



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

JECILÃINE EFIGÊNIA DA SILVA

**COMO O CRESCIMENTO E A SOBREVIVÊNCIA DAS PLÂNTULAS DE
LENHOSAS DE ÁREAS ECOTONAIS SERÃO IMPACTADOS PELA REDUÇÃO
DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA PREVISTA NOS MODELOS CLIMÁTICOS
PARA A CAATINGA?**

Recife, PE

2024

JECILÃINE EFIGÊNIA DA SILVA

**COMO O CRESCIMENTO E A SOBREVIVÊNCIA DAS PLÂNTULAS DE
LENHOSAS DE ÁREAS ECOTONAIS SERÃO IMPACTADOS PELA REDUÇÃO
DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA PREVISTA NOS MODELOS CLIMÁTICOS
PARA A CAATINGA?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e conservação

Orientador (a): Dra. Elcida de Lima Araújo

Coorientador (a): Dr. Marciel Teixeira de Oliveira

Recife, PE

2024

Catálogo na Fonte:
Bibliotecária Natália Nascimento, CRB4/1743

Silva, Jecilaine Efigênia da.

Como o crescimento e a sobrevivência das plântulas de lenhosas de áreas ecotonais serão impactados pela redução da disponibilidade de água prevista nos modelos climáticos para a caatinga? / Recife. – 2024.

104f. : il., fig. tab.

Orientadora: Elcida de Lima Araújo.

Coorientador: Marciel Teixeira de Oliveira.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia animal, 2024.

1. Caatinga - mata atlântica. 2. Mudanças climáticas - caatinga. 3. Caatinga - mata atlântica - respostas adaptativas. I. Araújo, Elcida de Lima. (Orient.). II. Oliveira, Marciel Teixeira de. (Coorient.). III. Título.

JECILÃINE EFIGÊNIA DA SILVA

**COMO O CRESCIMENTO E A SOBREVIVÊNCIA DAS PLÂNTULAS DE
LENHOSAS DE ÁREAS ECOTONAIIS SERÃO IMPACTADOS PELA REDUÇÃO
DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA PREVISTA NOS MODELOS CLIMÁTICOS
PARA A CAATINGA?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Dissertação defendida e aprovada em: 25/04/2024

BANCA EXAMINADORA

Dra. Elcida de Lima Araújo (Orientadora) - Presidente
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Dra. Flávia de Barros Prado Moura (Examinador externo)
Universidade Federal de Alagoas (UFAL)

Dr. Mauro Guida dos Santos (Examinador interno)
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Recife
2024

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a nosso Senhor porque sem Ele eu nada poderia fazer e porque é DELE todo mérito de qualquer pequena conquista que eu, miserável, possa conquistar em meu breve instante de vida. A providência Divina se revelou bastante para mim durante todo esse tempo, desde as pessoas que Ele pôs em meu caminho para me ajudar e até mesmo a paciência e confiança de que tudo iria dar certo apesar das adversidades, que não foram poucas.

Meus agradecimentos a Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e ao programa de pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) pela oportunidade de cursar o mestrado, aprender e aprimorar conhecimentos.

Agradeço a minha orientadora, professora Dra. Elcida de Lima Araújo por todo apoio, preocupação, disponibilidade, pontuações, puxões de orelha e acima de tudo, por toda troca de conhecimento e vivência. Não me esquecerei nunca da senhora. Obrigada por tudo, que Deus lhe abençoe grandemente.

Agradeço a coorientação e correções do professor Dr. Marciel Teixeira.

Agradeço a Universidade Federal de Alagoas (UFAL, Campus Arapiraca) por me acolher e dar suporte e estrutura a minha pesquisa.

Agradeço ao professor Dr. José Vieira Silva, por ter me acolhido na UFAL e com muita bondade ter me cedido seu espaço, equipamentos, orientação, amizade e paciência. Deus é providente e o senhor foi uma das tantas vezes que a providência Divina quis-se revelar a mim. Minha gratidão por tudo que fizestes por mim. Espero um dia, poder retribuir por todo seu apoio a mim e minha pesquisa.

Agradeço ao professor Paulo Torres (UFAL), por mediar a análise físico-química do solo utilizado neste experimento.

Agradeço a FACEPE, pela concessão da bolsa de mestrado. Agradeço a CAPES e PROEX, pelos auxílios concedidos para financiamento de despesas em campo e laboratório.

Agradeço ao setor ambiental da Mineração Vale Verde (MVV) pelo apoio concedido.

Ao herbário (UFAL- campus I) na pessoa do professor Dr. Henrique Costa Hermenegildo da Silva e Dimitri Vilhena Barroso, pelo apoio na identificação botânica da espécie utilizada no estudo.

Gratidão aos meus pais e minha irmã, por serem minha base e pelo apoio que sempre me deram e por acreditarem que este dia chegaria. Amo muito vocês e sou grata a nosso Senhor pela vida de vocês.

Agradeço a Rafael Dionizio, por todo apoio, afeto e companheirismo durante todo este tempo, saiba que você foi essencial nesta etapa de minha vida. Deus te abençoe sempre e conserve seu coração ao céu. Se cuide, Rafa.

Gratidão ao sr. Zé Dionizio e a dona Sirlene, por me permitirem a coleta de 2.500 kg solo em sua propriedade e por todo carinho e amizade. Tenho muito carinho por vocês.

Menciono com gratidão, alguns amigos que de forma direta ou indireta contribuíram ao longo dessa caminhada: Pedro, Roberto, Rodrigo, Maria Renata, Renata Rikelly, Gleyse, Luiza, Carol, Diana e as meninas da turma que sempre me ajudavam, aos alunos da turma de agronomia-2021.2/UFAL pela ajuda no transporte dos vasos com solo do galpão do CRAD até a casa de vegetação. Aos amigos do ônibus: Polly, Aline, Ana Carla, Gaby, Darlan e Tiago, por toda ajuda e troca diária. Agradeço também a Laiane e Marissa, minhas queridas amigas, por sempre vibrarem juntas comigo em cada pequena conquista. Gratidão a todos vocês que de alguma forma me ouviram e me ajudaram chegar até aqui.

Meus sinceros agradecimentos a Sivaldo, técnico da UFAL por toda paciência e auxílio, durante toda pesquisa; agradeço as meninas do laboratório de anatomia vegetal, Luana Barbosa e Thalita Nayanna, por todo apoio prestado relativo ao estudo anatômico.

Agradeço imensamente aos estagiários do Laboratório de Fisiologia Vegetal da UFAL: Lucas Bomfim, Luana Kamila e Maria dos Anjos pela ajuda no transplante das plantas, pelo monitoramento do crescimento e sobrevivência das plantas e mensuração da produção de clorofila. Muito obrigada por toda ajuda e dedicação. Desejo que cresçam muito e que tenham muito sucesso e felicidades na vida de vocês. Muito obrigada por tudo.

Agradeço a pós-doc mais dedicada que conheço, Dayane Ribeiro, por me ensinar, auxiliar e orientar nas coletas de trocas gasosas e análises bioquímicas e por toda amizade e partilha que tivemos neste tempo. Muito obrigada por tudo, Day.

Agradeço o meu antigo professor e orientador Dr. Rubens Pessoa de Barros e ao seu grupo de pesquisa (GEMBIO- UNEAL), pela confiança e empréstimo do clorofilOg para realização das análises não destrutivas do teor de clorofila. Deus os abençoe e os conservem sempre bondosos.

Agradeço a todos os professores do PPGBV a qual tive a oportunidade de pagar disciplinas. Por todo conhecimento aplicado e repassado.

Por fim, agradeço aos membros da banca avaliadora, pela disponibilidade, pelas correções e por enriquecerem minha pesquisa e meus resultados com o olhar cientista singular de cada um.

Citar todas as pessoas que passaram por mim durante esse tempo é uma tarefa difícil, pois, não caberia tanta gratidão em um papel. Sei quem são e os guardo em meu coração com muito afeto. Muito obrigada a todos.

É justo que muito custo, aquilo que muito vale.
(Santa Teresa de Ávila)

RESUMO

Mudanças climáticas poderão impulsionar avanços ou recuos de formações vegetacionais na região tropical, podendo ser elas úmida ou seca. Tal fato implica que as condições climáticas de uma determinada formação vegetacional podem avançar para áreas ocupadas por outro tipo vegetação, fazendo com que as plantas passem experimentar condições diferentes das que estavam acostumadas. Entre os fatores que pode influenciar o estabelecimento das plantas de um ambiente com clima úmido em áreas que passem a ter condição de clima seco, têm-se a diversidade de estratégias adotadas pelas plantas que possam lhes conferir maior capacidade de sobrevivência. Neste estudo, consideramos que plantas de florestas úmidas, do tipo mata atlântica, que mantenham contato com formações secas, do tipo caatinga, formando áreas ecotonais terão de desenvolver estratégias para sobreviver em condições de clima mais seco, com menores totais anuais de precipitação, caso haja o avanço das características do clima da caatinga. Com base num histórico de precipitação e distribuição diária das chuvas de uma sequência temporal de 60 anos, evidenciamos a ocorrência de anos extremos por serem muitos chuvosos (>833mm) ou muito secos (<433mm) e de anos medianos (>433mm e <833mm). Adotamos esses anos como tratamentos e fizemos rega, simulando o comportamento diária das chuvas para medir os impactos dos totais de chuvas e de sua forma de distribuição, nas respostas adaptativas das plantas. Assim, elaboramos dois estudos para avaliar o efeito simulado de um possível avanço do clima da caatinga sobre o crescimento e sobrevivência de plantas da mata atlântica, utilizando *Schinus terebinthifolius* como uma espécie modelo por ser uma espécie altamente plástica que já consegue sobreviver inclusive nas áreas de transição entre florestas úmidas e secas. Além disso, trata-se de uma espécie importante nos sistemas socioecológicos, sobretudo pelo valor medicinal. O primeiro artigo evidenciou como o crescimento, as características morfoanatômicas e a sobrevivência das plantas poderão ser afetados pela distribuição das chuvas da caatinga. O segundo avaliou as respostas fisiológicas e bioquímicas das plantas aos tratamentos de precipitações simuladas. No geral, os artigos mostraram que as taxas de crescimento em altura, diâmetro e produção de folhas foram maiores nos anos mais chuvosos. Precipitação não teve poder de explicação sobre a: biomassa de raiz dos anos chuvosos e secos, sobrevivência dos anos chuvosos e razão raiz-caule dos anos seco. No tratamento dos anos medianos, precipitação teve poder explicativo sobre todas as variáveis mensuradas. O poder de explicação de precipitação sobre as variáveis fisiológicas variou entre os tratamentos de simulação de chuvas, com tendência de aumento no tratamento dos anos mais secos para assimilação de CO₂ e condutância estomática. Os achados mostraram que plantas *S. terebinthifolius*, da floresta úmida, poderão sobreviver com o avanço das condições do clima da caatinga, mas com respostas diferenciadas e baixíssima taxa de sobrevivência em eventos extremos de anos secos. As principais respostas adaptativas das plantas serão redução de área foliar, redução de biomassa seca e aumento na frequência de vasos de xilema de menor tamanho. A termorregulação foliar poderá ser um importante mecanismo que possibilite a sobrevivência das plantas, mas em eventos extremos (secos ou chuvosos), precipitação pode não ter poder preditivo sobre o comportamento da temperatura foliar.

Palavras-chave: Caatinga, Mata atlântica, Mudanças climáticas, Respostas adaptativas.

ABSTRACT

Climate change may drive advances or retreats of vegetation formations in the tropical region, which can be wet or dry. This fact implies that the climatic conditions of a given vegetation formation can advance to areas occupied by another type of vegetation, causing the plants to experience different conditions from those they were used to. Among the factors that can influence the establishment of plants in an environment with a humid climate in areas that start to have a dry climate condition, there is the diversity of strategies adopted by plants that can give them greater survival capacity. In this study, we consider that plants from humid forests, of the atlantic forest type, that maintain contact with dry formations, of the caatinga type, forming ecotonal areas will have to develop strategies to survive in conditions of drier climate, with lower annual precipitation totals, if there is an advance in the characteristics of the caatinga climate. Based on a history of precipitation and daily distribution of rainfall over a time sequence of 60 years, we show the occurrence of extreme years because they are very rainy (>833mm) or very dry (<433mm) and average years (>433mm and <833mm). We adopted these years as treatments and irrigated them, simulating the daily behavior of rainfall to measure the impacts of rainfall totals and their form of distribution on the adaptive responses of plants. Thus, we developed two studies to evaluate the simulated effect of a possible advance of the caatinga climate on the growth and survival of plants of the atlantic forest, using *Schinus terebinthifolius* as a model species, because it is a highly plastic species that can already survive even in the transition areas between humid and dry forests. In addition, it is an important species in socio-ecological systems, especially for its medicinal value. The first article showed how the growth, morphoanatomical characteristics and survival of plants may be affected by the distribution of rainfall in the caatinga. The second evaluated the physiological and biochemical responses of plants to simulated precipitation treatments. Overall, the papers showed that growth rates in height, diameter, and leaf production were higher in the wetter years. Precipitation had no explanatory power on: Root biomass of rainy and dry years, survival of rainy years and root-stem ratio of dry years. In the treatment of median years, precipitation had explanatory power over all measured variables. The explanatory power of precipitation on the physiological variables varied among the rainfall simulation treatments, with a tendency to increase in the treatment of the driest years for the assimilation of rainfall CO₂ and stomatal conductance. The findings showed that *S. terebinthifolius* plants, from the humid forest, can survive with the advance of the climate conditions of the caatinga, but with differentiated responses and a very low survival rate in extreme events of dry years. The main adaptive responses of plants will be reduction of leaf area, reduction of dry biomass and increase in the frequency of smaller xylem pots. Leaf thermoregulation may be an important mechanism that enables plant survival, but in extreme events (dry or rainy), precipitation may not have predictive power on the behavior of leaf temperature.

Keywords: Caatinga, Atlantic forest, Climate change, Adaptive responses

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1	Alterações nas condições abióticas afetam direta e indiretamente a probabilidade de sobrevivência de uma espécie.	20
Figura 2	Conceito geral da sequência de fases e respostas induzidas em plantas por estresse abiótico.	23
Figura 3	Área de estudo das populações de <i>Schinus terebinthifolius</i> ; o azul representa a Caatinga; o vermelho representa o ecótono; e o verde representa a Mata Atlântica.	28

ARTIGO 1. Implicações da simulação da distribuição de chuvas históricas da caatinga no crescimento e na sobrevivência de plântulas de *Schinus terebinthifolius*

Figura 1	Total mensal das chuvas simuladas no conjunto dos anos secos, medianos e chuvosos da caatinga, com base na série histórica de 60 anos (1956-2016) disponibilizada pela Estação Experimental do IPA de Caruaru-PE. Valores depois dos meses correspondem ao quantitativo médio mensal de água simulado no tratamento de anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente. Linha pontilhada separa os meses das estações chuvosa e seca.	44
Figura 2	Crescimento médio absoluto (altura e diâmetro), produção média de folhas e razão raiz-caule (R/C) de plantas lenhosas de <i>Schinus terebinthifolius</i> submetidas a tratamentos de simulação de chuvas históricas de florestas sazonais secas (caatinga). Linha pontilhada separa os meses das estações chuvosa e seca. Letras diferentes para um mesmo mês entre os tratamentos de simulação de chuva, indica diferença significativa pelo teste do <i>Qui-quadrado</i> , a 5%.	50
Figura 3	Biomassa seca e teor relativo de água a raiz, caule e folha de <i>Schinus terebinthifolius</i> no meado e final das estações chuvosa (maio e agosto) e seca (novembro e dezembro) de cada tratamento de simulação de chuvas. Letras minúsculas diferentes entre os meses de um mesmo ano de simulação de chuva e letras maiúsculas diferentes entre os anos de simulação de chuva de um mesmo mês indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) pelo teste do <i>Qui-quadrado</i> .	53
Figura 4	Regressão linear entre precipitação acumulada dos anos chuvosos, medianos e secos e as variáveis área foliar e longevidade foliar. Letras diferentes entre tratamentos indicam diferença na variação da área pelo teste Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade.	54
Figura 5	Vista dos estômatos e tricomas na superfície adaxial (A) e abaxial (B) e vasos do xilema de <i>Schinus terebinthifolius</i> aos 3 meses de simulação da estação chuvosa nos tratamentos de anos chuvosos (C), medianos (D) e secos (E) e distribuição do número de vasos por classe de diâmetro (F). Letras diferentes numa mesma classe de diâmetro indica diferença no tamanho dos vasos entre os anos	56

- pele teste *Qui-quadrado*, a 5% de probabilidade (ns = diferença não significativa; es = estrias; tr = tricomas; es = estômatos; xi = xilema; fl = floema; cn = canal secretor; rm = região medular).
- Figura 6 Curvas de sobrevivência das estações chuvosa (março a agosto) e seca (setembro a fevereiro) dos anos chuvosos, medianos e secos. Letras minúsculas diferentes entre curvas indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) pelo Log-Rank Test. Linhas pontilhadas indicam a tendência linear da regressão de cada curva. R^2 = Coeficiente de determinação da variável preditora (precipitação). 57

ARTIGO 2. Examinando as respostas adaptativas de plantas jovens da floresta úmida um possível avanço do clima de florestas sazonalmente secas

- Figura 1 Total mensal das chuvas simuladas no conjunto dos anos secos, medianos e chuvosos da caatinga, com base na série histórica de 60 anos (1956-2016) disponibilizada pela Estação Experimental do IPA de Caruaru-PE. Valores depois dos meses correspondem ao quantitativo médio mensal de água simulado no tratamento de anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente. Linha pontilhada separa os meses das estações chuvosa e seca. 75
- Figura 2 Comportamento mensal da assimilação de CO_2 (A), condutância (g_s), concentração interna de carbono (C_i), transpiração (E), eficiência instantânea de uso da água (EUA), eficiência intrínseca de uso da água (EUA_i), eficiência de carboxilação (EC) e temperatura foliar (T) das plantas de *Schinus terebinthifolius* nos tratamentos de simulação de anos chuvosos (cor preta), medianos (cor azul) e secos (cor rosa). Meses de maio a agosto correspondem aos meses da estação chuvosa. Meses de setembro a fevereiro correspondem aos meses da estação seca. Letras diferentes para um mesmo mês entre os anos de simulação de chuvas indica diferença significativa pelo teste do *Qui-quadrado* a 5% de probabilidade. 82

LISTA DE TABELAS

Quadro 1	Remanescentes Florestais da Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil	28
----------	---	----

ARTIGO 1. Implicações da simulação da distribuição de chuvas históricas da caatinga no crescimento e na sobrevivência de plântulas de *Schinus terebinthifolius*.

Tabela 1	Regressão linear entre precipitação (variável preditora) e parâmetros do crescimento vegetativo da planta (variáveis respostas). R^2 = coeficiente de explicação; p = probabilidade de significância da regressão; F = valor do teste de regressão.	51
Tabela 2	Área foliar, estômatos, tricomas e vasos de xilema das plantas de <i>Schinus terebinthifolius</i> submetidas a simulação dos tratamentos de anos chuvosos, medianos e secos. Letras diferentes numa mesma linha indica diferença significativa pelo teste Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade.	55

ARTIGO 2. Examinando as respostas adaptativas de plantas jovens da floresta úmida a um possível avanço do clima de florestas sazonalmente secas

Tabela 1	Regressão linear entre precipitação (variável preditora) e as variáveis fisiológicas (variáveis respostas). R^2 = coeficiente de determinação; p = probabilidade de significância da regressão; F = valor do teste de regressão.	83
Tabela 2	Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis fisiológicas e entre precipitação e as variáveis fisiológicas nos anos chuvosos, medianos e seco, a 5% de probabilidade (ns = correlação não significativa; P = precipitação; A = fotossíntese; g_s = condutância estomática; C_i = concentração interna de carbono; E = transpiração; EUA = Eficiência instantânea de uso da água; EUA_i = Eficiência intrínseca do uso da água; EC = Eficiência de carboxilação).	84
Tabela 3	Conteúdo médio de clorofilas a e b , extravasamentos de eletrólitos, proteínas solúveis totais, catalase e superóxido dismutase (SOD) das plantas de <i>Schinus terebinthifolius</i> submetidas a simulação à tratamentos de simulação de anos chuvosos, medianos e secos. Letras diferentes numa mesma linha indica diferença significativa pelo teste Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade.	85

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	16
2.1	Mudanças climáticas global e consequências	16
2.2	Déficit hídrico e ajustes funcionais em plantas de florestas secas e úmidas	21
2.3	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi e sua ocorrência na mata atlântica e Caatinga	25
3	ARTIGO 1 – Implicações da simulação da distribuição de chuvas históricas da caatinga no crescimento e na sobrevivência de plântulas de <i>Schinus terebinthifolius</i>	39
4	ARTIGO 2 – Examinando as respostas adaptativas de plantas jovens da floresta úmida a um possível avanço do clima de florestas sazonalmente secas	71
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	99
	REFERÊNCIAS	29
	ANEXO 1 Preparos de soluções, reagentes, curva padrão de albina sérica bovina	101

1 INTRODUÇÃO

Dentro do cenário atual de mudanças climáticas, as projeções apontam aquecimento em todo o Brasil para o século XXI (Marengo, 2009). Assim, muitas investigações sobre as características funcionais de populações e comunidades têm sido realizadas, buscando compreender as respostas adaptativas das plantas em termo de ajustes morfológicos, bioquímicos, fisiológicos, estruturais e fenológicos às alterações climáticas e microclimáticas, as quais influenciam a capacidade do indivíduo de colonizar, prosperar e persistir em um determinado habitat (DÍAZ et al., 2013; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2013; NOCK et al., 2016).

