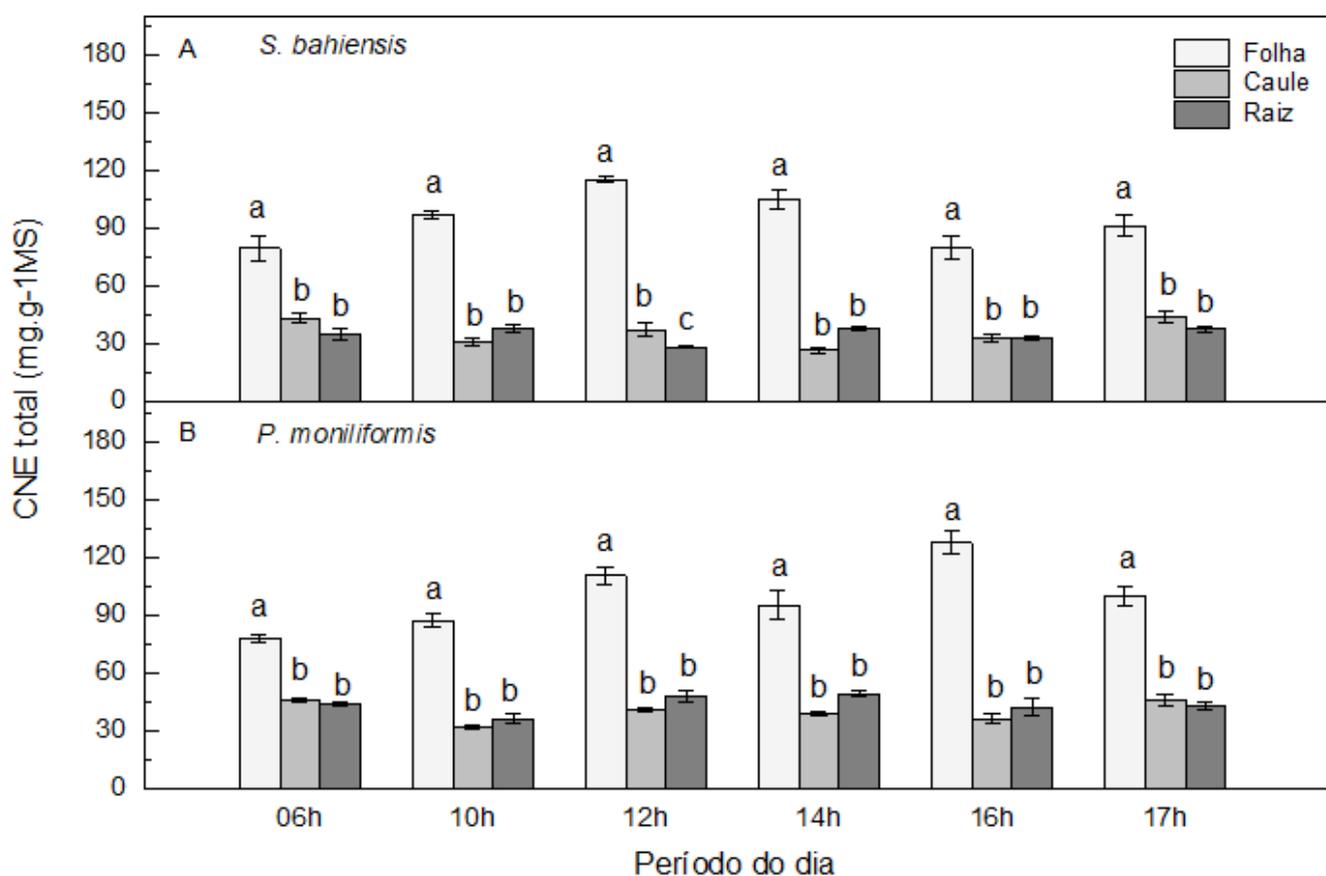


Fig.5. CNE total em folha, caule e raiz de (A) *P. moniliformis* e (B) *S. bahiensis* ao longo do dia. As letras se referem às diferenças significativas entre os órgãos para as espécies em função de cada horário (ANOVA 1F por horário)

### 5.5 Açúcares Solúveis totais (AST) e Amido

Os padrões encontrados para açúcares solúveis e amido também foram similares entre as espécies, salvo variações pontuais. Os açúcares solúveis apresentaram as maiores concentrações nos órgãos em relação ao amido nas duas espécies. As folhas se destacaram com as maiores concentrações de açúcares solúveis (fig.6A) para ambas as espécies, com valores variando entre 80 e 120 mg.g<sup>-1</sup>.MS. Folhas também apresentaram maior variação entre os horários (*p*-valor: 0.000218). Caules e raízes apresentaram valores similares de AST, cujos valores mais altos giraram em torno de 40 mg.g<sup>-1</sup>MS (fig.6C e 6E).