As projeções de mudanças do clima não é algo novo, pois sabe-se que as florestas passaram por variações na sua biota causadas por dinâmicas de mudanças climáticas e paleoecológicas durante o Pleistoceno (WERNECK et al., 2011, Silveira et al., 2019). As flutuações climáticas passadas levaram a determinados tipos de florestas, como a de Caatinga, por exemplo, a se contrair ou a se expandir para áreas do entorno com a vegetação úmida, como a da Mata Atlântica e da Amazônia, conforme indicam análises de modelos paleoecológicos (WERNECK et al., 2011, SILVEIRA et al., 2019). Diversos estudos com modelagem climática relatam que há uma grande possibilidade de ocorrer nas próximas décadas, uma substituição abrupta e irreversível das áreas de floresta tropical úmida por formações vegetais abertas, mais secas e com menor biomassa, resultando em grande perda de biodiversidade (NOBRE et al., 2007; MARENGO et al., 2009; WERNECK et al. 2011; ALLEN et al. 2017).

Segundo Tabarelli et al. (2004), existem áreas de floresta Atlântica Nordeste isoladas na forma de ilhas no meio da vegetação da caatinga, que são denominadas de brejos de altitude, ocorrendo áreas de transição entre a mata atlântica e a caatinga. Numa escala maior, algumas das áreas de transição são denominadas de agreste (RODAL et al., 2008; IBGE, 2012; CORDEIRO et al., 2017), representando uma faixa de transição climática dentro da região semiárida, separando as áreas de florestas úmidas das áreas de florestas mais secas. Assim, a região de agreste que tem vegetação de caatinga, separa as áreas com predomínio de florestas úmidas das áreas bem mais secas, como as caatingas do sertão (RODAL et al., 2008). A disponibilidade de água advinda dos totais pluviométricos tende a ser mais elevada

na região do agreste que na região do sertão, implicando em variações na fisionomia da vegetação da caatinga.

As projeções das mudanças climáticas para o ambiente semiárido indicam que as plantas do ambiente das caatingas enfrentarão um aumento no nível de aridez do clima, com redução de até 30% das chuvas, sendo possível ocorrer ainda maior heterogeneidade interanual no total das chuvas e na sua distribuição entre os meses do ano (DAÍ 2013, SANTOS et al., 2014). Alguns estudos têm sido desenvolvidos para evidenciar as respostas adaptativas das plantas a um cenário de menor disponibilidade de água (ANJUM et al. 2011; OSAKABE et al. 2014; JONGEN et al. 2015; BEECKMAN, 2016; ZANG et al. 2016; SIMIONE et al. 2017; KUROMORI et al. 2018; AGUIAR et al. 2020; PALHARES-NETO et al. 2020; MUHAMMAD et al. 2021; RAZA, 2021), mas pouco estudos tem buscado avaliar como será o comportamento das plantas de áreas ecotonais, se estas passarem a ter de crescer nas condições de baixa disponibilidade de água que é registrada para a vegetação da caatinga.

Na região nordeste do Brasil, a vegetação da Mata atlântica que, já é considerada bastante vulnerável às mudanças climáticas (BELLARD et al., 2014), pode ocorrer em faixas de transição para a vegetação da caatinga. Estima-se que a floresta atlântica poderá perder cerca de 60% de sua área atual se a temperatura média do planeta subir de 3 °C a 4 °C até o fim deste século (MARENGO et al., 2007), sendo possível ocorrer um aumento linear das relações florísticas entre florestas próximas nas próximas décadas (CORDEIRO et al., 2023), especialmente nas faixas ecotonais, como as que ocorrem entre a mata atlântica e caatinga. Isto sugere que as plantas da mata atlântica de áreas ecotonais também poderão ficar sujeitas as características do comportamento das chuvas das áreas de caatinga de seu entorno e enfrentar um estresse hídrico mais intenso pós seu recrutamento do banco do solo.

Plantas das florestas secas respondem ao estresse da baixa disponibilidade temporal de água adotando estratégias positivas e eficientes para economia de água (TARDIEU et al., 2011; OSAKABE et al., 2014; JONGEN et al., 2015), algumas delas envolvendo mudanças nas características morfo-anatômicas, como presença de tricomas, redução da área foliar, fechamento dos estômatos, presença de espinhos no caule, perda de folhas durante a estação seca, aumento no sistema radicular, etc. Mas, se as plantas das florestas úmidas enfrentarem o regime de distribuição de chuvas das florestas secas, adotarão o mesmo tipo de resposta para economia da água? O desconhecimento desta resposta é preocupante, pois muitas das espécies

da floresta atlântica são importantes para a vida das populações humanas por serem fontes de medicamentos, alimentos, etc., além de apresentarem funções-chaves para a manutenção das características do ecossistema.

Assim, admitindo que possa ocorrer um avanço das características do clima da caatinga sobre a vegetação atlântica que ocorre em seu entorno e admitindo que a redução na disponibilidade de água induz alterações no crescimento vegetativo das plantas, esperamos encontrar uma relação positiva entre disponibilidade de água com o aumento de tamanho e com a sobrevivência das plântulas de faixas ecotonais. Baseado nesta hipótese, o objetivo deste estudo foi evidenciar diferenças nas taxas de crescimento, alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas que poderão ocorrer em plântulas de mata atlântica submetidas a simulações das condições do clima da caatinga e identificar as respostas que mantenham maior relação com a sobrevivência das plantas.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Mudanças climáticas global e consequências, com destaque para mata atlântica e caatinga

A mudança climática em curso é caracterizada pelo aumento de temperatura e mudanças nos padrões de precipitação. O aumento da temperatura decorrente do aquecimento global tem provocado graves mudanças climáticas, principalmente em relação à distribuição das chuvas tanto em regiões de clima úmido e quanto em regiões secas (ASSAD e PELLEGRINO, 2007). A frequência, intensidade e duração de eventos climáticos extremos, como secas, enchentes e tempestades, aumentou nas últimas décadas, e a continuação dessa tendência é prevista nos Modelos Climáticos globais (MCGs) (CAVIN et al., 2013; IPCC, 2023). Com base no quarto ciclo de avaliação do Painel Intergovernamental sobre mudanças climáticas (AR4 do IPCC), Marengo (2009) fez projeções climáticas, as quais apontam aquecimento em todo o Brasil.

Contudo, no tocante a precipitação, os MCGs têm apontado possibilidade ora de aumento ora de diminuição para a Região Nordeste do Brasil (NEB), mas em média os modelos indicam maior probabilidade de redução de chuvas. As projeções até o ano 2100 indicam que a Caatinga será bastante afetada por mudanças nos regimes de chuva, podendo ocorrer aumento dos eventos de seca, redução das chuvas, aumento das temperaturas, déficits hídricos, e períodos mais longos de seca na região

(ALLEN et al., 2017). Para auxiliar os estudos sobre mudanças climáticas, foram criados diferentes cenários climáticos, os quais têm por objetivo representar o clima futuro, descrevendo como este se modificará em decorrência de uma determinada alteração da composição da atmosfera, resultante das atividades antrópicas (CAMILLION e BIGEGAIN, 2005; WERNECK et al., 2011).

Embora existam esforços na ciência para evidenciar as respostas da biota às mudanças do clima, ainda conhecemos pouco para indicar medidas preventivas, voltadas a conservação da diversidade biológica nos diferentes habitats. Entre os tipos de vegetação, os efeitos da redução de precipitação sugerem que a vegetação da caatinga possa ser bastante afetada por ser naturalmente uma vegetação que já tem escassez de disponibilidade de água. Isso significa dizer que as áreas mais degradadas da Caatinga que possuem menor resiliência às mudanças climáticas, estarão mais vulneráveis às adversidades do clima. O socioecossistema da caatinga por completo, em maior ou em menor intensidade enfrentará riscos, devido às mudanças climáticas. Portanto, quantificar, descrever e entender os efeitos das mudanças do clima sobre a biota são a chave para a geração de políticas que permitam gerar adaptação e enfrentamento às adversidades provenientes da mudança climática (ALBUQUERQUE e MELO, 2018).

A vegetação da Mata Atlântica, embora predomine na faixa litorânea, também ocorre próxima a vegetação da caatinga. A mata atlântica apresenta uma enorme riqueza e endemismo de espécies, sendo considerado um hotspot de biodiversidade, e também é apontada como bastante vulnerável as mudanças climáticas, pois, além da fragmentação causada pelo desmatamento, as mudanças climáticas em curso e previstas constituem um segundo fator de ameaça à sua biodiversidade (BELLARD et al., 2014), uma vez que ela ocupa ampla extensão latitudinal e atitudinal, o que resulta em grandes variações climáticas ao longo do tempo (RIBEIRO et al., 2009). No Brasil, a mata atlântica ocorre em 17 estados, sendo considerada o segundo maior tipo de vegetação tropical do continente americano (TABARELLI et al., 2005), constituída por fisionomias do tipo de Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional e ecossistemas associados (manguezais, campos de altitude e restingas). Para a América do Sul, a elevação nas temperaturas e um aumento no período das estações secas poderão aumentar a frequência de estiagens sazonais provocadas pelo fenômeno El Niño, contribuindo para incêndios cada vez mais frequentes e intensos, predominantemente em formações florestais (MARENCO et al., 2009).

Estudos anteriores mostraram que as mudanças climáticas associadas à perda de cobertura florestal podem reduzir as áreas de ocorrência de diversas espécies endêmicas da Mata Atlântica, aumentando a probabilidade de extinção dessas espécies (LOISELLE et al., 2010; GOUVEIA et al., 2016). Todavia, os estudos recentes têm sugerido que haverá ganho de habitat em muitas regiões nas próximas décadas, caracterizando o processo da transição florestal" (RUDEL et al., 2005; LIRA et al., 2012; COSTA et al., 2018). Especificamente na Mata Atlântica, o processo da "transição florestal pode estar associado a uma conjunção de fatores e de acordo com Costa et al. (2018), o aumento do fluxo gênico e da probabilidade de persistência das espécies nessas novas áreas habitáveis poderá favorecer a expansão da área de ocorrência de espécies dependentes de floresta. Assim, as áreas de transição florestal podem ser consideradas áreas ecotonais, ou seja, podem ser entendidas como áreas de tensão ecológica, que permite o desenvolvimento de um conjunto misto de espécies e tipos de vegetação com estruturas semelhantes às formações próximas, além de eventualmente possuir espécies exclusivas (MENDES et al., 2010, CORDEIRO et al., 2015).

No Nordeste brasileiro, a literatura considera que as florestas estacionais decíduais (FED) ocorrem comumente em áreas de transição (ecótonos) entre a Mata Atlântica litorânea e a Caatinga interiorana em uma região popularmente denominada como "Zona do Agreste" (RODAL et al., 2008; IBGE, 2012; CORDEIRO et al., 2017). O Agreste é, portanto, uma região de transição entre a caatinga e as florestas dos tabuleiros litorâneos da Mata Atlântica, ocupando uma estreita faixa entre esses dois domínios, com uma direção geral norte-sul. Para alguns autores, o Agreste distribui-se do Rio Grande do Norte ao centro-leste da Bahia (PRADO, 2003), ocupando cerca de 13,4% da área total do domínio da caatinga (SÁ et al., 2004). Outros autores consideram que o Agreste se estende da Paraíba a Sergipe, excluindo assim as florestas decíduas da Bahia dos limites do Agreste (FERNANDES, 2006). Sua vegetação é predominantemente mesófila e ocorre em clima predominantemente semiárido, embora exista variação e alguns trechos apresentem condições pluviométricas semelhantes às da Mata Atlântica, podendo atingir até 1000 mm/ano; em outros trechos, a pluviosidade é mais baixa, semelhante ao que ocorre na caatinga (PRADO, 2003).

Os cenários climáticos da precipitação pluviométrica anual para os anos de 2025 e 2055 em alta, média e baixa sensibilidade para a região do Agreste, exibem

um aumento muito significativo dos baixos índices de precipitação pluviométrica (450 mm), tanto para os Agrestes Central e Setentrional em 2025 quanto para o meridional em 2055, o que pode representar uma perspectiva desafiadora para a região Agreste. A tendência é que o Agreste Meridional se torne mais seco em 2055, sendo percebida uma sensível diminuição das médias na porção leste das três microrregiões, expressando um cenário menos otimista em âmbito regional (MONTENEGRO e SOUZA, 2022).

Sem dúvidas, mudanças globais no clima vêm alterando a dinâmica nos ecossistemas naturais (MALHI et al., 2008) e interferindo diretamente na distribuição (GASTON, 1994), persistência e diversidade de espécies (THUILLER et al., 2008). Dentre os principais efeitos das alterações climáticas sobre a biodiversidade, o principal é a perda de habitat e, conseqüentemente a diminuição na riqueza e diversidade de espécies, e até mesmo a extinção de espécies, por não conseguirem se adaptar às mudanças (ROMME, 1991; PIMM et al., 1995). Além disso, o aumento da temperatura pode alterar a dinâmica populacional das espécies, possibilitando seu estabelecimento em novos locais (HALSCH et al., 2021).

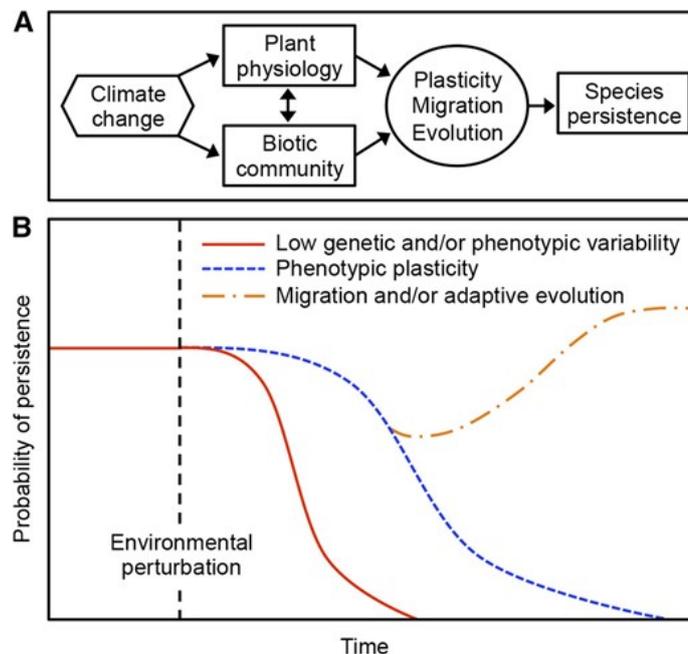
Outro aspecto importante de se considerar é que a erosão da biota mundial pela mudança ambiental, devido principalmente as atividades antrópicas, traz risco à prestação contínua de serviços ecossistêmicos, à medida que as funções e processos ecossistemas regulados pelas comunidades bióticas são alterados (ESTES et al., 2011), além do risco de perda local ou mesmo global de espécies cuja tolerância é superada (BUTCHART et al., 2010). Como exemplo, os resultados de Leal et al., (2017) mostram que algumas espécies de formigas são sensíveis ao aumento de aridez e que isso leva à vulnerabilidade de espécies e grupos funcionais raros e especializados e beneficia os mais generalistas, como o grupo dos oportunistas. Olhando por esse ponto de vista, os serviços ecológicos desempenhado pelas formigas já estão ameaçados na biota da caatinga. De acordo com Colwell et al., (2008) a previsão é de que até 80% das espécies de formigas de floresta tropicais entrem em declínio ou desapareçam devido a temperaturas mais altas.

Além disso, mudanças na temperatura podem levar ao aumento da invasão de espécies de plantas, e conseqüentemente, redução na zona de distribuição de espécies nativas (BELLARD et al., 2014). No caso das espécies nativas, as mudanças climáticas podem induzir redução no tamanho das populações de plantas, afetando também a população de polinizadores dependentes da mesma (MEMMOT et al.,

2007). Portanto, mudanças no clima são capazes de alterar a distribuição de atributos funcionais, refletindo na manutenção e funcionamento do ecossistema.

A rápida mudança climática tem impactado comunidades de plantas que se tornam expostas a condições ambientais fora dos seus limites fisiológicos e para além das condições ambientais para as quais estão adaptadas (SHAW e ETTERSON, 2012). As mudanças no clima também podem alterar as pressões seletivas sobre as plantas e, portanto, têm o potencial de influenciar os processos evolutivos.

De acordo com Becklin et al., (2016), alterações nas condições abióticas afetam direta e indiretamente a sobrevivência das espécies por meio de alterações fisiológicas (direta) ou por modificações nas interações bióticas dos organismos (indireta). Esses efeitos são mediados pela possibilidade de modificação de características fisiológicas e/ou morfológicas de cada organismo (plasticidade fenotípica), pelas taxas de movimentação das populações no espaço (migração), e pela velocidade com que as populações se modificam no tempo (evolução). Em última instância, a integração desses fenômenos vai determinar a probabilidade de persistência de uma população no tempo frente a mudanças no ambiente, conforme demonstrado na Figura 1.



Fonte: Becklin et. al., (2016).

Figura 1. Alterações nas condições abióticas afetam direta e indiretamente a probabilidade de sobrevivência de uma espécie.

Em alguns casos, as respostas evolutivas podem ocorrer tão rapidamente quanto apenas algumas gerações (LAU e LENNON, 2012), mas ainda há muito a aprender nesta área, como destacado por Franks et al., (2014).

2.2 Déficit hídrico e ajustes funcionais em plantas de florestas secas e úmidas

O termo estresse é definido como um desvio significativo das condições ótimas de sobrevivência do indivíduo, o qual geralmente exerce influência negativa nas plantas (TAIZ E ZEIGER, 2013). Entre os fatores de estresse, o hídrico pode ser por déficit ou por excesso de água (ANDRADE et al., 2020). De todos os recursos de que as plantas necessitam para crescer e funcionar, a água é o mais abundante e, ainda, frequentemente o mais limitante (TAIZ e ZEIGER, 2013). No caso do déficit hídrico, quanto mais severo, mais dificuldade as plantas terão para manter o equilíbrio entre a captação e a perda de água, sendo inevitável a redução do potencial hídrico (CIA, 2012).

Em algumas regiões, as plantas experimentam condições combinadas de estresse. Por exemplo, as plantas das regiões áridas e semiáridas estão expostas à altas temperaturas e à baixa precipitação pluviométrica e precisam desenvolver mecanismos para lidar não só com o problema da limitação hídrica no solo, mas, também com a elevada temperatura (SANTOS et al., 2014). As respostas das plantas ao estresse podem acontecer nos seus vários níveis de organização, desde o molecular, celular, ao morfológico, anatômico, fisiológico e bioquímico (RAZA, 2021). Muitas características anatômicas inclusive são classificadas como típicas de espécies tolerantes à determinados ambientes com condições estressantes (SIMIONE et al., 2017).

Ao realizar uma meta análise global de 58 estudos sobre mortalidade florestal induzida pela seca, Greenwood et al., (2017), destaca que as espécies de ambientes úmidos podem ser mais sensíveis a eventos de seca extrema, todavia, admite que há pouca diferença entre angiospermas e gimnospermas ou entre espécies perenes ou decíduas na resposta à mortalidade à seca, mas, que em todos os casos, algumas características funcionais são importantes para compreensão dos padrões de sobrevivência, destacando maior área foliar específica e menor densidade de madeira como caracteres que conferem maior vulnerabilidade a planta em condições hostis.

A literatura registra que o déficit hídrico é o estresse abiótico que mais limita o crescimento e a produção vegetal, pois além de provocar alterações na composição química, biológica e física do solo, provoca alterações no metabolismo do vegetal, como: desidratação celular, redução do potencial hídrico, redução na estabilidade de membranas, aumento da desnaturação proteica, variação no balanço iônico, distúrbio metabólico, morte celular, diminuição do turgor celular, fechamento dos estômatos, redução do processo de transpiração e fornecimento de CO₂ para a fotossíntese, podendo comprometer o estabelecimento e a sobrevivência da planta, sobretudo no estágio de plântula (OSAKABE et al., 2014; AGUIAR et al., 2020).

Lichtenthaler (2006) afirma que a resposta das plantas ao estresse ocorre em quatro fases diferentes, como observado na Figura 2: a fase inicial, é conhecida como reação de alarme, na qual a planta tem um declínio de algumas funções normais, como desempenho fotossintético. Com a manutenção do estresse, a planta entra na segunda fase de resposta, denominada fase de resistência e restituição, momento em que a planta utiliza de seus mecanismos para enfrentar ao máximo à situação e começa a se adaptar às condições estressantes, ocorrendo processos de reparação. Quando o estresse permanece depois da segunda fase, a planta entra na terceira, considerada fase final ou estágio de exaustão, quando os mecanismos de resistência não são mais capazes de responder, e como consequência pode levar a planta ao colapso. Depois desta fase, se retirado o estresse, a planta entra na quarta fase, com uma recuperação parcial ou total de suas funções fisiológicas, essa fase é denominada de regeneração, quando o estresse é suspenso e a planta pode ou não ser recuperar totalmente ou parcialmente.



Fonte: Lichtenthaler (2006)

Figura 2. Conceito geral da sequência de fases e respostas induzidas em plantas por estresse abiótico.

Normalmente, as respostas dos vegetais ao estresse por deficiência hídrica ocorrem de forma multifacetada, que incluem diversos fatores fisiológicos, bioquímicos, celulares e moleculares (RAZA, 2021). De forma geral, as plantas possuem duas estratégias de aquisição e uso de recursos: a conservativa e a aquisitiva. Em habitats com baixa disponibilidade de recursos, prevalece a estratégia conservativa. Em locais com grande disponibilidade de recursos, prevalece a estratégia aquisitiva (DONOVAN et al., 2011). O efeito do limite de um determinado recurso pode ser observado na estrutura ou na regulação das funções dos órgãos das plantas, podendo a baixa disponibilidade de água do ambiente, por exemplo, desempenhar um papel de filtro ecológico afetando a sobrevivência das plantas e impulsionar o aparecimento de características funcionais no conjunto de espécies presentes em uma dada comunidade (SILVA et al., 2017). No caso do déficit hídrico, quanto mais intenso mais dificuldade as plantas terão para manter o equilíbrio entre a captação e a perda de água, sendo inevitável a redução do potencial hídrico (CIA, 2012).

Nos últimos anos, os estudos vêm reunindo dados de características funcionais de plantas, em uma escala global e incluindo um elevado número de espécies, a fim

de realizarem observações múltiplas acerca das respostas das mesmas às variações nas condições climáticas, sendo encontrado plantas com sistema radicular alongado e com redução de crescimento aéreo como resposta às condições de baixo potencial hídrico no solo e, conseqüentemente, na planta (SILVA et al., 2017; PALHARES-NETO et al., 2020), senescência e abscisão foliar, ocasionada principalmente pela influência do ácido abscísico (ABA), sendo este um hormônio importante no ajuste das plantas para sobrevivência em períodos mais secos (KUROMORI et al., 2018). Plantas expostas ao déficit hídrico moderado geralmente apresentam pouca mudança em seu padrão de crescimento, com apenas um pequeno aumento na biomassa radicular em relação à biomassa total [fração de massa raiz (RMF)]. Em contrapartida, as plantas expostas à seca severa respondem com forte aumento da fração de massa raiz (RMF) (POORTER et al., 2012).

As plantas também podem desenvolver caracteres morfoanatômicos frente à pouca disponibilidade hídrica, como exemplo a modificação no sistema vascular para superar a escassez de água. Variações no câmbio vascular, por exemplo, permitem que as plantas sobrevivam nas mudanças de estações, sobretudo, da chuvosa para a seca cuja quantidade de água é drasticamente reduzida (CARLQUIST, 2007). A anatomia dos vasos do xilema da madeira é um forte indicativo do seu desempenho hidráulico à seca, como visto em plantas com baixa densidade de madeira (BDM) (BEECKMAN, 2016), que geralmente apresentam vasos largos com uma alta eficiência hidráulica, entretanto, com baixa segurança hidráulica, aumentando sua vulnerabilidade à seca (SCHUMANN et al., 2019), e à medida que a intensidade da seca aumenta, as condições estáveis de transferência de água nos tecidos xilema podem ser irreversivelmente interrompidas, devido à quebra da coesão da água e à embolia maciça de xilema (ANDEREGG et al., 2013).

As características e estratégias de plantas lenhosas do semiárido na manutenção do potencial hídrico, também é influenciada pela cinética da regulação estomática, a qual pode ser variável dentro de um espectro de densidades da madeira (HOFFMANN et al., 2011). Espécies BDM, tem uma condutância estomática menos sensível as variações de potencial hídrico e mantém seu potencial hídrico elevado, o que dá indicativo de serem mais isohídricas (FU et al., 2019). Ao contrário de espécies ADM que indicam ser mais anisohídricas (FU et al., 2019; HOFFMANN et al., 2011). Essa relação tem impacto direto no desempenho fisiológico da planta em condições de seca, pois a regulação da abertura estomática é um fator limitante na assimilação

do carbono atmosférico, além ser um dos fatores essenciais na dinâmica do fluxo da água (ANJUM et al., 2011; ZHANG et al., 2016; MUHAMMAD et al., 2021).

Como resposta inicial ao estresse hídrico, ocorre o fechamento estomático para evitar perda de água. Este processo altera as trocas gasosas impedindo a entrada de CO₂ e diminuindo assim a taxa fotossintética (ANJUM et al. 2011; ZHANG et al. 2016; MUHAMMAD et al., 2021). Com o fechamento estomático, a proporção de O₂ aumenta em relação a de CO₂ favorecendo a fotorrespiração, no qual a Rubisco atua mais em sua função oxidase, levando a redução de O₂ e, portanto, maior formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (APEL e HIRT, 2004; MUHAMMAD et al., 2021; KOZEKO et al., 2024), que se acumulam em condições estressantes persistentes. O acúmulo dessas moléculas leva ao estresse oxidativo e, em níveis elevados, causam efeitos celulares, como perda de funções de organelas, vazamento de eletrólitos e redução da eficiência metabólica, danos moleculares, que incluem danos em proteínas, aminoácidos e lipídios (SCHNEIDER et al., 2018), danos as membranas dos tilacóides, conseqüentemente diminuindo a eficiência fotossintética (CINTRA et al., 2020) e até mesmo levar à morte celular.

O comportamento das plantas frente ao estresse, descrito acima, sugere, que em uma escala global a baixa disponibilidade de água, o aumento da temperatura e alta radiação no ambiente, bem como outros fatores podem promover o aparecimento de ajustes funcionais para como estratégia de sobrevivência, as quais precisam ser evidenciadas para determinação de padrões de comportamento face ao efeito isolado ou associado dos fatores de estresse.

2.3 *Schinus terebinthifolius Raddi e sua ocorrência na mata atlântica e caatinga*

A vegetação da mata atlântica tem riqueza considerável de espécies, mas nem todas tem a habilidade de ocorrer em áreas de transição com florestas mais secas, como as de caatinga. Entre as espécies de mata atlântica, uma que apresenta boa plasticidade (CARVALHO, 2003), podendo se desenvolver em áreas ecotonais, ou seja, que ocorram em áreas de transição com a caatinga, que tem condições mais seca, encontra-se a *Schinus terebinthifolius Raddi* (GARRASTAZU e MATTOS, 2013; CARVALHO et al., 2015), comumente conhecida como aroeira da praia. Tal espécie por ocupar faixas de transição torna-se susceptível a uma maior variação no ciclo sazonal hidrológico (GREENWOOD et al., 2017), tornando-se um bom modelo para avaliarmos suas respostas adaptativas se ocorresse um avanço das características

do modelo de distribuição das chuvas da caatinga sobre as áreas ecotonais com vegetação da mata atlântica.

S. terebinthifolius, é uma Anacardiaceae da mata atlântica que tem copa larga e ampla distribuição na região nordeste do Brasil (ALMEIDA, 2016; GARRASTAZU e MATTOS, 2013), conhecida como aroeira, aroeira-vermelha, pimenta-rosa e cambuí e pertence ao grupo das plantas pioneiras (GILBERT e FAVORETO, 2011). Esta variação nos nomes se dá, principalmente, pelo fato de seus frutos, quando maduros, possuírem a aparência de uma pequena pimenta de coloração rosa-avermelhada (LENZI e ORTH, 2004).

É considerada uma espécie com alta plasticidade ecológica (LENZI e ORTH, 2004), podendo se apresentar como arbusto ou árvore a depender do ambiente em que ocupa. Pode alcançar entre 2 a 15 m de altura, apresenta folhas são compostas, imparipinadas com cerca de 9 a 11 folíolos de cor verde escuro, oblongos a lanceolados, com borda serreada a lisa que se dispõe de forma alterna. As primeiras folhas são trifolioladas apresentando ráquis com ala estreita entre os pares de folíolo. Apresenta pequenas e inúmeras flores branco amareladas e pequenos frutos de formato globoso, medindo aproximadamente entre 4 a 5,5 mm de diâmetro. A floração dessa espécie acontece de forma precoce, geralmente, a partir do primeiro ano (CARVALHO, 2014).

A espécie destaca-se nos sistemas socioecológicos pelos serviços prestados para as populações locais, pela sua importância: madeireira (mourões de cerca, produção de lenha e carvão, extração de celulose), forrageira (alimentação de caprinos), alimentícia (como condimento, seus frutos substituem a pimenta do reino), medicinal (doenças respiratórias, urinárias, ósseas, câncer, cancro), ecológica (flores fornecendo pólen e néctar, regeneração de áreas degradadas e reflorestamento), paisagística (arborização de espaços públicos) (CARVALHO, 2014).

Ao investigar a composição química, potencial anticancerígeno e antioxidante de duas espécies do gênero *Schinus*, Bendaoud et al., (2010), constataram maior atividade antioxidante contra câncer de mama e cancro em humanos, quando avaliaram o potencial fitoterápico do óleo essencial de *S. terebinthifolius*. Os resultados de Ulianaa et al., (2016), sugerem que as folhas de *S. terebinthifolius* contém substâncias antibacterianas a serem usadas para infecções do trato urinário e outras doenças humanas causadas por microrganismos.

Visando identificar as plantas fornecedoras de pólen e néctar para *Tetragonisca angustula* por meio de análise melissopalínológica em áreas sob influência do rompimento da Barragem de Fundão em Mariana - MG, Vieira et al. 2020 destaca *S. terebinthifolius* como uma das principais espécies fornecedoras de alimento para *Tetragonisca angustula*, sendo *Schinus* um dos gêneros nectaríferos preferidos por essa abelha, o que indica sua importância para restauração da área afetada pelo rompimento da barragem. Logo, é uma espécie de importância ecológica, tanto pelo seu pioneirismo (GILBERT e FAVORETO, 2011), como por sua floração prematura (CARVALHO, 2014) e alto potencial apícola (VIEIRA et al., 2020).

A caatinga é o tipo de vegetação predominante na região semiárida do Nordeste brasileiro (ARAÚJO et al., 2007), com índices pluviométricos que variam de 150 a 1300 mm anuais, com média de 700 mm e temperatura média em torno de 28°C, variando de 8°C a 40°C. Há predominância de vento seco, que contribui para a aridez da paisagem nos meses de seca (RODAL e SAMPAIO, 2002). Caracterizada como floresta arbórea ou arbustiva, a caatinga é composta de árvores e arbustos baixos com algumas características xerofíticas. A distribuição da vegetação é influenciada pelo gradiente climático, seguindo-se a diminuição na média pluviométrica do litoral em direção ao interior do continente, onde a vegetação perde em altura e ganha em espécies decíduas e sua fisionomia toma contornos de floresta seca (VICENTE et al., 2005). Embora o tipo de vegetação predominante da região semiárida seja a Caatinga, há a ocorrência de outros tipos vegetacionais como matas ciliares, matas estacionais, cerrados, tabuleiros e campos rupestres (BARBOSA et al., 2008). Segundo Nascimento e Rodal (2002), o domínio das caatingas é um centro de vital importância de biodiversidade do planeta, ocorrendo apenas no território brasileiro.

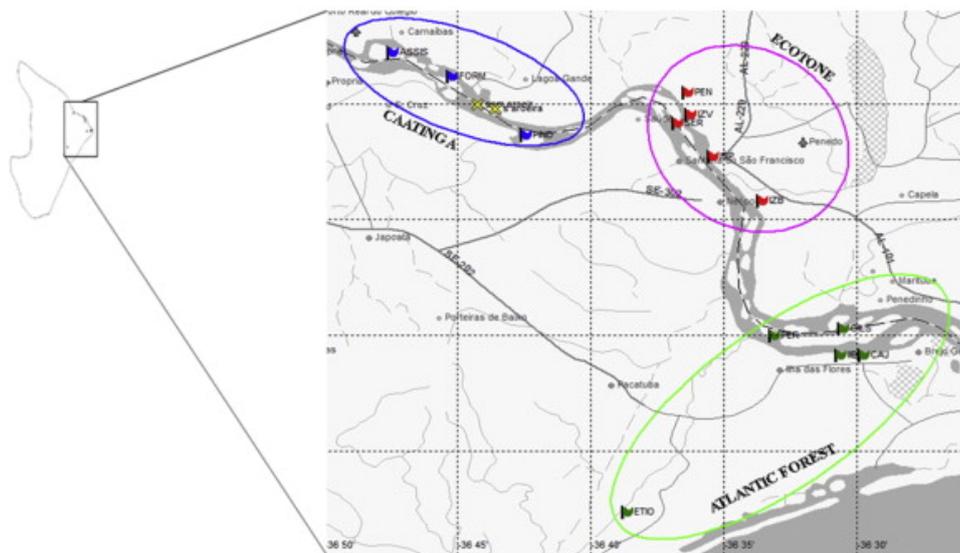
A região Nordeste contempla quatro dos cinco centros de endemismo da Mata Atlântica remanescente no Brasil. A maior parte dos remanescentes mapeados estão localizados na Bahia (46%), enquanto o restante se distribui em pequenos fragmentos ao longo dos estados de Alagoas, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe, como descrito no quadro 1.

Quadro 1. Remanescentes Florestais da Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil

UF	Área da UF	Remanescentes Florestais	
	Km ²	Km ²	% sobre área total da UF
Alagoas	27.933	877	3,14
Bahia	567.295	12.674	2,23
Ceará	148.825	1.873	1,26
Paraíba	56.585	656	1,16
Pernambuco	98.938	1.524	1,54
Piauí	251.529	7.791	3,10
R Grande do Norte	53.307	432	0,81
Sergipe	22.050	1.367	6,20
Total	1.226.462	27.194	2,21

Fonte: adaptado (Tabarelli et al., 2006)

Algumas áreas de mata atlântica têm contato com a vegetação de mata atlântica, tendo sido registrado a presença da população de aroeira da praia na mata atlântica, caatinga e áreas ecotonais. Por exemplo, ao estimar a diversidade genética de três populações distintas de *S. terebinthifolius* localizada nas áreas de caatinga, mata Atlântica e ecótono da região do baixo rio São Francisco, no Nordeste do Brasil, Carvalho et al. (2015) amostraram o tamanho efetivo da população de 15 indivíduos ocorrendo na vegetação da caatinga, 42 na área do ecótono e 23 na vegetação da Mata Atlântica, conforme demonstrado na figura 3.



Fonte: (Carvalho et. al., 2015)

Figura 3. Área de estudo das populações de *Schinus terebinthifolius*; o azul representa a Caatinga; o vermelho representa o ecótono; e o verde representa a Mata Atlântica.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, B.A. S.; SOARES, E.S.; ARAUJO, V.K.R.; SANTOS, J. M.F.F.; SANTOS, D.M.; SANTOS, A.M.M.; SILVA, K.A.; SOUZA, J.T.; ARAÚJO, E.L. The effect of reducing soil water availability on the growth and reproduction of a drought-tolerant herb. *Acta oecologica-international journal of ecology*, v.107, p.103617, 2020.
- ALBUQUERQUE, U.P.; MELO, F.P.L. *Socioecologia da Caatinga*. *Ciência Cultura* 70(4): 40-44, 2018. <http://dx.doi.org/10.21800/2317-66602018000400012>.
- ALLEN, K.; DUPUY, J. M.; GEI, M. G.; HULSHOF, C.; MEDVIGY, D.; PIZANO, C.; SALGADO-NEGRET, B.; SMITH, C. M.; TRIERWEILER, A.; VAN BLOEM, S. J.; WARING, B. G.; XU, X.; POWERS, J. S. Will Seasonally Dry Tropical Forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters* 12(2): 023001, 2017.
- ALMEIDA, DS. *Recuperação ambiental da Mata Atlântica*. 3rd ed. rev. and enl. Ilhéus, BA: Editus, 2016, 200p. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org>>.
- ANDEREGG, W.R.L.; KANE, J.M.; ANDEREGG, L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, v.3, p.30-36, 2013.
- ANDRADE, R.S.D.; NAVROSKI, M. C.; PEREIRA, M. D. O.; SÁ, A.C.S. Morphological and physiological variation in *Toona ciliata* under water and salinity stress. *Ciência Rural*, 50(6): 2-7. 2020.
- ANJUM A.S; XIE X.; WANG L.; SALEEM M.F.; MAN C., et al. (2011) Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6:2026-2032, 2011.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55:373–399, 2004.
- ARAÚJO, E.L.; CASTRO, C.C.; ALBUQUERQUE, U.P. Dynamics of Brazilian baatinga – a review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 15-28, 2007.
- ASSAD E.D.; PELEGRINO, G.Q. O clima e a potência ambiental. *Revista Agroanalysis*, 27(4): E3-E4, 2007.
- BARBOSA, F.R.; GUSMÃO, L.F.P.; BARBOSA, F.F. Fungos anamórficos (Hyphomycetes) no semiárido do estado da Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22: 29-36, 2008.

- BECKLIN, K.M.; ANDERSON, J.T.; GERHART, L.M.; WADGYMAR, S.M.; WESSINGER, C.A.; WARD, J.K. (2016). Examining Plant Physiological Responses to Climate Change through an Evolutionary Lens. *Plant Physiology*, 172: 635–649.
- BEECKMAN, H. Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, 37(2): 127–151, 2016.
- BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, 23(12): 1376–1386, 2014. Doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12228>.
- Bendaoud, H., Romdhane, M., Souchard, J. P., Cazaux, S., & Bouajila, J. (2010). Chemical composition and anticancer and antioxidant activities of *Schinus molle* L. and *Schinus terebinthifolius* Raddi berries essential oils. *Journal of food Science*, 75(6), C466-C472.
- BUTCHART, S.H.M.; M. WALPOLE, B.; COLLEN, A.; VAN STRIEN, J.P.W.; SCHARLEMANN, R.E.A. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328: 1164– 1168, 2010.
- CAMILLONI, I.; BIGEGAIN, M. Escenarios climáticos para El siglo XXI. In BARROS, V.; MENÉNDEZ, Á.; NACY, G. (Ed) *El cambio climático em el rio de la Plata*, Buenos Aires: CIMA/ CONICET/ UBA, 2005. p. 33-39.
- CARLQUIST, S. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society*. 134, 301-332, 2007.
- CARVALHO, P.E.R. *Espécies arbóreas brasileiras*. Colombo: Embrapa Florestas, 2003.
- CARVALHO, Paulo Ernani Ramalho. *Espécies arbóreas brasileiras*. 2014.
- CARVALHO, S.V.A., DUARTE, J.F., CARVALHO, D., PEREIRA, G.S., MANN, R.S., FERREIRA, R.A. *Schinus terebinthifolius*: estrutura populacional e implicações para sua conservação. *Biochemical Systematics and Ecology*, 58: 120-125, 2015. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.bse.2014.10.002>.
- CAVIN, L.; MOUNTFORD, E.P.; PETERKEN, G. F.; JUMP, A.S. Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Funct. Ecol.* 27:1424–1435, 2013. Doi: 10.1111/1365-2435. 12126
- CIA, M. C.; GUIMARÃES, A. C. R.; MEDICI, L. O.; CHABREGAS, S. M.; AZEVEDO, R.A. Antioxidant responses to water deficit by drought-tolerant and -sensitive sugarcane varieties. *Annals of Applied Biology*, 161: 313-324, 2012.