Os valores de AST nas folhas e caules apresentaram valores e variações similares nas entre espécies, diferindo apenas no horário de 16h para folha onde *P. moniliformis* aumentou enquanto *S. bahiensis* reduziu (fig.6A) e no caule às 14h, onde *P. moniliformis* se manteve estável, com valores similares às 12h, enquanto *S. bahiensis* reduziu drasticamente (Fig.6C). Na raiz, *P. moniliformis* apresentou maiores concentrações de AST que *S. bahiensis*, apesar das espécies variarem similarmente, com exceção do horário de 12h, onde *P. moniliformis* voltou a aumentar suas concentrações enquanto *S. bahiensis* reduziu (fig.6E).

Amido foi o componente que apresentou menor variação em ambas as espécies, tanto a nível de padrão ao longo dia, quanto a nível de valores. Nos três órgãos, as duas espécies apresentam padrões similares, porém, *S. bahiensis* apresentou as maiores concentrações nas folhas e raízes em relação a *P. moniliformis* (fig.6B e 6F), ao passo que as duas espécies tiveram valores similares no caule (fig.6D). Quando comparadas, *P. moniliformis* possui concentrações levemente maiores de AST no caule e raiz, enquanto que *S. bahiensis* possui maiores concentrações de amido na folha e raiz. Dada a pouca variação geral nos níveis de amido, os açúcares solúveis são os principais responsáveis pelos valores obtidos para CNE.

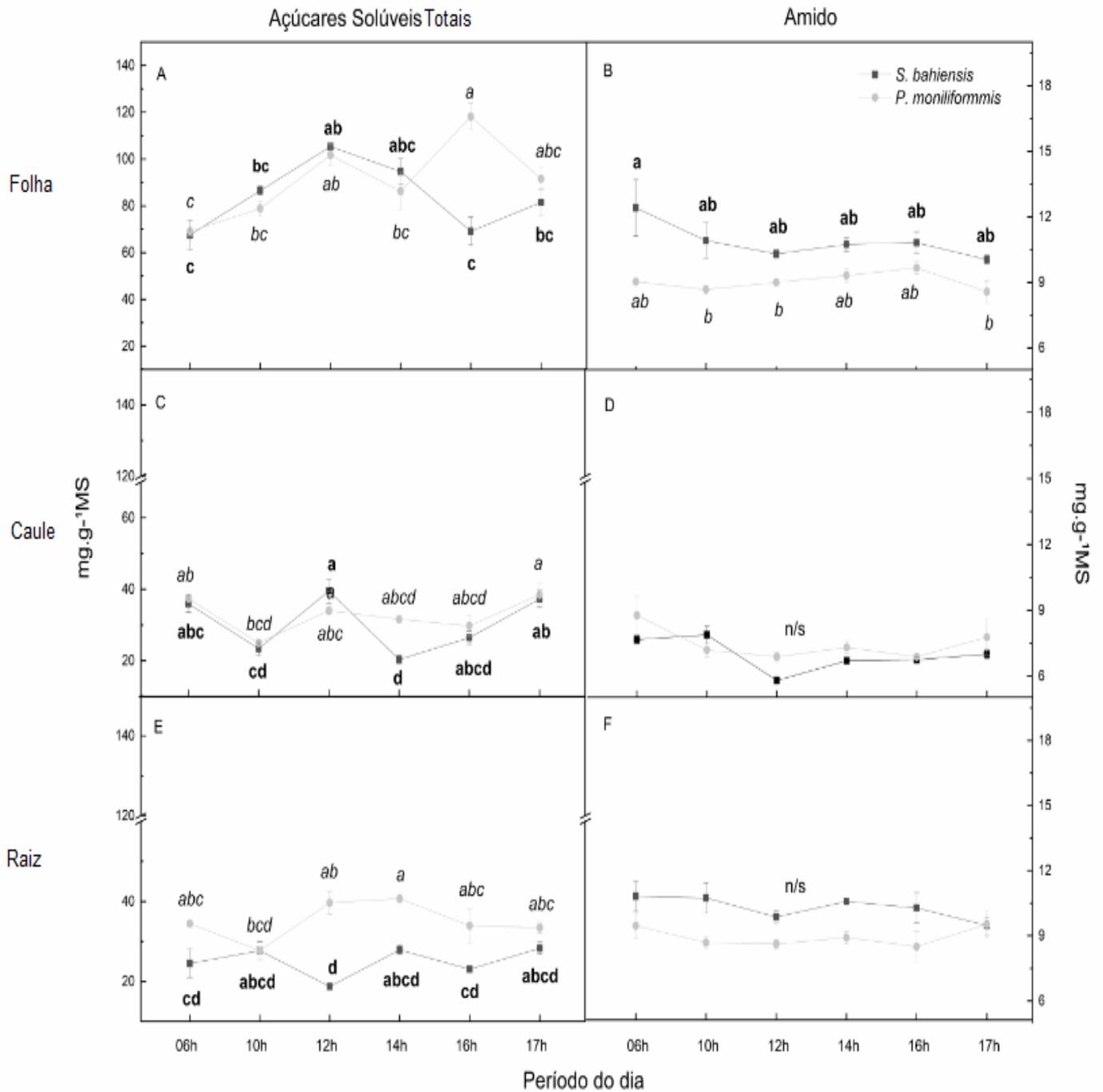


Fig.6. Açúcares solúveis totais e Amido em folha, caule e raiz de *P. moniliformis* e *S. bahiensis* ao longo dia. As letras se referem às diferenças significativas de *P. moniliformis* (itálico) e *S. bahiensis* (negrito), resultantes da ANOVA de medidas repetidas (espécies\*horários\*por cada órgão)

## 5.6 Nitrogênio

Em ambas as espécies, a concentração de nitrogênio foi maior nas folhas, enquanto que caules e raízes apresentaram concentrações semelhantes (fig.6). De modo geral, as espécies apresentam padrões similares, tanto a nível de valores de N, quanto à distribuição nos órgãos.

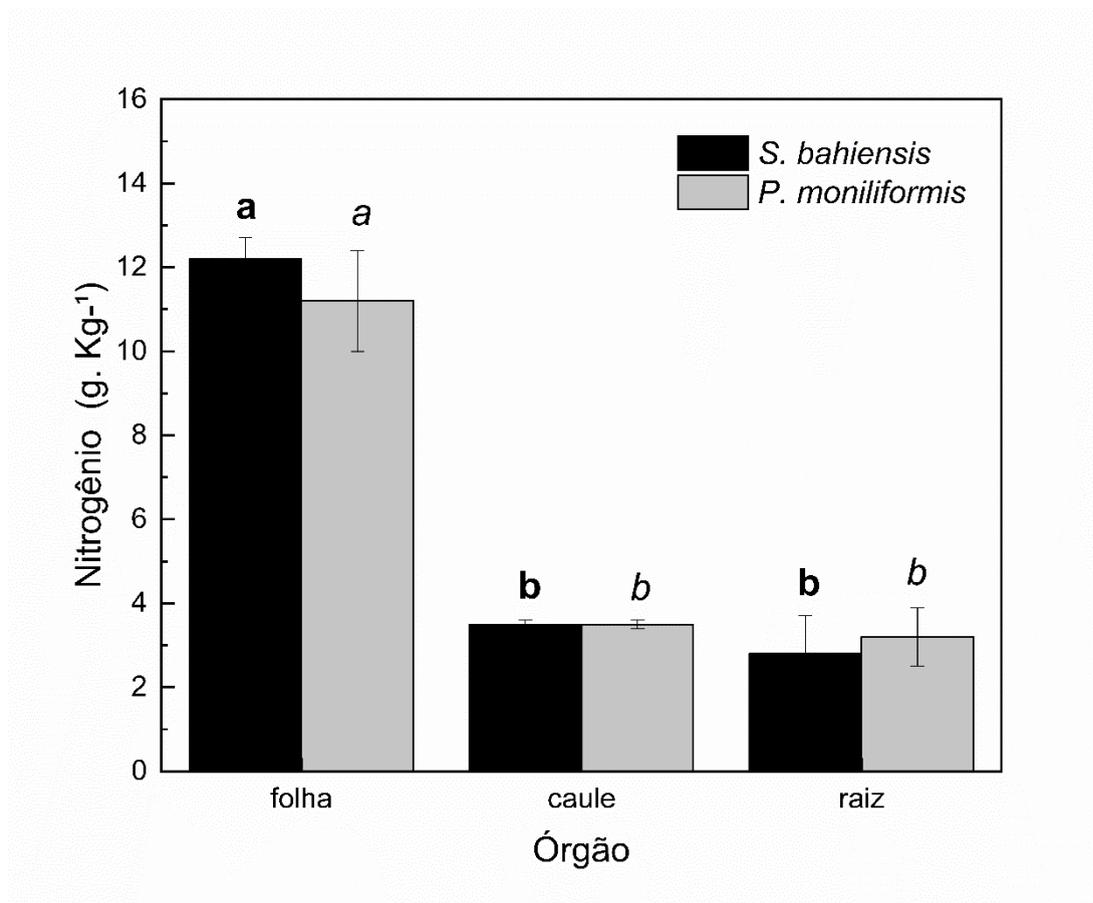


Fig.7. Concentrações de nitrogênio em folhas, caules e raízes de *P. moniliformis* e *S. bahiensis*. As letras se referem às diferenças significativas de ANOVA1F *P. moniliformis* (itálico) e *S. bahiensis* (negrito) separadamente