- CINTRA, P. H. N. et al. Análise de fluorescência da clorofila a em mudas de caféiro sob estresse hídrico. *Brazilian Journal of Development*, 6(5): 27006-27014, 2020.
- COLWELL, R.K.; BREHM, G.; CARDELÚS, C.L.; GILMAN, A.C.; LONGINO, J.T. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258–261, 2008.
- CORDEIRO, J.M.P.; ALMEIDA, E.M., ARAÚJO, J. P.; SOUZA, B. I.; FELIX, L.P. Levantamento florístico preliminar da Caatinga Sublitorânea na Paraíba, Nordeste do Brasil. *Geografia, Rio Claro* 40(2): 241-257, 2015.
- CORDEIRO, J.M.P.; FELIX, L.P.; SOUZA, B.I.; PESSOA, E. Florestas Estacionais Decíduas de Terras Baixas no Agreste da Paraíba, Brasil: Mata Atlântica, ecótono ou Caatinga? *Iheringia, Serie Botanica*, 78: e2023006, 2023.
- CORDEIRO, J.M.P.; SOUZA, B.I.; FELIX, L.P. Florística e fitossociologia em Floresta Estacional Decidual na Paraíba, Nordeste do Brasil. *Gaia Scientia* 11(1): 01-16, 2017.
- COSTA, G.C.; HAMPE, A.; LEDRU, M.P.; MARTINEZ, P.A. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global ecology and biogeography*, 27(3): 285-297, 2018.
- DAÍ, A. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3:52-58, 2013.
- DÍAZ, S. et al. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology And Evolution*, 3(9): 2958-2975, 2013.
- DONOVAN, L.A.; MAHERALI, H.; CARUSO, C.M.; HUBER, H.; KROON, H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26:88-95, 2011.
- ESTES, J. A.; TERBORGH J.; BRASHARES J.S.; POWER, M.E; BERGER, J.; BOND, W.J. Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333: 301– 306, 2011.
- FERNANDES, A. *Fitogeografia Brasileira: províncias florísticas*. 3 ed. Realce Editora e Indústria Gráfica, Fortaleza, 2006.
- FU, X.; MEINZER, F.C.; WOODRUFF, D.R.; LIU, Y.; SMITH, D.D.; MCCULLOH, K.A.; HOWARD, A.R. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. *Plant Cell and Environment*, 42(7): 2245–2258, 2019.

- GARRASTAZU, M.; MATTOS, P. Modelagem e distribuição geográfica. In: L. Gomes, R. Silva-Mann, P. Mattos, A. Rabbani (ed.). Pensando a biodiversidade: aroeira (*Schinus terebinthifolius* Raddi.), 1ª ed. São Cristóvão: editora UFS, pp.21-31, 2013.
- GASTON, K.J. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, 266p., 2003.
- GILBERT, B.; FAVORETO, R. *Schinus terebinthifolius* Raddi. Revista Fitos, 6(1): 43-56, 2011.
- GOUVEIA, S. F. et al. Climate and land use changes will degrade the configuration of the landscape for titi monkeys in Brazil. Global change biology, 22(6): 2003-2012, 2016.
- GREENWOOD, S.; RUIZ-BENITO, P.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; LLORET, F.; KITZBERGER, T.; ALLEN, C.D.; FENSHAM, L.; KATTGE, J.; BÖNISCH, G.; KRAFT, N.J.B.; JUMP, A.S. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. Ecology Letters, 20(4): 539– 553, 2017.
- HALSCH, C.A.; SHAPIRO, A. M.; FORDYCE, J. A.; FORISTER, J. A. Insects and recent climate change. Proceedings of the national academy of sciences, 118(2): e2002543117, 2021.
- HOFFMANN, W. A. et al. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. Global Change Biology, 17(8): 2731–2742, 2011.
- IGBE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Manual Técnico da Vegetação Brasileira. IBGE, Rio de Janeiro. 275p, 2012.
- JONGEN, M.; HELLMANN, C.; UNGER, S. Species-specific adaptations explain resilience of herbaceous understorey to increased precipitation variability in a Mediterranean oak woodland. Ecology and evolution, 5(19):4246-4262, 2015.
- KOZEKO L.; OVCHARENKO Y.; JURKONIENĖ S.; KORDYUM E. (2024). Understanding unique tolerance limits in *Hydrocotyle verticillata*: From submergence to water deficiency. Aquatic Botany, 190:103725.
- KUROMORI, T.; SEO, M.; SHINOZAKI, K. ABA Transport and Plant Water Stress Responses. Trends in Plant Science, 23 (6): 513-522, 2018.
- LAU, J.A.; LENNON, J.T. Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. Proceedings of the National Academy of Sciences, 109(35): 14058-14062, 2012.

- LEAL, I.R.; NETO, J.D.R.; ARNAN, X.; OLIVEIRA, F.M.P.; ARCOVERDE, R.M.F.; ANDERSEN, A.N.; Ants of the Caatinga: Diversity, Biogeography, and Functional Responses to Anthropogenic Disturbance and Climate Change. In: SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. Springer. 2017. P.65-95.
- LEE, H.; CALVIN, K.; DASGUPTA, D.; KRINNER, G.; MUKHERJI, A.; THORNE, P.; PARK, Y. IPCC 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report, Summary for Policymakers. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. 42p. 2023.
- LENZI, M.; ORTH, A.I. Caracterização funcional do sistema reprodutivo da aroeira vermelha (*Schinus terebintifolius* Raddi), em Florianópolis-SC. Brasil. Revista Brasileira de Fruticultura, 26(2): 198-201, 2004.
- LICHTENTHALER, H.K. The stress concept in plants: an introduction. Annals New York Academy of Science, 187-198, 2006.
- LIRA, P.K.; TAMBOSI R.L.; EWERS, R.M.; METZGER J.P. Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. Forest Ecology and Management, 278: 80-89, 2012.
- LOISELLE, B.A. et al. Assessing the impact of deforestation and climate change on the range size and environmental niche of bird species in the Atlantic forests, Brazil. Journal of Biogeography, 37(7): 1288-1301, 2010.
- MALHI, Y. et al. Climate changes, deforestation, and the Fate of the Amazon. Science, 139:169-172, 2008.
- MARENGO J.A.; NOBER, C. A.; BETTS, R. A.; COX, P. M.; SAMPAIO, G.; SALAZAR, L. Global warming and climate change in Amazonia. In: Keller M et al., (Ed.) Amazonia and Global Change. Washington DC: American Geophysical Union., 186: 273-292, 2009.
- MARENGO, J.A.; NOBRE, C.A.; AMBRIZZI, T.; SALATI, E. Sumário Técnico, MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE - MMA, SECRETARIA DE BIODIVERSIDADE E FLORESTAS – SBF, DIRETORIA DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE – DCBio Mudanças Climáticas Globais e Efeitos sobre a Biodiversidade - Sub projeto: Caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do Século XXI. Brasília, 2007.

- MARTÍNEZ-GARZA, C.; HOWE, H.F. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Boletín de La Sociedad Botànica de México*, 86(1):1-10, 2013.
- MEMMOTT, J. et al. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10: 710–717, 2007.
- MENDES, K.; GOMES, P.; ALVES, M. Floristic inventory of a zone of ecological tension in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. *Rodriguésia*, 61(4): 669-676, 2010.
- MONTENEGRO, A.A.A.; SOUZA, W.M. pesquisa e tecnologias hídricas para o desenvolvimento do semiárido de Pernambuco. Editora Universitária, UFRPE, Recife, 2022.
- MUHAMMAD I.; SHALMANI A.; ALI M.; YANG Q.H.; AHMAD H.; LI F.B. (2021). Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses. *Frontiers in plant Science*, 11:615942.
- NASCIMENTO, L. M.; RODAL, M. J. N. Levantamento florístico da floresta serrana da Reserva Biológica de Serra Negra, microrregião de Itaparica, Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 16(4): 481-500, 2002.
- NOBRE, C. A.; SAMPAIO, G.; SALAZAR, L. Mudanças climáticas e Amazônia. *Ciência e Cultura*, 59(3): 22-27, 2007.
- NOCK, C.A.; VOGT, R.J.; BEISNER, B.E. Functional Traits. *Els*, p.1-8, 2016.
- OSAKABE, Y.; OSAKABE, K.; SHINOZAKI, K.; TRAN, L.S.P. Response of plants to water stress. *Front. Plant Sci.*, 5(86):1-8, 2014.
- PALHARES NETO, L.; SOUZA, L.M.; MORAIS, M.B.; ARRUDA, E.; FIGUEIREDO, R. C.B.Q.; ALBUQUERQUE, C.C.; ULISSES, C. Morphophysiological and Biochemical Responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to Water Deficit. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(1): 26–40, 2020.
- PIMM, S. L. et al. The future of biodiversity. *Science*, 269: 347-350, 1995.
- POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol.* 193:30–50, 2012.
- PRADO, D.E. As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (orgs), *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária, Recife, p. 3–73, 2003.

- RAZA, A. Eco-physiological and biochemical responses of rapeseed (*Brassica napus* L.) to abiotic stresses: consequences and mitigation strategies. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40(4): 1368-1388, 2021.
- RIBEIRO, M.C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142(6): 1141-1153, 2009.
- RODAL, M.J.N.; BARBOSA, M.R.V.; THOMAS, W.W. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? *Brazilian Journal of Biology* 68(3): 467-475, 2008.
- RODAL, M.J.N.; SAMPAIO, E.V.S.B. A vegetação do bioma caatinga. p.11-24 In: SAMPAIO, E.V.S.B.; GIULIETTI, J.V.; GAMARRA-ROJAS, C.F.L. (ed.). *Vegetação e flora das caatingas*. Recife: APNE / CNIP, 176p, 2002.
- ROMME, W. H. Implications of global climate change for biogeographic patterns in the greater Yellowstone ecosystem. *Conservation Biology*, 5:3: 373-386, 1991.
- RUDEL, T.K.; COOMES, O.T.; MORAN, E.; ACHARD, F.; ANGELSON, A.; XU, J.; LAMBIM, E. Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global environmental change*, 15(1): 23-31, 2005.
- SÁ, I.B.; RICHE, G.R.; FOTIUS, G.A. As paisagens e o processo de degradação do Semiárido nordestino. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins (orgs), *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 17–36, 2004.
- SANTOS, M.; OLIVEIRA, M.; FIGUEIREDO, K.; FALCÃO, H.; ARRUDA, E.; ALMEIDA-CORTEZ, J.; SAMPAIO, E.V.S.B.; OMETTO, J.; MENEZES, R.; OLIVEIRA, A.; POMPELLI, M.; ANTONINO, A.C.D. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor. Exp. Plant Physiol.* 26. 83-99, 2014.
- SCHUMANN, K.; LEUSCHNER, C.; SCHULDT, B. Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences. *Trees - Structure and Function*, 33(5):1475–1490, 2019.
- SHAW, R.G.; ETTERSON, J.R. Mudanças climáticas rápidas e a taxa de adaptação: insights da genética quantitativa experimental. *Novo Fitologista*, 195:752-765, 2012.
- SCHNEIDER, J.R.; CAVERZAN, A.; CHAVARRIA, G. Water deficit stress, ROS involvement, and plant performance. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 65(8): 1160-1181, 2018.

- SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. Cahm: Springer International Publishing, 2017.
- SILVEIRA, M. H. B., MASCARENHAS, R., CARDOSO, D. & BATALHA-FILHO, H. Pleistocene climatic instability drove the historical distribution of forest islands in the northeastern Brazilian Atlantic Forest. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 527: 67-76, 2019.
- SIMIONE, P. F.; EISENLOHR, P.V.; PESSOA, M.J.G.; SILVA, I.V. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora*, 226: 38–46, 2017.
- TABARELLI, M.; SANTOS, A.M.M. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. *In*: PORTO, K.C.; CABRAL, J.P.; TABARELLI, M. Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: História natural, ecologia e conservação, Brasília: ministério do meio ambiente, 2004.p. 17-24, 2004.
- TABARELLI, M.; PINTO L.P.; SILVA J.M.C.; HIROTA M.M.; BEDÊ L.C. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade*, 1(1):132-138, 2005.
- TAIZ, L; ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*, 5ª Edição. Porto Alegre: Artmed. 918p. 2013.
- TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Current opinion in plant biology*, 14(3): 283- 289, 2011.
- ULIANA, M.P.; FRONZA, M.; SILVA, A.G.; VARGAS, T.S.; ANDRADE, T.U.; SCHERER, R. Composition and biological activity of Brazilian rose pepper (*Schinus terebinthifolius* Raddi) leaves. *Industrial Crops and Products*, 83, 235-240, 2016.
- VICENTE, A.; SANTOS, M.M.; TABARELLI, M. Variação do modo de dispersão de espécies lenhosas em um gradiente de precipitação entre floresta seca e úmida no nordeste do Brasil. *In*: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Org.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. 2.ed. Recife: Editora da UFPE, 2005.
- VIEIRA, K.I.C.; LUZ, C.F.P.; FIDALGO, A.D.O.; MOREIRA, N.C.; RESENDE, H.C. Floral resources used by *Tetragonisca angustula* (Latreille 1811) in areas under the influence of the breach of the Fundão Dam in Mariana (Minas Gerais, Brazil). *Grana*, 59(4), 273-303, 2020.
- WERNECK, F.P.; COSTA, G.C.; COLLI, G.R.; PRADO, D.E.; SITES JR, J.W. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights

based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20, 272-288, 2011.

ZHANG, J.; LIU, J.; YANG, C.; DU, S.; YANG, W. Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. *South African Journal of Botany*, 105: 279-287, 2016.

ARTIGO 1. Implicações da simulação da distribuição de chuvas históricas da caatinga no crescimento e na sobrevivência de plântulas de *Schinus terebintifolius*

Artigo a ser submetido à revista: Forest ecosystems

Implicações da simulação da distribuição de chuvas históricas da caatinga no crescimento e na sobrevivência de plântulas de *Schinus terebinthifolius*

Jecilaine Efigênia da Silva¹, José Vieira Silva^{2,3}, Dayane Mércia Ribeiro^{2,3}, Thallita Nayanna Bezerra Alves³, Bruno Ayron de Souza Aguiar⁴, Marciel Teixeira de Oliveira¹, Elcida de Lima Araújo¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901, Recife, PE, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente, Universidade Federal de Alagoas, 57309-000, Arapiraca, AL, Brasil.

³ Laboratório de Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Alagoas, 57309-000, Arapiraca, AL, Brasil.

⁴ Pós-doutorado, Programa de Pós-graduação em Desenvolvimento e Meio Ambiente da Universidade Federal do Piauí, Campus Universitário Ministro Petrônio Portella, Bairro Ininga, Teresina, Piauí, 64049-550.

RESUMO O crescimento, as características anatômicas e a sobrevivência de plântulas de *Schinus terebinthifolius*, espécie de floresta úmida, foram avaliados adotando-se 3 tratamentos de simulação de chuvas históricas da caatinga: anos chuvosos (>833mm), anos medianos (>433 e <833mm) e anos secos (<433mm), com 40 repetições por tratamento. O crescimento em altura, diâmetro, produção de folhas, longevidade foliar, alocação de biomassa (raiz, caule e folha), características morfoanatômicas (área foliar, estômatos, tricomas, número de vasos do xilema) e a sobrevivência de plântulas foram monitoradas durante um ano, simulando as estações chuvosa e seca que ocorrem nas florestas sazonais secas. As taxas de crescimento em altura, diâmetro e produção de folhas foram maiores nos anos mais chuvosos. Na estação seca as plantas apresentaram perda do sistema aéreo, redução de diâmetro e perda de folhas. Precipitação não teve poder de explicação sobre: a biomassa de raiz nos tratamentos dos anos chuvosos e secos; a sobrevivência dos anos chuvosos e a razão raiz-caule dos anos secos. Nos anos medianos precipitação teve poder explicativo sobre todas as variáveis mensuradas. Os achados mostraram que plantas da floresta úmida poderão sobreviver com o avanço das condições do clima das florestas sazonalmente secas. Contudo, o aumento da relação florística entre as florestas úmidas e secas e o crescimento das plantas vão depender da variação interanual de precipitação que é imprevisível em regiões semiáridas. As principais respostas adaptativas de *S. terebinthifolius* a um avanço do clima de floresta seca foram redução de área foliar, redução de biomassa seca e aumento na frequência de vasos de xilema de menor tamanho.

Palavras-chave: Floresta atlântica, caatinga, mudanças climáticas, crescimento, características anatômicas

1. Introdução

Precipitação e temperatura são duas importantes variáveis climáticas que podem afetar a distribuição e a sobrevivência das espécies nas florestas, sendo esperado que espécies de maior plasticidade ecológica possam persistir nos habitats por ter maior flexibilidade evolutiva (Elias et al., 2019; Aguiar et al., 2021; Capo et al., 2022; Cong et al., 2024). É possível ocorrer nas próximas décadas um aumento linear na relação florística entre florestas úmidas e secas que ocorram próximas nas áreas ecotonais (Cordeiro et al., 2023), com uma expansão das florestas tropicais e uma contração das florestas sazonais e savanas (Costa et al., 2017; Cordeiro et al. 2023). A expansão das florestas ocorrerá através de processos de extinção local e de recolonização de novas áreas consideradas como micro refúgios, existindo risco de

persistência dos tipos florestais da América do Sul, se as mudanças do clima forem associadas a perturbações antropogênicas (Huang et al. 2016; Costa et al., 2017).

Os modelos preditivos das mudanças climáticas de áreas semiáridas sinalizam a ocorrência de variações no ciclo sazonal hidrológico, com redução dos totais pluviométricos que deverão aumentar os níveis naturais de estresse hídrico que as plantas vivenciam nas florestas secas (Dai, 2013; Greenwood et al., 2017). Logo, as previsões de avanço e recuo dos tipos de vegetação (Huang et al., 2016; Werneck et al., 2011; Cordeiro et al., 2023) indicam que espécies de um determinado tipo de floresta poderão experimentar características do clima que predominam em um outro tipo de floresta, sendo importante desenvolver estudos para evidenciar o comportamento futuro das plantas de florestas úmidas frente a um possível avanço das características de disponibilidade de água do clima que ocorre nas florestas secas, pois plantas apresentam memória epigenética dos estresses, a qual influencia os mecanismos adotados para seu ajuste e sobrevivência (Lämke e Bäurle, 2017; Auler et al., 2022).

A baixa disponibilidade de água no ambiente atua como um filtro ecológico, impulsionando o aparecimento de ajustes ou de respostas adaptativas, que podem ser de ordem vegetativa, anatômica e bioquímica (Crous et al., 2016; Greenwood et al., 2017). Entre as respostas à baixa disponibilidade de água tem sido registrado: redução do crescimento da parte aérea, aumento do crescimento radicular, armazenamento de água na raiz, redução da área foliar, presença de estômatos protegidos por tricomas ou situados em depressões na epiderme, fechamento de estômatos, ocorrência de idioblastos contendo compostos fenólicos, caducifolia, espessamento das células epidérmicas e esclerenquimáticas, maior desenvolvimento do parênquima paliçádico, mudanças nas concentrações de carboidratos não estruturais, aumento na produção de enzimas do sistema antioxidativo e aumento no nível hormonal do ácido abscísico (Kozłowski e Pallardy, 2002; Cia, 2012; Lima et al., 2012; Santos et al., 2014a; Eziz et al., 2017; Kuromori et al., 2018; Fu et al., 2019; Palhares-Neto et al., 2020; Aguiar et al., 2020), mas ainda não se é conhecido se plantas da mata atlântica exibirão o mesmo tipo de resposta apresentado por espécies das florestas secas e se essas tais respostas favorecerão a sobrevivência.

A disponibilidade de água das florestas é dependente do total de chuvas de cada ano e da forma como ela é distribuída entre os meses. Embora não seja possível saber como será exatamente a distribuição das chuvas em tempos futuros, em muitas

áreas existem estações meteorológicas que registraram como foi o comportamento das chuvas numa sequência de anos de tempos passados. Tal informação permite avaliar o comportamento histórico das chuvas e evidenciar como foi a distribuição diária das chuvas de anos chuvosos, medianos e secos, os quais podem se repetir em tempos futuros, possibilitando simular a disponibilidade de água de chuvas passadas e medir seus efeitos no estabelecimento das plantas.

Com base no exposto e admitindo a possibilidade de avanço das características do clima de áreas de florestas sazonalmente seca, este estudo tem por hipótese que em áreas de transição entre florestas úmida-seca, plantas da floresta úmida, com boa plasticidade ecológica, desenvolverão respostas adaptativas para sobreviver à redução da disponibilidade de água, advinda do comportamento das chuvas das florestas sazonalmente secas. Assim, este estudo examina o efeito simulado da distribuição histórica de chuvas registrada em floresta sazonalmente seca (caatinga) sobre o crescimento e sobrevivência de plântulas de uma espécie da mata atlântica, visando identificar as estratégias de ajustes adotadas pelas plantas às possíveis mudanças que ocorram nas características do clima. Especificamente pretende-se responder as seguintes perguntas: Como o crescimento vegetativo de plântulas da mata atlântica refletirá a variação da disponibilidade simulada das chuvas históricas da caatinga? Quais serão as diferenças que a disponibilidade de água impulsionará nos ajustes morfoanatômicos das plântulas? A sobrevivência das plântulas terá relação positiva com a disponibilidade de água?

2. Material e métodos

2.1 Espécie selecionada

A espécie da mata atlântica selecionada como modelo para avaliar o efeito do avanço das características da distribuição das chuvas da caatinga foi *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), comumente conhecida como aroeira, aroeira-vermelha e pimenta-rosa. Trata-se de uma espécie pioneira e de ampla distribuição na mata atlântica e na restinga do Brasil, chegando a ocorrer em áreas de transição entre a mata atlântica e caatinga (Gilbert e Favoreto, 2011; Garrastazu e Mattos, 2013).