## 6. DISCUSSÃO

### 6.1 Tendências gerais

Nossos resultados sugerem comportamentos similares quanto à dinâmica de CNE para ambas as espécies. Levando em conta as concentrações de CNE total disponíveis no sistema folha-caule-raiz, a folha é o órgão de destaque a nível de CNE total, possuindo as maiores concentrações em ambas as espécies. Caules e raízes de ambas as espécies possuem contribuições mais singelas ao nível do *pool* de CNE nas plantas.

Quando consideramos os açúcares solúveis e amido separadamente, é observado que a nível de órgão, para ambas as espécies, os açúcares solúveis estão mais pronunciados que o amido, em maior escala nas folhas e, em menor, para caules e raízes. Assim, os açúcares solúveis são os principais contribuintes para os valores de CNE em ambos os órgãos.

As diferenças observadas entre as concentrações de AST e amido nos órgãos de ambas as espécies parecem se relacionar com as taxas de trocas gasosas e dados ambientais. Nossos resultados sugerem ainda tendências de respostas dos CNE em função dos valores de DPV, temperatura foliar, RFA, assimilação, condutância estomática ( $g_s$ ) e EUA ao longo do dia, aqui classificadas em padrões 1 e 2. O padrão 1, que se caracteriza por baixos valores de DPV, temperatura foliar e RFA, tende a proporcionar maiores taxas de  $A$ , EUA e  $g_s$ . No entanto, no padrão 2, os altos valores de DPV, temperatura foliar e o RFA, levam à redução da  $g_s$ , à estabilização dos valores (ausência de flutuações) ou redução das  $A$  e EUA. Respectivamente, tais padrões são observados para a primeira e segunda parte do dia, para ambas as espécies.

Apesar das semelhanças, a espécie *P. moniliformis*, classificada como uma espécie de ampla distribuição, apresenta vantagens quando comparada à *S. bahiensis*, espécie com distribuição mais restrita às áreas de maior disponibilidade hídrica. Isto é graças à habilidade de *P. moniliformis* em manter taxas de assimilação e EUA mais altas e estáveis, bem como temperatura foliar mais baixa durante todo o dia, mesmo em função do alto DPV, alto RFA e baixa  $g_s$ .

Os dados de N parecem não influenciar o desempenho das espécies visto que ambas apresentam padrões similares de concentrações nos órgãos. As principais relações encontradas podem ser observadas abaixo (fig.8).

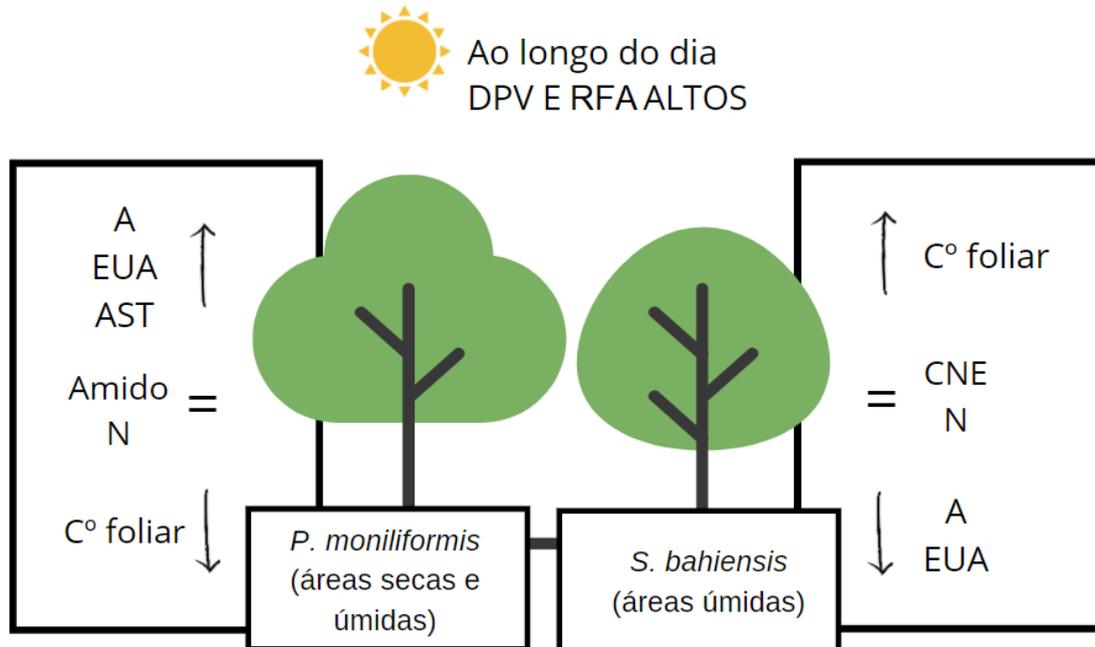


Fig.8. Resumo das principais relações entre os dados analisados e as espécies *P. moniliformis* e *S. bahiensis*

## 6.2 Mecanismos relacionados

A nível de órgão para CNE, enquanto a folha exige uma alta produção de C e, ao mesmo tempo, um alto gasto energético, caules e raízes possuem papéis mais significativos ao nível de transporte (íons, C, água), percepção à captação de água, ajuste osmótico e armazenamento (TOMASELLA et al. 2020). Relacionado a isso, no quesito foliar, as trocas gasosas representam um dos principais meios para manutenção da assimilação, transpiração e eficiência do uso da água. Em ambientes propensos às altas temperaturas, alta incidência luminosa e baixa disponibilidade hídrica, adaptações ecofisiológicas principalmente em folhas, sejam a nível molecular ou morfo-anatômico, podem auxiliar as plantas a lidar com variações nos seus potenciais e conteúdos hídricos (BRODRIBB E HOLBROOK, 2003; LAWSON e VIALET-CHABRAND, 2018). Destacam-se, a princípio, a regulação estomática e metabólica, que ademais, refletem em características morfológicas e funcionais a nível de espécie, população ou comunidade (BRODRIBB e JORDAN,

2008; GROSSIORD et al. 2017; GROSSIORD et al. 2020). Juntos, tais traços funcionais auxiliam a apontar e compreender padrões de distribuição e tolerância das espécies perante condições abióticas limitantes ou estressantes a curto e longo prazo (RODRIGUEZ-DOMINGEZ et al, 2016).

Para o estudo em questão, ambas as espécies, dentro de suas capacidades, realizam ajustes para lidar com as variações abióticas ao longo do dia. Em geral, as diferenças no particionamentos das concentrações de CNE entre os órgãos estão de acordo com padrões gerais encontrados para árvores (MARTÍNEZ-VILALTA et al. 2016). As variações ao longo do dia sugerem translocação para acúmulo (soluto e diferenças de potencial hídrico) ou remobilização de CNE a curto prazo entre órgãos, mediado pelo xilema (SECCHI e ZWIENICKI, 2011; KEEL et al. 2006; TIXIER et al. 2018).

Os resultados para CNE podem ser em parte explicados pelas funções e demandas metabólicas específicas de cada órgão. Tais diferenças de função ficam mais claras quando se atenta às contribuições das concentrações de AST e amido ao longo do dia e perante as alterações no ambiente. A maior presença de AST nas folhas se vale do papel crucial do órgão seja pela entrada de C, seja pelas demandas metabólicas foliares que exigem fontes de C de fácil acesso (turgor, ajuste osmótico, metabolismo) (PIPER E PAULA, 2020; TOMASELLA et al. 2020). Para os caules e raízes, o mesmo se faz verdadeiro apesar da menor escala. As variações observadas nos níveis de AST nos caules podem ser fruto do transporte de fotoassimilados da folha para a raiz e acúmulo de solutos para mediar ajustes osmóticos (SECCHI e ZWIENIECKI, 2011). Para as raízes, as variações podem estar relacionadas à percepção e ajuste osmótico, bem como metabolismo radicular (BRUNNER et al. 2015).

Em relação ao amido, cujas concentrações apresentaram pouca variação tanto entre órgãos quanto espécies, as maiores concentrações em *S. bahiensis* podem indicar um comportamento mais conservativo em relação à *P. moniliformis*, no qual a planta prioriza estoques de reserva maiores e mais estáveis. Este comportamento ou estratégia mais conservativo pode estar relacionado a alguns fatores: (a) lenta taxa de crescimento de *S. bahiensis*, evidenciado pela biomassa relativamente menor que *P. moniliformis* aos 6 meses de idade (período de coleta) e (b) regulação térmica e de trocas gasosas menos eficientes que *P. moniliformis*, refletindo em menor assimilação e menor EUA. A menor eficiência de *S. bahiensis* pode estar ligado a limitações bioquímicas e anatômicas

não estomáticas, tal qual a redução da condutância mesofílica (FLEXAS et al. 2012; GRASSIORD et al. 2020), parâmetros não mensurados no presente estudo.

Em regiões semi-áridas é possível observar uma correlação positiva entre a assimilação de CO<sub>2</sub> e taxa de transpiração em função do DPV ao longo do dia, como encontrado por Romero e Bortía (2006) em árvores de *Prunus dulcis* L. submetidas a diferentes condições de irrigação numa floresta seca da Espanha. Dados como esses reforçam os achados do presente estudo quanto a relação entre os dados de trocas gasosas.