Por ocupar áreas de transição floresta úmida-floresta sazonalmente seca, *S. terebinthifolius* torna-se susceptível a uma maior variação nas características do ciclo sazonal hidrológico (Greenwood et al., 2017). Trata-se de uma espécie com boa

plasticidade, o que lhe confere mais chances de sobreviver (Becklin et al. 2016) a um possível avanço do clima de ambiente sazonalmente seco, quando comparada às espécies do clímax da floresta úmida que são mais exigentes quanto as características do clima.

Portanto, a ocorrência natural de *S. terebinthifolius* nas áreas ecotonais e sua boa plasticidade ecológica a torna um bom modelo para evidenciar as respostas adaptativas de plantas de ambientes mais úmidos de áreas ecotonais, se no futuro ocorrer um avanço das características da distribuição das chuvas de ambientes mais seco, como o da vegetação da caatinga, que é bem mais restritivo quanto a disponibilidade de água, com precipitação média anual inferior a 700mm na maioria das localidades (Araújo et al., 2007; Aguiar et al., 2020). O clima em áreas de floresta atlântica, que podem ocorrer em altas ou em baixas altitudes, é do tipo AS' quente e úmido de Köppen e a precipitação anual varia de 1.026,4 a 2.460 mm (Ferraz et al., 2004; Pinto et al., 2010; Castro et al., 2012; Elias et al., 2019; Santos et al., 2020).

S. terebinthifolius é uma árvore dioica que pode alcançar entre 5 e 10m de altura, com copa que chega a 60 cm de diâmetro e folhas composta, com 3 a 10 pares de folíolos. Apresenta frutos do tipo drupa de cor vermelha, com 2 a 5 mm de diâmetro, contendo uma única semente (Gilbert e Favoreto, 2011). Em adição, esta espécie tem considerável importância para as populações locais, devido, sobretudo, ao seu valor medicinal (Lima et al., 2009; Gilbert e Favoreto, 2011).

2.2 Tratamentos de simulação de chuvas históricas

Os totais anuais de chuvas de uma série temporal histórica de 60 anos (1956-2016) que ocorreram em uma área de floresta tropical sazonalmente seca, com vegetação do tipo caatinga, registrados pela estação meteorológica do Instituto de Pesquisa Agropecuária (IPA) de Caruaru-PE, foram utilizados para determinação dos tratamentos de simulação dos anos chuvosos, medianos e secos. Esta área de caatinga fica na região do Agreste que é considerada uma área de transição entre a caatinga do sertão e a mata atlântica (Rodal et al., 2008; Cordeiro et al., 2023). O clima da área é semiárido, do tipo BSh de Köppen. A precipitação média da área é de 660mm, com cerca de 80-85% do total de chuvas ocorrendo na estação chuvosa que vai de março a agosto. Ainda é possível ocorrer um conjunto de dias secos dentro da chamada estação chuvosa, chamado de veranico, o qual interrompe o sinal da favorabilidade da estação para as plantas. A estação seca estende-se de setembro a

fevereiro, com menos de 20% do total das chuvas do ano, que pode se concentrar em poucos dias da estação (Silva et al., 2016; Araujo et al., 2019; Aguiar et al., 2020).

Inicialmente, os totais anuais de precipitação da série histórica foram submetidos a uma análise de estatística descritiva e interquartilica, para determinar um valor de corte (mm) separador dos anos chuvosos, medianos e secos. O desvio interquartilico da série temporal foi somado à média aritmética da série histórica para determinar o valor de corte (mm) do tratamento de simulação de anos chuvosos e subtraído da média histórica para delimitar o tratamento de simulação dos anos secos. Com base na estatística os anos com precipitação >833mm foram considerados chuvosos, com precipitação <433mm foram considerados secos (Fig. 1). Os anos que apresentaram totais de precipitação entre o valor de corte dos anos chuvosos e secos representaram o tratamento de simulação dos anos medianos.

Os totais mensais de cada tratamento é apresentado na Figura 1. Em média, no tratamento dos anos mais chuvosos, os meses que tiveram maior disponibilidade de água foram abril (140mm) e julho (127mm) na estação chuvosa e o mês de fevereiro (111,2mm) na estação seca, o qual correspondeu a um mês de transição entre a estação seca e a chegada da próxima estação chuvosa nos três tratamentos de simulação das médias históricas de chuvas que utilizamos neste estudo. No tratamento dos anos medianos os meses com maior disponibilidade de água foram junho (90,21mm) e julho (88mm) na estação chuvosa e o mês de fevereiro (49mm) na transição entre estações. No tratamento dos anos mais secos, os meses com maior disponibilidade de água foram julho (77mm) e agosto (52mm) na estação chuvosa e o de fevereiro (23,3mm) na transição entre estações (Fig. 1).

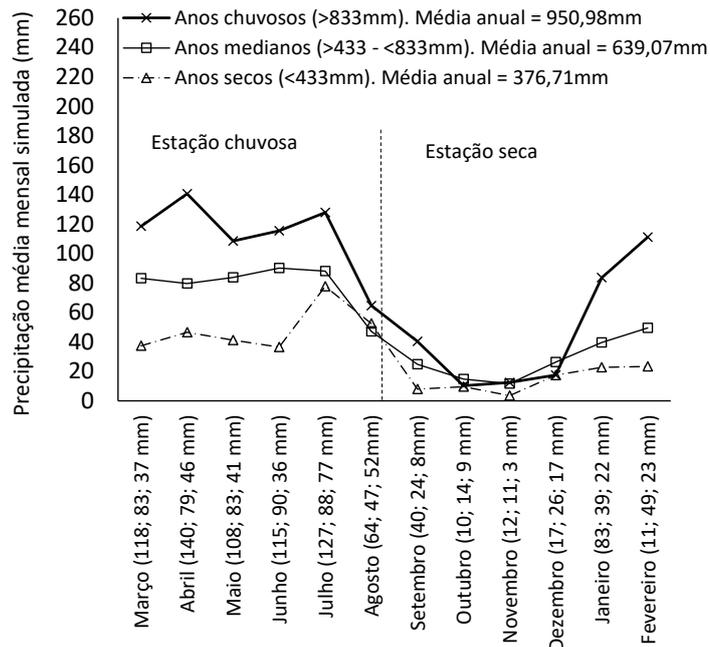


Fig. 1. Total mensal das chuvas simuladas no conjunto dos anos secos, medianos e chuvosos da caatinga, com base na série histórica de 60 anos (1956-2016) disponibilizada pela Estação Experimental do IPA de Caruaru-PE. Valores depois dos meses correspondem ao quantitativo médio mensal de água simulado nos tratamentos dos anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente. Linha pontilhada separa os meses das estações chuvosa e seca.

Para simular a disponibilidade diária de água de cada tratamento, as médias diárias das chuvas de cada mês do conjunto dos anos chuvosos, medianos e secos foram calculadas. O valor médio diário das chuvas de cada tratamento foi utilizado para regar as plântulas e plantas jovens. Portanto, a quantidade de água utilizada na rega diária de cada tratamento não foi fixa, visando uma maior aproximação do que naturalmente já havia ocorrido com a distribuição das chuvas no ambiente da caatinga para avaliar as respostas das plantas a disponibilidade de água dos anos considerados chuvosos, medianos e secos simulados nos tratamentos.

2.3 Coleta de sementes e produção de mudas

Frutos maduros e sadios de *S. terebinthifolius* foram coletados de diferentes árvores em uma área de mata atlântica da Fazenda Uruçu, da cidade de Craíbas-Alagoas, colocados em saco plástico e levados para o laboratório da Mineração Vale Verde para retiradas das sementes. As sementes foram retiradas dos frutos coletados, beneficiadas para evitar a proliferação de patógenos, secas a temperatura ambiente e semeadas em copos descartáveis, contendo terra vegetal, vermiculita e serrapilheira.

Pós germinação, 120 plântulas foram transferidas para vasos de polietileno, com 283,3 cm² de área de circunferência e capacidade de 10L, contendo 9,5Kg de solo peneirado e uma fina camada de brita para auxiliar na drenagem da água. O solo foi coletado de uma área de caatinga próxima da área da mata atlântica, localizada na cidade de Coité do Nóia-AL, contendo as seguintes características (meq/100g): 0,94 Ca; 0,04 Mg; 0,05 Na; 0,15 K; 0,87P; 1,63 S; 1,49 H; 2,88 Al. Além disso, apresentou 1,40% de matéria orgânica; 0,08% N e pH de 4,64. A capacidade de retenção de água do solo (capacidade de campo) foi previamente determinada pelo método gravimétrico e as plântulas foram mantidas no solo em capacidade de campo por mais 10 dias, para proporcionar um curto período de aclimação antes da diferenciação dos tratamentos de simulação de chuvas.

2.4 Aplicação dos tratamentos de simulação de chuvas e mensuração do crescimento

O experimento de simulação das chuvas históricas foi realizado em casa de vegetação da Universidade Federal de Alagoas (UFAL – *Campus Arapiraca*). Após o período de aclimação, os vasos com plântulas receberam rega diária, conforme quantitativo médio diário de chuvas de cada tratamento (anos chuvosos, medianos e secos). Considerando a área da circunferência do vaso de polietileno, inicialmente o valor médio diário de precipitação foi convertido em litros/m² e depois em litros/cm² para determinar o quantitativo de água, correspondente a média diária de precipitação, a ser administrado por dia nos vasos de cada tratamento de simulação de chuvas.

As plântulas de cada tratamento foram monitoradas por 12 meses, simulando as estações chuvosa (março a agosto) e seca (setembro a fevereiro). Cada tratamento teve 40 repetições, sendo 30 para o monitoramento das respostas vegetativas e morfoanatômicas (análise de crescimento e sobrevivência, produção foliar, densidade de estômatos, densidade de tricomas) e 10 para coletas e análises destrutivas (alocação de biomassa nos órgãos, área foliar, alongamento das raízes, razão raiz/caule, densidade e diâmetro de vasos condutores, teor de água nos órgãos).

2.5 Monitoramento do crescimento vegetativo e sobrevivência

Mensalmente, durante 12 meses foram mensuradas a altura, o diâmetro e a produção de folha de cada plântula por tratamento, com auxílio de fita métrica e paquímetro. O dia de início da brotação foliar foi marcado, sendo contado o número

de dias necessário para que a folha se apresentasse completamente desenvolvida. O tempo de permanência da folha na planta foi contado. O número de morte mensal por tratamento foi registrado para a construção das curvas de sobrevivência. Após 3 e 6 meses da simulação da estação chuvosa de cada tratamento de simulação de chuvas foram feitas coletas destrutivas para determinação do peso fresco e seco da planta inteira e dos órgãos (caule, folha, raiz) e mensuração do comprimento das raízes. As análises de diâmetro do xilema e densidade de estômatos e de tricomas foram feitas em folíolos coletados após 3 meses de simulação de chuvas de cada tratamento e a de área foliar foi feita com folhas coletadas após 6 meses de simulação de chuvas de cada tratamento.

2.6 Análises do crescimento vegetativo: crescimento em altura, diâmetro, área foliar, longevidade foliar e alocação de biomassa

As taxas mensais de crescimento absoluto (TCA) em altura e diâmetro foram calculadas, com base na fórmula: $TCA = (T_2 - T_1) / (t_2 - t_1)$, sendo T_1 e T_2 o valor inicial e final da altura (cm) ou do diâmetro (cm), respectivamente e t_1 e t_2 , o tempo inicial e final entre medições.

A produção foliar total foi determinada pelo ganho foliar (GF), através da fórmula $GF = NF_f - NF_i$, onde NF_f expressa o número final de folhas e NF_i , o número inicial de folhas contadas, conforme Aguiar et al. (2020). A produção total de folhas foi determinada somando-se todos os valores de GF. Um total de 5 folhas por planta de cada tratamento foram marcadas no início da brotação e monitoradas até sua queda, sendo registrado também o tempo para sua completa abertura. A longevidade foliar foi calculada através da diferença entre as datas do início da brotação e da queda das folhas. Ao final da simulação da estação chuvosa, 25 folhas por tratamento foram coletadas e fotografadas, com uma régua próxima a mesma, para determinação da área foliar que foi mensurada com o auxílio do programa Image J (<https://ij.imjoy.io/>). Cada fotografia foi transferida para o programa, o qual foi inicialmente calibrado com base na escala da régua de cada foto e os espaços em branco da imagem da foto foram eliminados, sendo em seguida calculada a área (cm²) de cada folha.

Após coleta destrutiva das plantas, o peso fresco (g) das folhas, raiz e caule foi imediatamente mensurado, usando uma balança de precisão. O material fracionado (folha, raiz e caule) foi colocado em estufa de circulação de ar forçada a 65°C por 72 horas, sendo depois pesado para determinação do peso seco (g). No caso das raízes,

o peso das raízes foi somado ao peso das raízes que permaneceram no solo. Assim, o solo do vaso que continha planta foi peneirado para coleta de raízes descartadas pela planta. A alocação de biomassa das frações folhas (FBF), caule (FBC) e raízes (FBR) foi determinada, dividindo-se o peso seco de cada órgão pelo peso total da plântula. Os valores da alocação dos recursos em cada órgão foram transformados em percentual (Poorter et al., 2012). O comprimento das raízes foi utilizado para determinação da razão Raiz/Caule (R/C).

Com base nos valores obtidos do peso seco e fresco, foi determinada o teor de água (TA) das folhas (TAF), caules (TAC) e raízes (TAR), através da fórmula: $TA (\%) = Pa/Pi \cdot 100$; onde “Pa” corresponde ao peso da água (g) nos tecidos, sendo calculado pela diferença entre o peso fresco e o peso seco; “Pi” corresponde ao peso inicial fresco do tecido (Jin et al., 2015).

2.7 Análises morfo-anatômicas

A determinação da densidade de estômatos e tricomas foi feita com base na metodologia descrita por Majumdar et al. (1969). De cinco plantas por tratamento foi coletado um folíolo central de uma folha, totalizando cinco folíolos por tratamento de simulação de chuvas. Em seguida, quatro camadas de esmalte incolor foram aplicadas nas superfícies abaxial e adaxial de cada folíolo. Após secagem, uma fita adesiva transparente foi colocada sobre a camada de esmalte e em seguida retirada para remoção da película epidérmica. A fita adesiva contendo a película epidérmica foi fixada na lâmina para observação no microscópio. O número de estômatos e tricomas nas epidermes adaxial e abaxial de cada folíolo por tratamento foi contado em microscópio óptico-aumento de 40x. A área da contagem no microscópio foi previamente determinada, com o auxílio de uma lâmina micrométrica. A área da contagem das superfícies adaxial e abaxial de cada folíolo foram fotografadas, com auxílio do programa Tcapture 5.1.1 (<https://www.tucsen.com/Home/Product/download/dataid/3/id/19.html>). As fotografias foram transferidas para o programa Image J, o qual foi calibrado com base na escala da lâmina micrométrica, para determinação da densidade de tricomas e estômatos que foram expressas em mm^{-2} .

De três plantas por tratamento foi coletado um folíolo central de uma folha para contagem dos vasos de xilema, totalizando três folíolos por tratamento de simulação de chuvas. A coleta foi feita na estação chuvosa após 3 meses de simulação das chuvas. As folhas foram conservadas em tubos Falcon, contendo solução FAA 70%

(formaldeído, ácido acético glacial e álcool 70%) até o momento da confecção das lâminas. Cortes transversais manuais da lâmina foliolar foram feitos na região da nervura central, a qual foi previamente envolta com pecíolo de embaúba (*Cecropia* sp) para facilitar o corte. Em seguida, os cortes foram transferidos para placas de Petri, contendo água destilada, a fim de separar o corte da lâmina foliolar do pecíolo da embaúba. Após separação, os cortes foram imersos em uma solução de hipoclorito de sódio até a amostra ficar transparente. Em seguida, os cortes transparentes foram lavados em água destilada, e posteriormente foram transferidos para novas placas de Petri, contendo 30ml de água destilada com 3 ml do corante azul de toluidina (P.M.442,12) (O'brien et al., 1964) ou 1,5ml do corante fucsina básica (P.M. 337,86) (Luque et al., 1996) para coloração das estruturas anatômicas (ver anexo 1).

Após coloração, os cortes foram novamente lavados com água destilada, colocados entre lâmina e lamínula, contendo um pouco de água destilada e vedados com esmalte incolor. Foram confeccionadas 6 lâminas por tratamento (2 cortes por folíolo), as quais foram devidamente identificadas para posterior contagem e medições do número e diâmetro dos vasos condutores.

A contagem do número e da área dos vasos foi feita com auxílio de microscópio óptico-aumento de 40x, sendo a área de observação no microscópio previamente determinada, com auxílio de uma lâmina micrométrica. Cada lâmina confeccionada foi fotografada, com auxílio do programa Tcapture 5.1.1. As fotografias dos cortes foram transferidas para o programa Image J, o qual foi previamente calibrado com base na escala da lâmina micrométrica, sendo contado o número de vasos de xilema por mm² e mensurado o diâmetro dos vasos em micrômetros (μm).

2.8 Análises estatísticas

Diferenças mensais na proporção do(a): crescimento médio absoluto (altura e diâmetro), produção média de folhas, razão raiz-caule (R/C), peso seco, peso fresco e teor relativo de água das plantas de *S. terebinthifolius* entre os tratamentos de simulação de chuvas foram avaliadas pelo teste do *Qui-quadrado* (χ^2), a 5% de probabilidade.

Diferenças entre os tratamentos na variação do(a): crescimento (altura e diâmetro), área foliar, produção de folhas, razão raiz-caule (R/C), densidade de estômatos, diâmetro dos vasos do xilema e distribuição do número de vasos por

classe de diâmetro foram avaliadas pelo teste Kruskal-Wallis (H), a 5% de probabilidade.

A relação entre disponibilidade de água (variável preditora) e os parâmetros altura, diâmetro, número de folhas, razão raiz-caule, crescimento médio absoluto em altura e diâmetro, frações de biomassa (raiz, caule e folha), área foliar e sobrevivência (variáveis resposta) foram avaliadas através de análises de regressão linear simples. Nas análises de regressão foi utilizado: o total de precipitação acumulado após 6 meses para avaliar a relação entre precipitação com área foliar por esta ter tido uma única medição; a precipitação do mês foi utilizada para avaliar a relação entre precipitação mensal e as taxas mensais de crescimento absoluto (em altura e diâmetro) e produção de folhas e, por fim, precipitação acumulada até o período da medição para avaliar a relação entre precipitação e as variáveis: biomassa (raiz, caule e folha), variação dos tamanhos (altura e diâmetro), número de folhas, razão raiz/caule, longevidade foliar e sobrevivência.

Diferenças entre as curvas de sobrevivência entre os tratamentos foram avaliadas pelo Log-Rank Test, a 5% de probabilidade. O poder de explicação da precipitação de cada tratamento de simulação de chuvas sobre a sobrevivência foi avaliado através de regressão linear simples, sendo precipitação mensal a variável preditora e sobrevivência mensal a variável resposta. Todas as análises foram realizadas no Software BioEstat 5.0.

3. Resultados

3.1 Crescimento absoluto (altura, diâmetro), produção foliar e razão raiz/caule

Plantas de *Schinus terebinthifolius* de floresta úmidas que ocupam áreas de transição próximas de ambiente com floresta secas poderão crescer e sobreviver se tiverem de enfrentar a influência das mudanças do clima que ocorram no ambiente seco, como o da caatinga. As respostas das plântulas de *S. terebinthifolius* em termo de crescimento absoluto (altura e diâmetro), produção e manutenção de folhas diferiram entre as estações chuvosa e seca simuladas, bem como entre os tratamentos de simulação de chuvas (Fig. 2), refletindo a disponibilidade mensal de água de cada tratamento (Fig. 1).

A tendência geral de resposta das plantas aos tratamentos de simulação de chuvas foi ocorrer crescimento predominantemente na estação chuvosa, com menor crescimento absoluto em altura, diâmetro e produção de folhas no tratamento dos

anos mais secos e maiores taxas de crescimento nos anos mais chuvosos. Na estação seca as plantas apresentaram perda do sistema aéreo, redução de diâmetro e perda de folhas, o que gerou valores negativos no crescimento que representam apenas as perdas da planta (Fig. 2). A caducifólia é uma estratégia que pode ser adotada por plantas da mata atlântica em áreas ecotonais, se estas forem submetidas ao regime de chuvas que podem ocorrer na caatinga, sendo as plântulas de aroeira da praia mais sensíveis a chegada da estação seca no tratamento de anos mais secos, perdendo todas as folhas até o segundo mês de seca.