O fato de *P. moniliformis* ter melhor assimilação e EUA ao longo de todo o dia mesmo com as condições ambientais adversas pode sugerir a existência de adaptações anatômicas foliares, tais como densidade de venação, ajuste osmótico mais rápido, disposição e tamanhos dos estômatos e variações de elementos condutores do mesofilo (BRODRIBB; FEILD; SACK, 2010; LAWSON e VIALET-CHABRAND, 2018). Esta vantagem pode estar relacionada ainda a uma melhor capacidade de ajustes a nível de AST em função de altos DPV, sugerido pelo pico destes nas folhas da espécie às 16h. As menores temperaturas foliares de *P. moniliformis* também podem estar envolvidas, pois uma melhor manutenção da temperatura pode levar a valores ótimos para fotossíntese e abaixo do valor de inativação da rubisco (MICHALETZ et al, 2015). De maneira geral, por conta destes ajustes adicionais *P. moniliformis* apresenta um comportamento mais aquisitivo em relação à *S. bahiensis*. Ademais, estudos com enfoque nestes aspectos podem auxiliar na melhor compreensão dos dados aqui obtidos.

Tratando-se do padrão encontrado para nitrogênio nos órgãos, estudos têm observado padrões parecidos, os quais relacionam-se com demandas metabólicas, remobilização e segurança nutricional, principalmente em ambientes com solos empobrecidos (NEWMAN e STEPHEN, 2006; MILLARD e GRELET, 2010). A maior presença do elemento na folha pode estar relacionado à maior necessidade para a assimilação e funcionamento do aparato fotossintético (em especial a RuBisCo), por exemplo, em função do alto RFA (LUO et al. 2021), enquanto que para raízes, pode ter a ver com o metabolismo envolvido na absorção de água e nutrientes no solo (GUO et al. 2008).

Tendo em vista os padrões similares de CNE para ambas as espécies, estudos posteriores com foco na análise de potenciais hídricos e densidades de madeiras podem complementar o entendimento a respeito dos traços aqui observados. Isto se faz interessante principalmente em função de novos achados que observam influência mista da luminosidade, disponibilidade hídrica,

estoque de CNE e fatores fenológicos inter e intra específicos em estratégias como as iso e anisohídricas (SOUZA et al. 2020; GARCIA-FORNER et al. 2017), bem como da anatomia da madeira na eficiência do transporte no xilema (SPERRY et al. 2002; TOMASELLA et al. 2020).

Em suma, este conjunto de ajustes pode garantir uma melhor segurança e tolerância a flutuações hidráulicas para a espécie, refletindo em sua capacidade de estabelecimento mais generalista e ampla. Vale citar que outras características que têm sido observadas em estudos recentes para *P. moniliformis*, tais como o grande sucesso via capacidade de rebrota e a conseguinte propagação por rametas, podem estar também relacionadas a um melhor estabelecimento e capacidade de ajuste (VANDERLEI et al. 2021). Estudos como estes, que apontam o sucesso de *P. moniliformis* frente a outros parâmetros e estratégias, podem indicar ainda uma relação de *trade-off* (VIOLLE et al. 2007; WRIGHT et al. 2004), onde a espécie pode investir, de forma mais aquisitiva, em atributos que facilitem seu estabelecimento nas mais diversas áreas, tal como a assimilação (*A*), EUA e propagação por rametas, às custas, por exemplo, dos níveis de CNE, em especial o amido.

Dadas as projeções futuras quanto à sensibilidade de FTSS frente a mudanças nos regimes de precipitações (ALLEN et al 2017), nossos resultados trazem *insights* sobre comportamentos diários de espécies lenhosas com diferentes capacidades de estabelecimento no semi-árido. Os achados auxiliam a compreender padrões de distribuição, o papel dos traços ecofisiológicos e possíveis pontos de sensibilidade a estresses. Estudos futuros que visem a verificação mais integrativa de parâmetros hidráulicos são bem-vindos para uma melhor integração dos dados.

## 7. CONCLUSÕES

Apesar das duas espécies possuírem dinâmicas similares a níveis de CNE e nitrogênio nos órgãos, *P. moniliformis* apresentou maiores vantagens que *S. bahiensis*, dadas em função da melhor regulação de taxas de trocas gasosas perante condições ambientais. Estas vantagens podem estar diretamente relacionadas ao aumento do *fitness* de *P. moniliformis* e, conseqüentemente, ao melhor sucesso desta perante diferentes disponibilidades hídricas. Este comportamento pode ser uma das chaves para a melhor capacidade de estabelecimento de *P. moniliformis* em áreas com maior ou menor disponibilidade hídrica.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, Henry D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature ecology & evolution**, v. 1, n. 9, p. 1285-1291, 2017.

ALLEN, Craig D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest ecology and management**, v. 259, n. 4, p. 660-684, 2010.

ALLEN, Kara et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes?. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 023001, 2017.

BRODRIBB, Tim J.; HOLBROOK, N. Michele. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. **Plant Physiology**, v. 132, n. 4, p. 2166-2173, 2003.

BRODRIBB, Tim J.; JORDAN, Gregory J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 11, p. 1557-1564, 2008.

BRODRIBB, Tim J.; FEILD, Taylor S.; SACK, Lawren. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 6, p. 488-498, 2010.

BRUNNER, Ivano et al. How tree roots respond to drought. **Frontiers in plant science**, v. 6, p. 547, 2015.

BUCKLEY, Thomas N. The control of stomata by water balance. **New phytologist**, v. 168, n. 2, p. 275-292, 2005.

CECCON, Eliane; HUANTE, Pilar; RINCÓN, Emanuel. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. **Brazilian archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 2, p. 305-312, 2006.

CHAPIN III, F. Stuart; SCHULZE, E. D.; MOONEY, Harold A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics*, v. 21, n. 1, p. 423-447, 1990.

CHAVES, M. M. et al. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions—the dilemma of saving water or being cool?. ***Plant Science***, v. 251, p. 54-64, 2016.

CHOAT, Brendan et al. Triggers of tree mortality under drought. ***Nature***, v. 558, n. 7711, p. 531-539, 2018.

CHENLEMUGE, Tselmeg et al. Extremely low fine root biomass in *Larix sibirica* forests at the southern drought limit of the boreal forest. ***Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants***, v. 208, n. 8-9, p. 488-496, 2013.

CLIFFORD, Sean C. et al. The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). ***Journal of Experimental Botany***, v. 49, n. 323, p. 967-977, 1998.

DAI, Aiguo. Drought under global warming: a review. ***Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change***, v. 2, n. 1, p. 45-65, 2011.

DE SOTO, Lucía et al. Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. ***Nature communications***, v. 11, n. 1, p. 1-9, 2020.

EVELAND, Andrea L.; JACKSON, David P. Sugars, signalling, and plant development. ***Journal of Experimental Botany***, v. 63, n. 9, p. 3367-3377, 2012.

FELIX, Francival Cardoso et al. Selection of *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & RW Jobson mother trees for seeds production. ***Revista Brasileira de Ciências Agrárias***, v. 16, n. 2, p. 1-10, 2021.

GARCIA-FORNER, N. et al. Isohydric species are not necessarily more carbon limited than anisohydric species during drought. ***Tree physiology***, v. 37, n. 4, p. 441-455, 2017.

GROSSIORD, Charlotte et al. Tree water dynamics in a drying and warming world. ***Plant, cell & environment***, v. 40, n. 9, p. 1861-1873, 2017.

GROSSIORD, Charlotte et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit. ***New Phytologist***, v. 226, n. 6, p. 1550-1566, 2020.

GUO, Dali et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. **New Phytologist**, v. 180, n. 3, p. 673-683, 2008.

HARTMANN, Henrik et al. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. **Environmental and Experimental Botany**, v. 152, p. 7-18, 2018.

HAGEDORN, Frank et al. Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. **Nature plants**, v. 2, n. 8, p. 1-5, 2016.

HERTEL, Dietrich et al. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient—is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees?. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1183-1200, 2013.

HARTMANN, Henrik; TRUMBORE, Susan. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 386-403, 2016.

KANNENBERG, Steven A.; SCHWALM, Christopher R.; ANDEREGG, William RL. Ghosts of the past: how drought legacy effects shape forest functioning and carbon cycling. **Ecology letters**, v. 23, n. 5, p. 891-901, 2020.

KEEL, Sonja G.; SIEGWOLF, Rolf TW; KÖRNER, Christian. Canopy CO<sub>2</sub> enrichment permits tracing the fate of recently assimilated carbon in a mature deciduous forest. **New Phytologist**, v. 172, n. 2, p. 319-329, 2006.

KOZLOWSKI, T. T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The botanical review**, v. 58, n. 2, p. 107-222, 1992.

LAWSON, Tracy; VIALET-CHABRAND, Silvère. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. **New Phytologist**, v. 221, n. 1, p. 93-98, 2019.

LI, Ximeng et al. Antecedent Drought Condition Affects Responses of Plant Physiology and Growth to Drought and Post-drought Recovery. **Frontiers in Forests and Global Change**, p. 133, 2021.

LIN, Yan-Shih et al. Optimal stomatal behaviour around the world. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 5, p. 459-464, 2015.