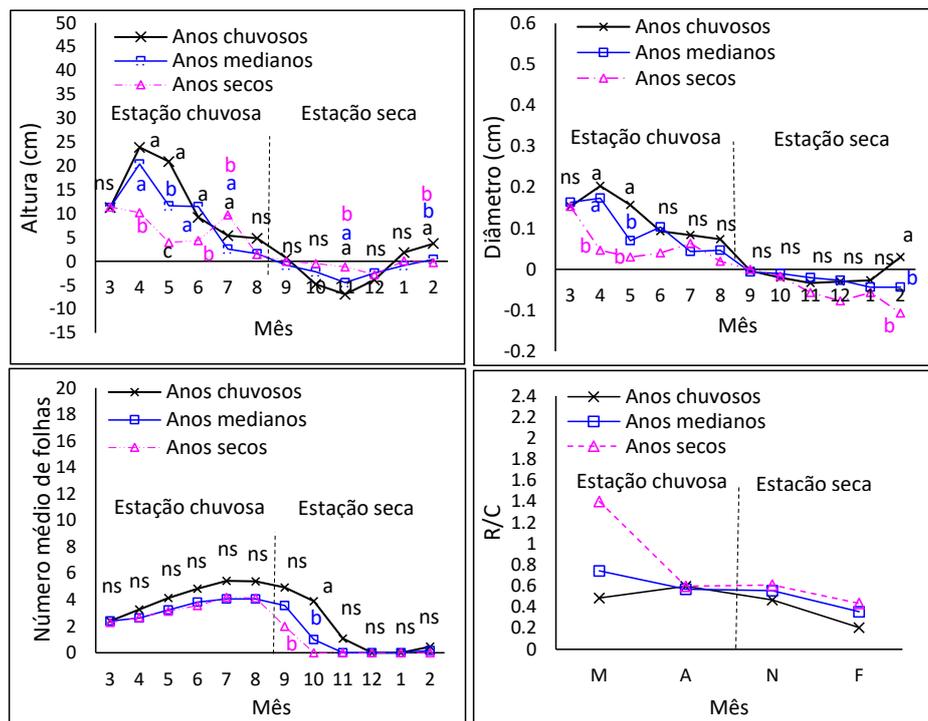


Fig. 2. Crescimento médio absoluto (altura e diâmetro), produção média de folhas e razão raiz-caule (R/C) de plantas lenhosas de *Schinus terebinthifolius* submetidas aos tratamentos de simulação de chuvas históricas de florestas sazonais secas (caatinga). Linha pontilhada separa os meses das estações chuvosa e seca. Letras diferentes para um mesmo mês entre os tratamentos de simulação de chuva, indica diferença significativa pelo teste do *Qui-quadrado*, a 5%.

No mês de transição seca-chuva (fevereiro), quando as plantas retornaram a receber um pouco mais de água em todos os tratamentos, elas voltaram a apresentar crescimento (altura, diâmetro e produção de folhas), sobretudo no tratamento dos anos mais chuvosos. No tratamento de anos medianos, mensalmente as plantas crescerem muito pouco e nos anos secos elas não cresceram (Fig. 2), resultando em diferenças significativas entre os anos na variação do crescimento tanto na altura

($H=15,56$, $p<0,05$) quanto no diâmetro ($H=20,08$; $p<0,01$), mas sem diferença na produção mensal do número de folhas entre os anos. A razão raiz-caule (R/C) indicou que as plantas aumentaram o comprimento das raízes nos anos mais secos (Fig. 2), mas a variação registrada entre os tratamentos não foi significativa ($H=2,46$; $p=0,29$).

A distribuição das chuvas simuladas explicou a variação de altura e de diâmetro das plantas em todos os tratamentos, mas nos anos mais secos seu poder de explicação foi maior para altura e menor para o diâmetro (Tabela 1).

Tabela 1. Regressão linear entre precipitação (variável preditora) e parâmetros do crescimento vegetativo da planta (variáveis respostas). F = valor do teste de regressão; p = probabilidade de significância da regressão; R^2 = coeficiente de explicação.

Variáveis respostas	Anos chuvosos			Anos medianos			Anos secos		
	F	P	R^2	F	P	R^2	F	P	R^2
Altura (cm)	316,678	<0,01	0,47	244,299	<0,01	0,41	447,35	<0,01	0,59
Diâmetro (cm)	482,79	<0,01	0,57	346,439	<0,01	0,49	88,411	<0,01	0,22
Número de folhas	41,9875	<0,01	0,10	106,975	<0,01	0,23	158,18	<0,01	0,30
Razão raiz-caule	6,9568	0,02	0,41	9,0687	0,01	0,47	1,3857	0,26	-
Produção foliar	189,213	<0,01	0,34	103,97	<0,01	0,22	50,008	<0,01	0,12
Taxa de crescimento em altura (cm)	150,322	<0,01	0,29	101,014	<0,01	0,22	66,591	<0,01	0,15
Taxa de crescimento em diâmetro (cm)	52,0123	<0,01	0,12	7,9019	<0,01	0,02	18,984	0,05	0,05
Biomassa raiz (%)	4,1692	0,07	-	9,9315	0,01	0,44	2,7994	0,12	-
Biomassa caule (%)	33,8387	<0,01	0,77	36,4256	<0,01	0,78	4,711	0,05	0,32
Biomassa folha (%)	49,4803	<0,01	0,83	62,4501	<0,01	0,86	33,982	<0,01	0,77
Sobrevivência (%)	4,3313	0,06	-	4,4974	0,05	0,31	6,7255	0,03	0,40

O crescimento absoluto em altura e diâmetro e a produção de folhas também mantiveram relação com a precipitação em todos os tratamentos de simulação de chuva, mas o poder de explicação da precipitação foi baixo e com tendência de redução à medida que os tratamentos se tornavam mais secos. Precipitação só teve relação significativa com a razão raiz/caule dos tratamentos de anos chuvosos e mediano, explicando 41 e 45% da variação detectada. Com relação ao número de folhas, precipitação explicou a quantidade mensal de folhas das plantas em todos os tratamentos, mas seu poder de determinação foi menor no tratamento dos anos mais chuvosos (Tabela 1).

3.2 *Peso seco e fresco, alocação de biomassa e teor de água nos órgãos*

Os pesos seco e fresco das plantas também refletiram a disponibilidade de água dos tratamentos de simulação de chuvas. No geral, houve diferença significativa na produção total de matéria seca e de peso fresco das plantas entre os tratamentos, com maior acúmulo de matéria seca ou de água no tratamento dos anos mais chuvosos. Independente da estação climática, as plantas sempre tiveram menor acúmulo de matéria seca nos anos mais secos. Quanto ao peso fresco, o acúmulo de água das plantas na simulação dos anos chuvosos não diferiu do acúmulo dos anos medianos no meado da estação seca simulada (novembro), mas diferiu da simulação dos anos secos ($p < 0,05$). Já no final da estação seca (fevereiro), a recuperação do acúmulo de água nas plantas foi maior no tratamento de simulação dos anos mais chuvosos ($p < 0,05$), inexistindo diferença entre os tratamentos de simulação de anos medianos e secos.

A alocação da matéria seca e do teor de água nas partes das plantas (raiz, caule e folha) tenderam a ter comportamentos semelhantes entre os tratamentos de simulação de chuvas, considerando um mesmo mês, com exceção apenas para a fração caule que teve diferença na alocação entre os anos nos meses da estação chuvosa (maio e agosto). Houve diferença na alocação entre os meses de um mesmo tratamento de simulação de chuvas nas frações raiz, caule e folha. No tratamento mais chuvoso, a alocação de matéria seca nas frações raiz e caule foi menor no meado da estação chuvosa (maio). Já na fração folha, a alocação de matéria seca foi maior no mês de maio e tornou-se nula em novembro, devido a simulação da estação seca, que resultou na resposta de queda das folhas (Fig. 3).

Nos tratamentos de anos medianos e secos, raiz e caule apresentaram semelhança na alocação da matéria seca entre os meses. Já folhas teve menor alocação no final da estação chuvosa, refletindo o início das perdas das folhas das plantas. Em relação as folhas nenhuma diferença foi detectada para um mesmo mês entre os anos, e a proximidade da chegada da nova estação chuvosa (fevereiro) não foi suficiente para as plantas produzirem folhas em nenhum dos tratamentos de simulação de chuvas (Fig. 3).

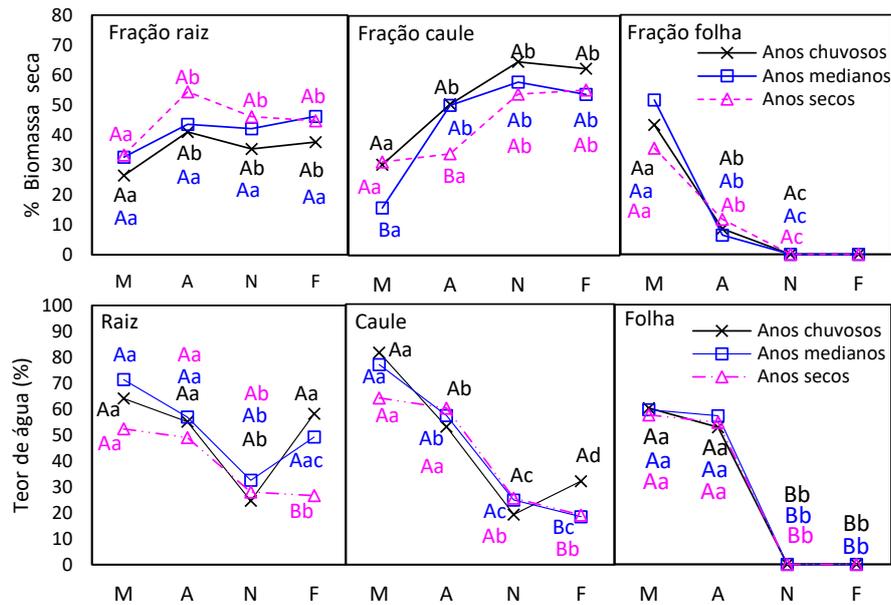


Fig. 3. Biomassa seca e teor relativo de água a raiz, caule e folha de *Schinus terebinthifolius* no meado e final das estações chuvosa (maio e agosto) e seca (novembro e dezembro) de cada tratamento de simulação de chuvas. Letras minúsculas diferentes entre os meses de um mesmo tratamento de simulação de chuva e letras maiúsculas diferentes entre os tratamentos de simulação de chuva de um mesmo mês indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) pelo teste do *Qui-quadrado*.

A precipitação não teve relação significativa com biomassa da raiz nos tratamentos dos anos chuvosos e secos. Já em relação a biomassa do caule e folhas precipitação foi significativa para explicar a variação registrada em todos os tratamentos de simulação de chuva, com elevado poder de explicação para a fração folha em todos os tratamentos (Tabela 2).

O teor relativo de água nos órgãos das plantas também apresentou diferença entre os meses, refletindo mais claramente o efeito da diferença sazonal nas raízes, caule e folhas, os quais tiveram redução acentuada de água no meado da estação seca, com maior recuperação do teor de água nos anos mais chuvosos para raiz e caule. Nos anos mais secos as plantas não apresentaram recuperação no teor de água das raízes no mês da transição seca-chuva. No tratamento de anos medianos, além das raízes, não houve recuperação do teor de água do caule, de forma que entre os tratamentos aplicados para um mesmo mês só foi registrado diferença nos meses da estação seca (Fig. 3).

3.3 Características morfoanatômicas

No tratamento dos anos chuvosos o tempo necessário para a completa abertura das folhas foi de 2 dias. Nos anos medianos o tempo necessário variou de 2 a 6 dias (média 3,4) e nos anos seco variou de 2 a 8 dias. Em média, o tempo para completa abertura foliar foi de 2; 3,4 e 4,8 dias nos tratamentos de anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente. A longevidade foliar média foi de 87; 111 e 115 dias, nos tratamentos de anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente. A área foliar diferiu entre os tratamentos, sendo a variação das áreas menor nas plantas submetidas ao tratamento dos anos seco. Precipitação acumulada teve relação significativa com área e longevidade foliar, explicando 69% da variação das áreas foliares e 96, 97 e 97% do tempo de vida das folhas nos tratamentos de anos secos, chuvosos e medianos, respectivamente. (Fig. 4, Tabela 2).

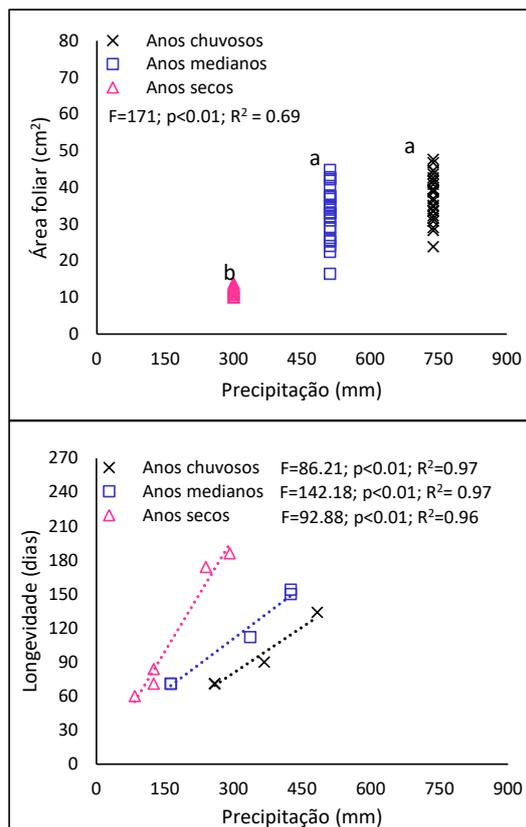


Fig. 4. Regressão linear entre precipitação acumulada nos tratamentos de anos chuvosos, medianos e secos e as variáveis área foliar e longevidade foliar. Letras diferentes entre tratamentos indicam diferença na variação da área foliar pelo teste Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade. F = valor do teste de regressão; p = probabilidade de significância da regressão; R^2 = coeficiente de explicação.

Tabela 2. Área foliar, estômatos, tricomas e vasos de xilema das plantas de *Schinus terebinthifolius* submetidas a simulação dos tratamentos de anos chuvosos, medianos e secos. Letras diferentes numa mesma linha indica diferença significativa entre os tratamentos pelo teste Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade. $\bar{X} \pm SD$ = média e desvio padrão.

	Anos chuvosos	Anos medianos	Anos secos
	$\bar{X} \pm SD$	$\bar{X} \pm SD$	$\bar{X} \pm SD$
Área foliar (cm ²)	37,49±6,17a	33,09±7,11a	11,70±1,15b
Estômatos superfície adaxial (mm ²)	3,07±2,06	3,07±2,35	1,2±1,40
Estômatos superfície abaxial (mm ²)	24,10±7,17	25,89±5,72	26,30±0,40
Tricomas superfície adaxial (mm ²)	1,38±1,35	2,56±1,70	2,87±0,17
Tricomas superfície abaxial (mm ²)	2,82±0,81	2,30±0,81	2,51±0,01
Número de vasos de xilema (mm ²)	333,33±37,25a	272,35±35,21b	267,69±20,89b
Diâmetro do xilema (µm)	2,82±0,91	2,53±0,83	2,26±1,00

As folhas de *S. terebinthifolius* apresentaram estômatos do tipo anomocíticos, apresentando estrias laterais e tricomas unicelulares de ponta aguda, denominados de tectores, bem como tricomas glandulares. Tanto estômatos quanto tricomas ocorreram principalmente na superfície abaxial (Fig. 5), sem diferença na variação da densidade estomática (H=3,47; p=0,17) ou na densidade de tricomas (H=2; p=0,36) entre os tratamentos.

A nervura central do folíolo, em secção transversal, foi biconvexa, sendo mais pontiaguda na face adaxial e acompanhou a formação dos canais secretores. Os feixes do xilema vascular apresentaram-se descontínuos e ocorriam em torno da região do parênquima medular. Os vasos do xilema e do floema apresentaram disposição radial, sendo o xilema voltado para a parte interna do feixe e o floema para a parte externa, onde se localizavam os canais secretores. O xilema apresentou-se disposto em fileiras, podendo algumas vezes estar separado por raios bem estreitos de células parenquimáticas. Alternando-se com os canais secretores e com os tecidos de condução foram encontradas fileiras de parênquima, partindo da periferia do feixe (Fig. 5).

A densidade de vasos xilemáticos diferiu entre tratamentos (H=8,27; p=0,01), sendo o número de vasos menor nos anos mais secos. Houve variação no diâmetro dos vasos. O tamanho mínimo e máximo dos vasos nos anos chuvosos, medianos e secos foram de 1 a 5,91; de 0,62 a 5,50 e de 0,21 a 6,45 µm, respectivamente (Fig. 5). Houve diferença na distribuição dos vasos por classe de diâmetro, com ocorrência de uma maior frequência de vasos de pequenos tamanhos (até 2µm) no tratamento dos anos mais secos (Fig. 5).

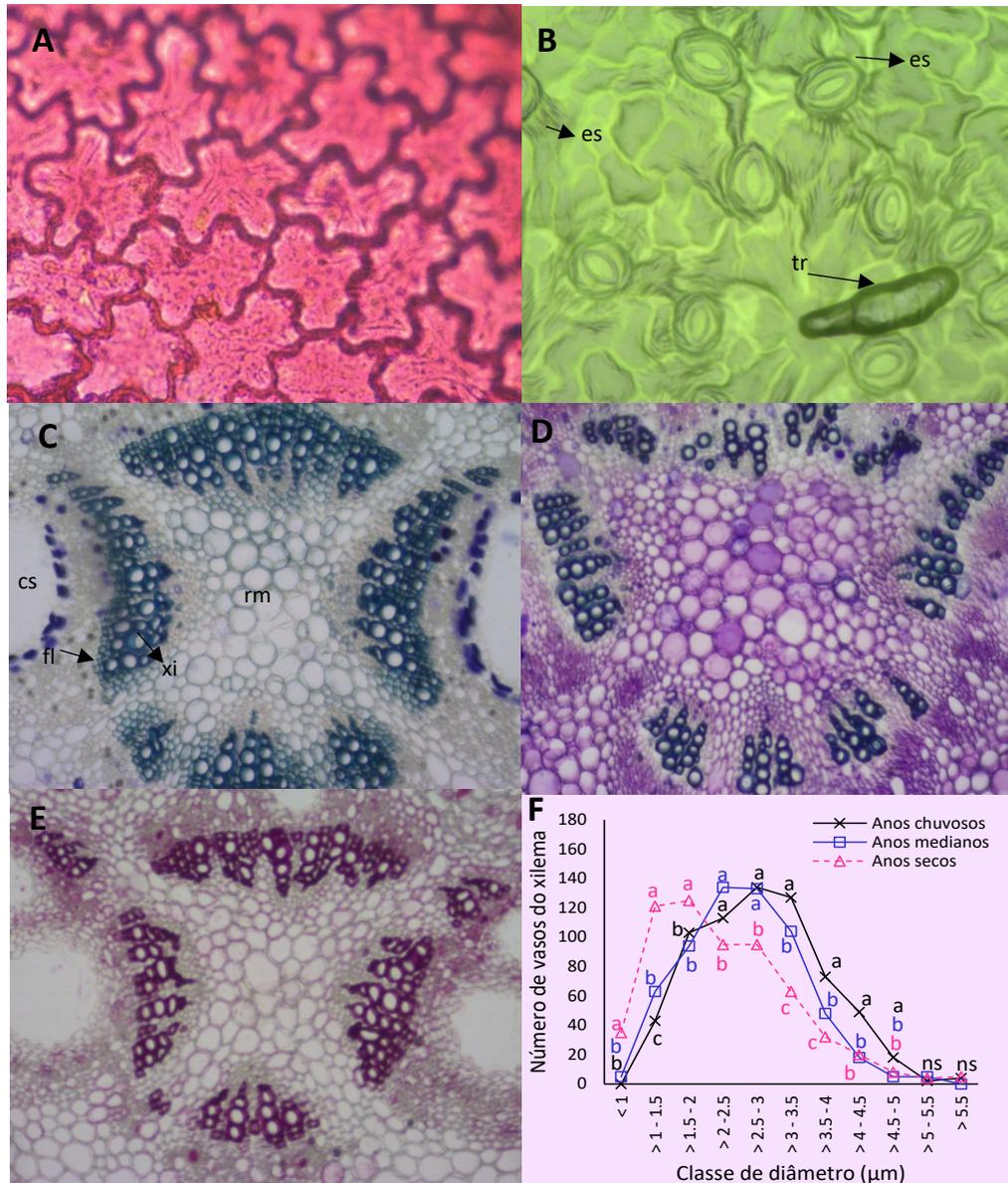


Fig. 5. Vista dos estômatos e tricomas na superfície adaxial (A) e abaxial (B) e vasos do xilema de *Schinus terebinthifolius* aos 3 meses de simulação da estação chuvosa nos tratamentos de anos chuvosos (C), medianos (D) e secos (E) e distribuição do número de vasos por classe de diâmetro (F). Letras diferentes numa mesma classe de diâmetro entre os tratamentos indica diferença no tamanho dos vasos pelo teste *Qui-quadrado*, a 5% de probabilidade (ns = diferença não significativa; es = estrias; tr = tricomas; es = estômatos; xi = xilema; fl = floema; cn = canal secretor; rm = região medular).