LUO, Xiangzhong et al. Global variation in the fraction of leaf nitrogen allocated to photosynthesis. **Nature communications**, v. 12, n. 1, p. 1-10, 2021.

MARTÍNEZ-VILALTA, Jordi; GARCIA-FORNER, Núria. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 6, p. 962-976, 2017.

MICHALETZ, Sean T. et al. Plant thermoregulation: energetics, trait–environment interactions, and carbon economics. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 12, p. 714-724, 2015.

MILLARD, Peter; GRELET, Gwen-Aelle. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. **Tree physiology**, v. 30, n. 9, p. 1083-1095, 2010.

MILES, Lera et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

NEWMAN, Gregory S.; HART, Stephen C. Nutrient covariance between forest foliage and fine roots. **Forest Ecology and Management**, v. 236, n. 2-3, p. 136-141, 2006.

O'BRIEN, Michael J. et al. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 6, p. 1669-1686, 2017.

POLLE, Andrea et al. Engineering drought resistance in forest trees. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1875, 2019.

QUEIROZ, L.P. 2020. *Pityrocarpa* in **Flora do Brasil 2020**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB116640>>. Acesso em: 21 nov. 2021.

QUEIROZ, Maria Gabriela de et al. Composition of Caatinga Species Under Anthropic Disturbance and Its Correlation With Rainfall Partitioning. **Floresta e Ambiente**, v. 28, 2020.

RODRIGUEZ-DOMINGUEZ, Celia M. et al. Most stomatal closure in woody species under moderate drought can be explained by stomatal responses to leaf turgor. **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 9, p. 2014-2026, 2016.

ROMERO, Pascual; BOTÍA, Pablo. Daily and seasonal patterns of leaf water relations and gas exchange of regulated deficit-irrigated almond trees under semiarid conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, n. 2, p. 158-173, 2006.

SALA, Anna; PIPER, Frida; HOCH, Günter. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. **New Phytologist**, v. 186, n. 2, p. 274-281, 2010.

SALA, Anna; WOODRUFF, David R.; MEINZER, Frederick C. Carbon dynamics in trees: feast or famine?. **Tree physiology**, v. 32, n. 6, p. 764-775, 2012.

SANTOS, Mariana et al. Whole plant water status and non-structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody species. **Trees**, p. 1-10, 2021.

SEVANTO, Sanna et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 1, p. 153-161, 2014.

SHAO, Hong-Bo et al. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes rendus biologiques**, v. 331, n. 3, p. 215-225, 2008.

SECCHI, Francesca; ZWIENIECKI, Maciej A. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. **Plant, cell & environment**, v. 34, n. 3, p. 514-524, 2011.

SOBREIRO, Mariane B. et al. RNA-Seq reveals different responses to drought in Neotropical trees from savannas and seasonally dry forests. **BMC plant biology**, v. 21, n. 1, p. 1-17, 2021.

SPERRY, J. S. et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. **Plant, cell & environment**, v. 25, n. 2, p. 251-263, 2002.

SUNDERLAND, Terence et al. Global dry forests: a prologue. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 1-9, 2015.

TABARELLI, Marcelo et al. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. **Ciência e Cultura**, v. 70, n. 4, p. 25-29, 2018.

TERRA, V.; MORIM, M.P. 2020. *Senegalia* in **Flora do Brasil 2020**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB100998>>. Acesso em: 21 nov. 2021

TOMASELLA, Martina et al. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. **International journal of molecular sciences**, v. 21, n. 1, p. 144, 2020.

VANDERLEI, Renato Soares et al. Extensive clonal propagation and resprouting drive the regeneration of a Brazilian dry forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 37, n. 1, p. 35-42, 2021.

- VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- REICH, Peter B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.
- RENNENBERG, Heinz; DANNENMANN, Michael. Nitrogen nutrition of trees in temperate forests—the significance of nitrogen availability in the pedosphere and atmosphere. **Forests**, v. 6, n. 8, p. 2820-2835, 2015.
- VERSLUES, Paul E. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **The Plant Journal**, v. 45, n. 4, p. 523-539, 2006.
- YANG, Xian et al. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. **Scientific reports**, v. 4, n. 1, p. 1-7, 2014.
- WILL, Rodney E. et al. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest–grassland ecotone. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 366-374, 2013.
- WRIGHT, Ian J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.
- WRIGHT, Cynthia L. et al. Plant functional types broadly describe water use strategies in the Caatinga, a seasonally dry tropical forest in northeast Brazil. **Ecology and evolution**, v. 11, n. 17, p. 11808-11825, 2021.
- WOLFE, Brett T.; SPERRY, John S.; KURSAR, Thomas A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. **New Phytologist**, v. 212, n. 4, p. 1007-1018, 2016.