3.4 Sobrevivência

Ao final do estudo foi registrado diferença significativa nas curvas de sobrevivência entre os tratamentos, com 66, 36 e 10% de sobrevivência nos tratamentos de anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente (Fig. 6). Nenhuma mortalidade foi registrada nos meses da estação chuvosa. Apesar de sobrevivência ser mais elevada nos anos mais chuvosos, a precipitação só teve relação significativa para explicar a variação da sobrevivência nos anos medianos e secos, explicando 31 e 40% da sobrevivência, respectivamente (Fig. 6; Tabela 1).

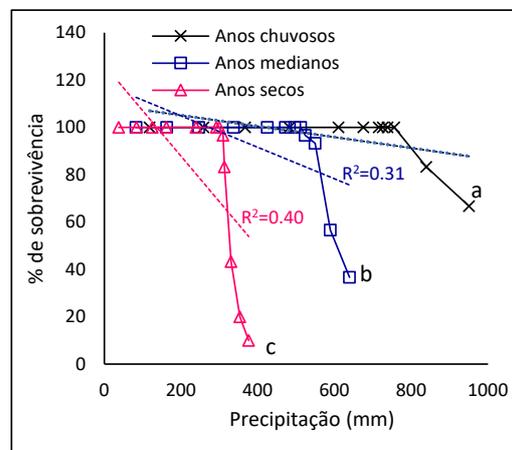


Fig. 6. Curvas de sobrevivência das estações chuvosa (março a agosto) e seca (setembro a fevereiro) dos anos chuvosos, medianos e secos. Letras minúsculas diferentes entre curvas indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) pelo Log-Rank Test. Linhas pontilhadas indicam a tendência linear da regressão de cada curva. R^2 = Coeficiente de determinação da variável preditora (precipitação acumulada).

4. Discussão

Os achados deste estudo mostraram que plântulas de *S. terebinthifolius* poderão sobreviver em áreas de transição mata atlântica-caatinga se ocorrer o avanço do clima da caatinga, mas com reduções no tamanho e no acúmulo de biomassa. Tais reduções seguem a tendência registrada para as plantas de outras espécies submetidas a estresse hídrico (Kuromori et al., 2008; Lemos et al., 2011; Eziz et al., 2017; Palhares-Neto et al., 2020; Aguiar et al., 2020).

Embora precipitação seja apenas um dos fatores que influencia o crescimento vegetativo e a sobrevivência das plantas, neste estudo este fator teve considerável poder de explicação na variação da maioria dos parâmetros mensurados. A planta

pode mudar a direção da alocação de biomassa entre as partes de seu corpo durante seu desenvolvimento, sobretudo quando submetida a condições de estresse hídrico (Lemos et al., 2011; Eziz et al., 2017). Mesmo assim, evidenciamos que precipitação explicou as variações nos tamanhos e nas taxas de crescimento em altura e em diâmetro de todos os tratamentos.

O menor crescimento de plântulas e o aumento da alocação para o crescimento radicular em situações de baixa disponibilidade de água é bem documentada, sendo o investimento para o crescimento radicular uma resposta adaptativa de otimização da absorção de água que depende da intensidade do estresse (Kozlowski e Pallardy, 2002; Hartmann, 2010; Poorter et al., 2012; Eziz et al., 2017). Todavia, neste estudo embora a razão raiz-caule e a biomassa das raízes tenham sido mais elevadas nos anos mais secos, curiosamente só foi detectada relação entre precipitação e biomassa alocada para as raízes no tratamento dos anos medianos e entre precipitação e razão raiz-caule nos tratamentos dos anos chuvosos e medianos.

O fato das plântulas terem apresentado razão raiz-caule e a biomassa das raízes mais elevado nos anos mais secos pode ter ocorrido porque as plântulas investiram em aumentar a produção das raízes para melhorar sua eficiência na absorção de água, seguindo as respostas de outros estudos (Eziz et al., 2017). No entanto, segundo Kotowska et al. (2015), plantas de algumas espécies podem eliminar as raízes finas em condição de estresse hídrico, o que resultaria em redução de biomassa, sendo a eliminação das raízes considerada como uma estratégia de resposta à seca, para evitar perda de água para o solo. No nosso estudo, as plantas dos anos mais secos apresentaram raiz de maior comprimento com uma menor ramificação lateral. Nos anos mais chuvosos as raízes tiveram menor comprimento, mas apresentaram mais ramificações laterais. Tal comportamento indica existir um ponto limitante, a partir do qual o aumento de biomassa do órgão seja desestimulado por não ter um retorno compensador em termos de ganho ou de economia de água.

Já a alocação da matéria seca na fração caule foi complexa, com diferenças entre os anos apenas nos meses da estação chuvosa. Embora precipitação tenha tido relação significativa com a fração biomassa do caule em todos os tratamentos, seu poder de explicação foi baixo no tratamento dos anos mais secos. A biomassa da fração caule tendeu a ser mais elevada nos anos mais chuvosos. A complexidade do comportamento da fração caule talvez reflita um pouco da história evolutiva da planta

que naturalmente ocorre em florestas úmidas ou em áreas ecotonais, as quais são mais sombreadas que as florestas secas. Consequentemente, a disponibilidade de luz torna-se um importante filtro abiótico que aumenta as relações competitivas entre as plantas (Nicotra, 1999), resultando em uma maior alocação de recursos para o crescimento em altura, sobretudo enquanto as plantas são mais jovens (Balfour et al. 2022).

Uma evidência que nos leva acreditar que a alocação de biomassa para o alcance de maiores alturas seria uma resposta para otimizar a obtenção de luz foi a presença de estrias na epiderme foliolar de *S. terebinthifolius*, partindo das células estomáticas, as quais aumentam a superfície de contato da célula e potencializam a captação da luz, conforme registrado por Moreira Coneglian et al. (2006). Além disso, de acordo com Lämke e Bäurle (2017) as plantas apresentam uma memória epigenética que influencia os mecanismos adotados para ajuste a mudanças do ambiente, incluindo mudanças do clima.

Em condições de baixa disponibilidade de água, por exemplo, segundo Auler et al. (2022) as células guardas do aparelho estomático tem capacidade de perceber e responder direta ou indiretamente a vários sinais ambientais e podem ser consideradas um importante centro de memória do estresse vivenciado pela planta, porque as células guardas podem ajustar seu turgor e alterar o movimento estomático em respostas aos sinais ambientais. Assim, considerando que as plantas da mata atlântica não são acostumadas com os sinais do clima da caatinga e que o presente estudo só teve duração de 1 ano, acreditamos que o tempo foi muito curto para que as plantas, que não tinham forte memória de intenso estresse hídrico por crescer em florestas com totais de precipitação geralmente superior a $1500\text{mm}\cdot\text{ano}^{-1}$ (Castro et al., 2012; Guerra et al., 2017; Elias et al., 2019; Pinto et al., 2020; Santos et al., 2020), perceber que a disponibilidade de água é um driver primariamente limitante nas características do clima das florestas sazonalmente secas, o que precisa ser avaliado melhor em estudos futuros. Os baixos totais pluviométricos e as secas sazonais que ocorrem todos os anos nas florestas sazonalmente secas selecionam estratégias que confirmam melhor chances de sobrevivência para as plantas (Lemos et al., 2011; Santos et al., 2014b; Palhares-Neto et al., 2020; Aguiar et al., 2020).

Considerando o aumento da aridez previsto para as florestas de ambiente semiárido (Daí, 2013; Huang et al., 2016), é de se esperar que a frequência de anos

secos aumente. Logo, mesmo ocorrendo maior persistência das florestas úmidas quando comparado as áreas de caatinga (Costa et al., 2017), o menor crescimento e a menor área foliar das plantas registrados nos anos mais secos indicam que a cobertura que estas plantas oferecerão ao solo tende a ser baixa, conseqüentemente os solos ficarão mais expostos a incidência da luz solar e a perda de água.

A caducifolia é uma estratégia de ajuste frequentemente adotada pelas plantas das florestas sazonalmente secas no período de menor disponibilidade de água no solo (Santos et al., 2014b; Silva et al., 2016; Araujo et al., 2019; Aguiar et al., 2020; Palhares-Neto et al. 2020). Tal estratégia também é registrada em florestas ombrófilas semidecíduais nos meses mais secos (Ferraz et al., 2004) e, neste estudo, foi adotada pelas plantas de *S. terebinthifolius*, sendo a resposta mais rápida no tratamento de anos mais secos. Segundo Lima et al. (2012) a fenologia das espécies mantém relação direta com a umidade do solo, sendo sugerido, por exemplo, que a disponibilidade de água no solo favorece a longevidade foliar (Myers 1988; Wilson et al., 2013). Logo, num cenário futuro, contendo uma maior frequência de anos secos, poderá ocorrer alteração no comportamento fenológico da brotação e longevidade foliar das plantas de áreas ecotonais, pois evidenciamos neste estudo que no tratamento dos anos mais secos as plantas de *S. terebinthifolius* demoraram mais dias para completar o desenvolvimento da folha, embora as tenham mantido por um período maior de tempo, possivelmente devido a importância do órgão para realização da fotossíntese.

Entre as características anatômicas, a quantidade e o tamanho dos estômatos podem sofrer alterações em respostas as mudanças nas condições ambientais (Lawson e Matthews 2020; Auler et al. 2022). Por exemplo, espécies com poucos estômatos de tamanho relativamente grande e com baixa condutância estomática geralmente são favorecidas em períodos de alta concentração de CO₂, enquanto espécies com muito estômatos de pequenos tamanhos e com condutância elevada são mais favorecidas em períodos de baixa concentração de CO₂ (Lammertsma et al., 2011). Já em ambientes secos, a quantidade de estômatos e de tricomas nas plantas podem variar em função do lado da lâmina foliar, refletindo a influência de fatores ambientais como intensidade luminosa e umidade relativa (Silva et al., 2011). Os tricomas influenciam o equilíbrio hídrico das plantas, por aumentar a espessura da camada limítrofe, e influenciam a temperatura foliar. Em algumas espécies a elevada

densidade de tricomas pode aumentar a temperatura foliar em até 3°C, mas em outras pode reduzir a temperatura por refletir a radiação solar (Domanda et al., 2023).

Embora a densidade de estômatos e de tricomas sejam características plásticas, os achados deste estudo não permite indicar tais características como respostas adaptativas para *S. terebinthifolius*, tendo em vista que não foram detectadas diferenças significativas na quantidade de estômatos ou de tricomas em resposta a redução da disponibilidade de água. Em adição, a densidade estomática (Tabela 1) que mensuramos neste estudo foi muita baixa se comparada a encontrada por Sabbi et al. (2010) que registraram um quantitativo de 480 a 482 estômato.mm⁻², mas é um valor próximo do registrado por Santos et al. (2014b) que encontraram 52 a 54 estômato.mm⁻². Contudo, Sabbi et al. (2010) avaliaram a influência da luminosidade na resposta anatômica de plantas com 18 meses de idade, enquanto o estudo de Santos et al. (2014b) foi feito com plantas com um ano de idade. No presente estudo, as plântulas analisadas tinham 3 meses de idade, sendo sua resposta anatômica avaliada em função da disponibilidade de água. Segundo Lawson e Matthews (2020), a densidade de estômato pode variar de folha a folha em resposta a aclimação aos sinais ambientais. Contudo este estudo sinaliza que talvez o número de estômatos desta espécie possa variar com a idade da planta. Além disso, Azevedo et al. (2015) e Santos et al. (2014b) classificaram as folhas de *S. terebinthifolius* como hipoestomática, mas neste estudo detectamos que a superfície adaxial pode ter presença de estômatos, embora em número bastante reduzido.

Número de vasos foi uma característica que diferiu entre os anos de simulação de chuvas, ocorrendo maior número de vasos nos anos mais chuvosos, refletindo, talvez, a diferença no tamanho foliar que reduziu com a redução da disponibilidade de água. Esse achado difere dos achados de Palhares-Neto et al. (2020) que registrou aumento no número de feixes vasculares em uma planta arbustiva em resposta ao estresse hídrico, indicando existir talvez diferenças na resposta de número de vasos entre plantas arbóreas e arbustivas, o que precisa ser melhor avaliado em estudos futuros. O diâmetro dos vasos não diferiu entre os tratamentos de simulação de chuvas, mas houve um aumento na frequência de vasos de menores tamanhos apenas no tratamento de anos mais secos, indicando ser esta uma resposta adaptativa que depende da intensidade do estresse hídrico de cada ano. Os vasos com maiores diâmetros garantem uma condução eficiente da água, no entanto, são mais

vulneráveis a cavitação, enquanto vasos de menores diâmetros garantem resistência hidráulica, sendo menos suscetíveis a embolia (Brunner et al., 2015; Beeckman, 2016).

Por fim, embora os modelos apontem maior persistência para as florestas úmidas da América do sul, com aumento das relações florísticas entre a mata atlântica e caatinga (Costa et al., 2017; Cordeiro et al., 2023) e nossos achados tenham indicado que *S. terebinthifolius* sobreviverá se crescer nas condições do clima da caatinga, a elevada mortalidade dos anos secos indica que esta espécie não formará populações numerosas se ocorrer aumento na frequência dos anos secos, especialmente se ocorrer uma série temporal longa de anos secos.

O aumento da mortalidade com a ocorrência de secas, registrado por Greenwood et al. (2017) e as variações dos tamanhos, do crescimento vegetativo e da longevidade foliar para ajustes a condição de seca (Myers 1988; Lemos et al., 2011; Wilson et al., 2013; Araujo et al., 2019; Aguiar et al., 2020; Palhares-Neto et al., 2020) deixa claro que precipitação é uma boa variável preditora do comportamento fisiológico das plantas, possibilitando estimar algumas respostas que poderão acontecer em tempos futuros com a redução da disponibilidade de água das florestas. Todavia, a variação que detectamos no poder de determinação da precipitação mostra que a relação entre precipitação e as respostas do crescimento nem sempre é direta, existindo parâmetro do crescimento que o poder de explicação da água diminui com o aumento da seca, o que precisa ser considerado nos modelos preditivos. Em outras palavras, o tipo de resposta adaptativa que a planta vai apresentar pode depender da intensidade do estresse (Poorter et al., 2012; Eziz et al., 2017), mas o poder de explicação da precipitação anual pode não aumentar com a intensidade do estresse.

5. Conclusões

Plantas de floresta úmida de boa plasticidade ecológica poderão sobreviver com o avanço das condições do clima das florestas sazonalmente secas. Contudo, o aumento da relação florística entre as florestas úmidas e secas, bem como o crescimento das plantas vão depender da variação interanual de precipitação que é imprevisível na região semiárida do nordeste do Brasil, sendo necessário estudos com um maior número de espécies para maiores generalizações, pois outras espécies poderão ter respostas distintas das apresentadas pelas plântulas de *S. terebinthifolius*.

O poder explicativo da precipitação depende da intensidade do estresse hídrico e da variável do crescimento considerada. As principais respostas adaptativas das plantas de *S. terebinthifolius* a um avanço do clima da floresta sazonalmente seca neste estudo foram redução de área foliar, redução de biomassa seca e aumento na frequência de vasos de xilema de menor tamanho. É possível que tais respostas também sejam apresentadas por outras espécies da floresta úmida nas áreas ecotonais, o que precisa ser investigado em estudos futuros.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao viveiro de Mineração Vale Verde pelo apoio na coleta de sementes e produção das mudas. Ao Laboratório de Irrigação e Salinidade da Universidade Federal de Campina Grande (UFCG) pelas análises do solo. A Universidade Federal de Alagoas, *Campus Arapiraca* pelo apoio logístico para o desenvolvimento dos experimentos. Aos estagiários Luana Kamila dos Santos, Lucas Bomfim da Silva e Maria dos Anjos Ferreira do Nascimento do Laboratório de Fisiologia Vegetal do Universidade Federal de Alagoas (UFAL) pela ajuda no transplante das plântulas e monitoramento crescimento e sobrevivências das plantas. Aos professores Flávia de Barros Prado Moura da UFAL e Mauro Guida dos Santos da Universidade Federal de Pernambuco pelas críticas e sugestões ao manuscrito. A CAPES pelo auxílio financeiro concedido através do Programa de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco. A FACEPE pela bolsa da primeira autora. Ao CNPq pelas bolsas de produtividade, bolsa de pós-doutorado Júnior e taxa de bancada concedidas aos autores.

Referências

Aguiar, B.A. S., Soares, E.S., Araujo, V.K.R., Santos, J. M.F.F., Santos, D.M., Santos, A.M.M., Silva, K.A., Souza, J.T., Araújo, E.L., 2020. The effect of reducing soil water availability on the growth and reproduction of a drought-tolerant herb. *Acta oecologica-international journal of ecology* 107, 03617. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103617>.

- Aguiar, J.T., Higuchi, P., Silva, A.C., 2021. Climatic niche determines the geographic distribution of Myrtaceae species in Brazilian subtropical Atlantic Forest. *Revista Árvore* 45, e4501. <https://doi.org/10.1590/1806-908820210000001>.
- Araujo, V.K.R., Silva, G.B., Araújo, E.L., Pimentel, R.M.M., Silva, K.A., 2019. Spatio-temporal variation in leaf morphofunctional attributes and relation to growth and survival of young woody plants. *Brazilian Journal of Botany* 42,1-11. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-00511-0>.
- Araújo, E.L., Castro, C.C., Albuquerque, U.P., 2007. Dynamics of Brazilian baatinga – a review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems and Communities* 1, 15-28. <https://www.researchgate.net/publication/282363215>.
- Auler, P.A., Freire, F.B.S., Lima V.F., 2022. On the role of guard cells in sensing environmental signals and memorising stress periods. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 34, 277-299. <https://doi.org/10.1007/s40626-022-00250-4>.
- Azevedo, C.F., Quirino, Z.G.M., Bruno, R.L.A., 2015. Estudo farmacobotânico de partes aéreas vegetativas de aroeira-vermelha (*Schinus terebinthifolius* Raddi, Anacardiaceae). *Revista brasileira de plantas medicinais* 17, 26-35.
- Balfour, K.C., Greco, D.A., Gridzak, R., Piggott, G., Schamp, B.S., Aarssen, L.W., 2022. Smaller species experience mild adversity under shading in an old-field plant community. *Ecology and Evolution* 12, e9006.
- Becklin, K.M., Anderson, J.T., Gerhart, L.M., Wadgyamar, S.M., Wessinger, C.A., Ward, J.K., 2016. Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant Physiology* 172: 635-649. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00793>.
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M.A., Arend, M., Sperisen, C., 2015. How tree roots respond to drought. *Front. Plant Sci.* 6, 1-16. Doi: 10.3389/fpls.2015.00547.
- Capo, L.F.M., Moraes, M.L.T., Zulian, D.F., Silveira, M.S., Portela, R.M., Cambuim, J., Silva, A.M., Soares, M.T.S., Sousa, V.A., Aguiar, A.V., 2022. Natural distribution of *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. in Brazil at current and future climate scenarios due to global climate change. *Revista Árvore* 46, e4609. <https://doi.org/10.1590/1806-908820220000009>.

- Castro, A.S.F., Moro, M.F., Menezes, M.O.T., 2012. O complexo vegetacional da zona litorânea no Ceará: Pecém, São Gonçalo do Amarante. *Acta Botanica Brasilica* 26, 108-124. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000100013>.
- Cia, M.C., Guimarães, A.C.R., Medici, L.O., Chabregas, S.M., Azevedo, R.A., 2012. Antioxidant responses to water deficit by drought-tolerant and sensitive sugarcane varieties. *Annals of Applied Biology* 161, 313-324. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00575.x>.
- Cong, Y., Gu, Y., Wang, W.J., Wang, L., Xue, Z., Xen, Y., Ji, Y., Xu, J., Li, M.H, He, H.S., Jiang, M., 2024. The interaction between temperature and precipitation on the potential distribution range of *Betula ermanii* in the alpine treeline ecotone on the Changbai Mountain. *Forest Ecosystems* 11, 100166. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100166>.
- Cordeiro, J.M.P., Felix, L.P., Souza, B.I., Pessoa, E., 2023. Florestas Estacionais Decíduas de Terras Baixas no Agreste da Paraíba, Brasil: Mata Atlântica, ecótono ou Caatinga? *Iheringia, Serie Botanica* 78, e2023006. <https://doi.org/10.21826/2446-82312023v78e2023006>.
- Costa, G.C., Hampe, A., Ledru, M.P., Martinez, P.A., 2017. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global ecology and biogeography* 27, 285-297.
- Crous, C.J., Malan, F.S., Wingfield, M.J., 2016. Securing African forests for future drier climates: applying ecophysiology in tree improvement. *Southern Forests* 78, 241-254. <https://doi.org/10.2989/20702620.2016.1207131>.
- Daí, A., 2013. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3,52-58. <https://doi.org/10.1111/geb.12694>.
- Domanda, C., Nuzzo, V., Montanaro, G., Failla, O., Rustioni, L., 2023. Trichomes affect grapevine leaf optical properties and thermoregulation. *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 35, 299-308. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00287-z>.
- Elias, G.A., Giehl, E.L.H., Gasper, A.L., Lima, J.M.T., Santos, R., 2019. Low temperature extremes influence both the presence of palms low temperature extremes influence both the presence of palms and palm species richness in the Atlantic Forest, Southern Brazil. *Ecología Austral* 29, 41-49. <https://doi.org/10.1038/nclimate1633>.

- Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z., Fang, J., 2017. Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecology and Evolution* 7, 11002–11010.
- Fu, X., Meinzer, F.C., Woodruff, D.R., Liu, Y., Smith, D.D., McCulloh, K.A., Howard, A.R., 2019. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. *Plant Cell and Environment* 42, 2245–2258. <https://doi.org/10.1111/pce.13543>.
- Ferraz, E.M.N., Araújo, E.L., Silva, S.I., 2004. Floristic similarities between lowland and montane areas of Atlantic Coastal Forest in Northeastern Brazil. *Plant Ecology*, 154, 59-70. DOI: 10.1023/B:VEGE.0000046062.77560.f5.
- Garrastazu, M., Mattos, P., 2013. Modelagem e distribuição geográfica. In: L. Gomes, R. Silva-Mann, P. Mattos, A. Rabbani (ed.). *Pensando a biodiversidade: aroeira (Schinus terebinthifolius Raddi.)*, 1ª ed. São Cristóvão: editora UFS, pp. 21-31.
- Gilbert, B., Favoreto, R., 2011. *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Revista Fitos* 6, 43-46.
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C.D., Fensham, L., Kattge, J., Bönisch, G., Kraft, N.J.B., Jump, A.S., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters* 20, 539-553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>.
- Guerra, T.N.F., Araujo, E.L., Sampaio, E.V.S.B., Ferraz, E.M.N., 2017. Urban or rural areas: which types of surrounding land use induce stronger edge effects on the functional traits of tropical forests plants? *Applied Vegetation Science* 20, 538-548. <https://doi.org/10.1111/avsc.12315>.
- Hartmann, H., 2010. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - how trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biol.* 17, 642–655. Doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02248.x.
- Huang, J., Ji, M., Xie, Y., Wang, S., He, Y., Ran, J., 2016. Global semi-arid climate change over last 60 years. *Climate Dynamics*, 46, 1131-1150.
- Jin, R., Shi, H., Han, C., Zhong, B., Wang, Q., Chan, Z., 2015. Physiological changes of purslane (*Portulaca oleracea* L.) after progressive drought stress and rehydration. *Scientia Horticulturae* 194, p.215-221. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.08.023>.

- Kotowska, M.M., Hertel, D., Rajab, Y.A., Barus, H., Schuldt, B., 2015. Patterns in hydraulic architecture from roots to branches in six tropical tree species from cacao agroforestry and their relation to wood density and stem growth. *Front. Plant Sci.* 6,191. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00191>.
- Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68, 270-334. <https://www.jstor.org/stable/4354422>.
- Kuromori, T., Seo, M., Shinozaki, K., 2018. ABA transport and plant water stress responses. *Trends in Plant Science* 23, 513-522. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.04.001>.
- Lämke, J., Bäurle, I., 2017. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology* 18, 124-135. <https://doi.org/doi:10.1186/s13059-017-1263-6>.
- Lawson, T., Matthews, J. 2020. Guard Cell Metabolism and stomatal function. *Annual Review of Plant Biology* 71, 273-302. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100371108>.
- Lammertsma, E.I., Boer, H.J., Dekker, S.C., Dilcher, D.L., Lotter, A., Wagner-Cremer, F. 2011. Global CO₂ rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *PNAS* 108, 4035-4040. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>.
- Lemos, A.O., Silva, S.I., Pimentel, R.M.M., Xavier, B.T., Araújo, E.L., 2011. Ecophysiology answers of *Bernardia sidoides* Mull. Arg. to water stress. *Revista de Geografia* 28, 149-160.
- Lima, A.L.A., Sampaio, E.V.S.B., Castro, C.C., Rodal, M.J.N., Antonino, A.C.D., Melo, A. L., 2012. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees Struct. Funct.* 26, 1605–1616. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0735-2>.
- Lima, L.B., Vasconcelos, C.F.B., Maranhão H.M.L., Leite V.R., Ferreira P.A., Andrade B.A., Araújo E.L., Xavier H.S., Lafayette S.S.L., Wanderley A.G., 2009. Acute and subacute toxicity of *Schinus terebinthifolius* bark extract. *Journal of Ethnopharmacology* 126, 468–473. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2009.09.013>
- Luque, R., Sousa, H.C.D., Kraus, J.E., 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra pelo azul de alcian

- 8GS ou 8GX. *Acta Botânica Brasilica* 10, 199-212. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061996000200001>.
- Majumdar, R.K., Chakider, B.P., Mukherjee, S.K., 1969. Selection and classification of mango root stocks in the nursery stage. *Acta Horticulturae* 24, 101-106. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1972.24.17>.
- Moreira-Coneglian, I.R., Oliveira, D.M.T., 2006. Anatomia comparada dos limbos cotiledonares e eofilares de dez espécies de Caesalpinioideae (Fabaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 29, 193-207. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000200001>.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., Iriarte, S.V.B., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80, 1908- 1926.
- Myers, N., 1988. Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environment systems & decisions* 8,187-208. <https://doi.org/10.1007/BF02240252>.
- O'Brien, T.P., Feder, N., McCully, M.E., 1964. Coloração policromática de paredes celulares vegetais por azul de toluidina. *Protoplasma* 59, 368–373. <https://doi.org/10.1007/BF01248568>.
- Palhares Neto, L., Souza, L.M., Morais, M.B., Arruda, E., Figueiredo, R.C.B.Q., Ulisses, C.C.C., 2020. Morphophysiological and biochemical responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to water deficit. *Journal of Plant Growth Regulation* 39, 26–40. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09961-6>.
- Pinto, S.R., Mendes, G., Santos, A.M., Dantas, M., Tabarelli, M., Melo, F.P., 2010. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Tropical Conservation Science* 3, 389-402. <https://doi.org/10.1177/194008291000300404>.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L., 2012. Biomass allocation to leaves, stem and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol.* 193, 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>.
- Rodal, M.J.N., Barbosa, M.R.V., Thomas, W.W., 2008. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? *Brazilian Journal of Biology* 68, 467-475. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000300003>.

- Santos, M.S., Feijó, N.S.A., Secco, T.M., Mielke, M.S., Gomes, F.P., Costa, L.C.B., Silva, D.C., 2014a. Efeitos do sombreamento na anatomia foliar de *Gallesia integrifolia* (Spreng) Harms e *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Revista Brasileira de Plantas medicinais* 16, p.89-96. <https://doi.org/10.1590/S1516-05722014000100013>.
- Santos, M.G., Oliveira, M.T., Figueiredo, K.V., Falcão, H.M., Arruda, E.C.P., Almeida-Cortez, J., Sampaio, E.V.S.B., Ometto, J.P.H.B., Menezes, R.S.C, Oliveira, A.F.M., Pompelli, M.F., Antonino, A.C.D., 2014b. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 26. 83-99. <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0008-0>.
- Santos, P.S., Araújo, E.L., Andrade, J.R., Silva, K.A., Santos, D.M., Santos, J.M.F.F., Prazeres, G.L., Ferraz, E.M.N., 2020. Urban or rural fragments: which soil use in forest surroundings induces greater litter deposition? *Urban Ecosyst* 23, 865-874. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00931-5>.
- Sabbi, L.B.C., Ângelo A.C., Boeger, M.R., 2010. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 65, 171-181.
- Silva, K.A., Santos, J.M.F.F., Andrade, J.R., Lima, E.N., Albuquerque, U.P., Ferraz, E.M.N., Araújo, E.L., 2016. The influence of microhabitat on the population dynamics of four herbaceous species in a semiarid area of northeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 76, 45-54. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.10014>.
- Silva, O.N., Leite, D.S., Bernardes, L.A., Paiva, J.G.A., 2011. Morphology, anatomy and histochemistry of the leaves of *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 10, 56-66.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites Jr, J.W., 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20, 272-288. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x>
- Wilson, S., Marra, P.P.P., Sillett, T.S.S., 2013. The effects of experimental irrigation on plant productivity, insect abundance and the non-breeding season performance of a migratory songbird. *PloS One* 8, 1-9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055114>.

ARTIGO 2. Examinando as respostas adaptativas de plantas jovens da floresta úmida a um possível avanço do clima de florestas sazonalmente secas

A ser submetido para revista Journal Theoretical Experimental Plant Physiology

Examinando as respostas adaptativas de plantas jovens da floresta úmida a um possível avanço do clima de florestas sazonalmente secas

Jecilaine Efigênia da Silva¹, José Vieira Silva², Dayane Mércia Ribeiro², Bruno Ayron de Souza Aguiar³, Marciel Teixeira de Oliveira¹, Elcida de Lima Araújo¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901, Recife, PE, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente, Universidade Federal de Alagoas, 57309-000, Arapiraca, AL, Brasil.

³ Pós-doutorado Júnior, Programa de Pós-graduação em Desenvolvimento e Meio Ambiente da Universidade Federal do Piauí, Campus Universitário Ministro Petrônio Portella, Bairro Ininga, Teresina, Piauí, 64049-550.

Resumo Mudanças do clima afetará a capacidade de sobrevivência das plantas, a qual dependerá da eficiência de suas respostas adaptativas. Avaliamos as respostas fisiológicas (teor de clorofilas *a* e *b*, *A*, *g_s*, *C_i*, *E*, *EUA*, *EUA_i*, *EC* e temperatura foliar) e bioquímicas (EE, proteínas solúveis, CAT e SOD) de plantas jovens de *Schinus terebinthifolius* da mata atlântica (floresta úmida), a uma simulação das características da disponibilidade histórica de água das chuvas da caatinga (floresta sazonalmente seca). O poder de explicação de precipitação sobre as variáveis fisiológicas variou entre os tratamentos, com tendência de aumento no tratamento de anos secos para as variáveis *A* e *g_s*. A temperatura foliar manteve correlação com todas as variáveis fisiológicas, bem como com precipitação nos tratamentos de menor disponibilidade de água (anos medianos e secos). O extravasamento de eletrólitos (EE) e a produção de proteínas aumentaram nos anos secos. A atividade da CAT não diferiu entre os tratamentos. A atividade da SOD diferiu, porém sem tendência clara de comportamento entre os tratamentos. Os achados mostraram que as respostas bioquímicas e fisiológicas das plantas de *S. terebinthifolius* ao avanço das características da distribuição das chuvas da caatinga poderão refletir o efeito da sazonalidade das chuvas e ter comportamento diferenciado nos eventos extremos de anos chuvosos e secos. A termorregulação foliar pode ser um importante mecanismo que possibilite a sobrevivência das plantas, mas em eventos extremos de anos muitos secos ou muitos chuvosos, precipitação pode não ter poder preditivo sobre o comportamento da temperatura foliar.

Palavras-chave: caatinga · floresta atlântica · trocas gasosas · enzimas antioxidativas

Introdução

Mudanças no clima modificam a capacidade de sobrevivência das plantas nas florestas, a qual depende da eficiência das respostas adaptativas adotadas frente aos diferentes estresses do ambiente, sendo as respostas ao déficit hídrico bastante documentada (Xu et al. 2007; Anjum et al. 2011; Eziz et al. 2017; Aguiar et al. 2020; Souza et al. 2020). As respostas adaptativas podem envolver modificações nas características morfológicas, fisiológicas, anatômicas e bioquímicas das plantas, que são refletidas em sua plasticidade ecológica. Geralmente, plantas de maior plasticidade apresentam mais chance de sobrevivência, enquanto as de baixa plasticidade podem morrer ou ter sua distribuição alterada nos habitats por apresentarem baixa flexibilidade evolutiva (Becklin et al. 2016).

Na região tropical a precipitação anual e sua forma de distribuição entre os meses do ano são variáveis do clima com previsão de significativas mudanças que

podem gerar condições de estresse para o estabelecimento das plantas, influenciando a composição e riqueza de espécies das florestas úmidas e secas. A precipitação anual das florestas úmidas é mais elevada que as registradas nas florestas secas (Costa et al. 2017). Na região nordeste do Brasil, por exemplo, florestas úmidas do tipo mata atlântica têm totais pluviométricos variando de 1.026,4 a 2.460mm (Pinto et al. 2010; Castro et al. 2012; Santos et al. 2020), enquanto as florestas sazonalmente secas do tipo caatinga, têm totais oscilando entre 250 e 1.200 mm, com cerca 85-90% das chuvas ocorrendo na estação chuvosa (Araújo et al. 2007; Aguiar et al. 2020). A diferença nestes totais indica que naturalmente as plantas de florestas úmidas, mesmo as de boa plasticidade ecológica, experimentam deficiência hídrica menos severa quando comparadas as plantas das florestas sazonalmente secas.

Contudo, os modelos climáticos preveem mudanças nos totais de precipitação das florestas úmidas e secas (Daí 2013), existindo inferências sobre a estabilidade das florestas (Costa et al. 2017), as quais podem aumentar ou reduzir de extensão (Werneck et al. 2011; Huang et al. 2016). Conseqüentemente, um determinado tipo de floresta pode passar a ocupar áreas antes não ocupada, devido a dinâmica de avanço ou recuo das características do clima (precipitação, sazonalidade e temperatura), o que pode ser especialmente importante em áreas de transição entre florestas úmidas e secas, denominadas áreas ecotonais, as quais reúne espécies de formações vegetacionais distintas (Mendes et al. 2010; Cordeiro et al. 2023).

Por exemplo, no ambiente semiárido do nordeste do Brasil tem sido registrado a existência de áreas ecotonais, ou seja, áreas de transição entre a mata atlântica (floresta úmida) e caatinga (floresta sazonalmente seca) (Moro et al. 2016; Cordeiro et al. 2023). Todavia, de acordo com Werneck et al. (2011) existe possibilidade das florestas tropicais sazonalmente secas se expandirem, em resposta as mudanças do clima. Se este cenário se concretizar, as plantas da mata atlântica de áreas ecotonais poderão experimentar estresse hídrico diferente no futuro, quando comparado ao que normalmente elas vivenciam. Plantas da caatinga apresentam estratégias que as permite sobreviver em condições de disponibilidade hídrica limitada (Araújo et al. 2019; Aguiar et al. 2020; Souza et al. 2020), consideradas como respostas adaptativas (Xu et al. 2007; Anjum et al. 2011; Becklin et al. 2016), mas não sabemos se as plantas da mata atlântica irão persistir nas áreas ecotonais e nem se adotarão as mesmas respostas adaptativas, caso ocorra o avanço das características do clima da caatinga.

As respostas adaptativas envolvem mecanismos que influenciam a expressão gênica e as vias de sinalização hormonal do estresse percebido pela planta, resultando em alterações em sua fisiologia e bioquímica (Chaves et al. 2002; Apel e Hirt 2004; Fujita 2006), como: redução na condutância estomática, na transpiração e na taxa fotossintética; aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (ROS); alteração na atividade das enzimas do sistema antioxidativo, como superóxido dismutase e catalase para evitar danos oxidativos (Apel e Hirt 2004; Pan et al. 2006; Anjum et al. 2011; Souza et al. 2020). Tais achados sugerem que as plantas apresentam memória relacionada ao estresse vivenciado que influenciam suas adaptativa (Lämke e Bäurle 2017; Lawson e Matthews 2020; Auler et al. 2022) e que precipitação é uma boa variável preditora das respostas fisiológicas e bioquímicas das plantas ao estresse hídrico.

Contudo, as mudanças climáticas preveem ocorrência de eventos extremos de chuvas ou de secas, bem como redução do total anual de precipitação de alguns ambientes (Daí 2013; Werneck et al. 2011), o que pode fazer com que o poder preditivo da precipitação sobre as respostas bioquímicas e fisiológicas das plantas seja alterado. Evidenciar tais alterações é fundamental para estimarmos a capacidade de sobrevivência das plantas, pois mudanças climáticas podem modificar a distribuição das espécies ou o tamanho de suas populações, gerando impacto que pode ser positivo ou negativo para a conservação da biodiversidade e de seus serviços ecossistêmicos.

Com base no exposto e admitindo a hipótese que o poder de predição da precipitação sobre a fisiologia das plantas aumenta com a redução da disponibilidade de água, este estudo objetiva caracterizar e comparar as respostas fisiológicas e bioquímicas das plantas de áreas de mata atlântica submetidas a simulações de média histórica das chuvas que foram registradas em áreas de caatinga, visando melhor compreender as repostas adaptativas positivas para sobrevivência e persistência das espécies na floresta.

Material e métodos

Tratamentos de simulação de chuvas históricas e espécie selecionada

A simulação das médias históricas das chuvas foi realizada com base nos dados diários de precipitação de uma série temporal histórica de 60 anos (1956-2016) de uma área de floresta tropical sazonalmente seca, com vegetação do tipo caatinga,

os quais foram disponibilizados pela Estação Meteorológica do Instituto de Pesquisa Agrônômica (IPA) de Caruaru-PE, localizada na região do Agreste que é considerada como uma zona de transição entre a vegetação da mata atlântica e a caatinga do sertão de Pernambuco (Rodal et al. 2008).

A precipitação anual da área da coleta dos dados oscilou em torno de 660mm, com cerca de 80-85% do total de chuvas ocorrendo na estação chuvosa que geralmente vai de março a agosto, seguida da estação seca que vai de setembro a fevereiro. O sinal de favorabilidade ou não das estações climáticas pode ser alterado nesta área, pois pode ocorrer uma sequência de dias secos (denominados de veranicos) dentro estação chuvosa, bem como ocorrer uma sequência de dias chuvosos dentro da estação seca (denominados de chuvas erráticas), que influencia o crescimento e a sobrevivência das plantas (Araújo et al 2007; Araujo et al. 2019; Aguiar et al. 2020).

Os totais de precipitação dos anos da série histórica foram utilizados para definição dos três tratamentos de simulação de chuvas, neste estudo denominados de anos chuvosos, anos medianos e anos secos. Assim, inicialmente, os totais anuais de precipitação da série histórica de 1956 a 2016 foram submetidos a uma análise de estatística descritiva e interquartilica, para determinar um valor de corte (mm) separador dos anos chuvosos, medianos e secos. O desvio interquartilico da série temporal foi somado à média aritmética da série histórica para determinar o valor de corte do tratamento de simulação dos anos chuvosos (>833mm) e foi subtraído da média histórica para determinar o tratamento de simulação dos anos secos (<433mm). Os anos que apresentaram totais de precipitação entre o valor de corte dos anos chuvosos e secos representaram o tratamento de simulação de chuvas dos anos medianos (>433 e <833mm). Os totais médios mensais de cada tratamento encontram-se apresentado na Figura 1.

A simulação da disponibilidade diária de água de cada tratamento foi feita com base nas médias diárias das chuvas de cada mês do conjunto de anos de cada tratamento. O valor médio de chuvas de cada dia por tratamento foi utilizado para regar as plântulas e plantas jovens, visando avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas da mata atlântica, que chegam a ocorrer em áreas ecotonais (mata atlântica-caatinga), a um avanço futuro das características do clima da caatinga, que é uma floresta tropical sazonalmente seca.

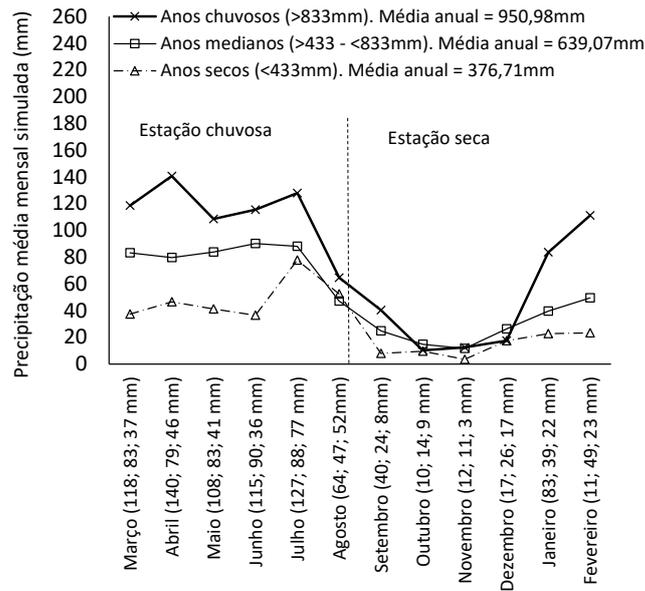


Figura 1. Total mensal das chuvas simuladas no conjunto dos anos secos, medianos e chuvosos da caatinga, com base na série histórica de 60 anos (1956-2016) disponibilizada pela Estação Experimental do IPA de Caruaru-PE. Valores depois dos meses correspondem ao quantitativo médio mensal de água simulado no tratamento de anos chuvosos, medianos e secos, respectivamente. Linha pontilhada separa os meses das estações chuvosa e seca.

A espécie modelo da mata atlântica selecionada para o estudo foi a *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) por apresentar ampla distribuição na mata atlântica, chegando a ocorrer em áreas de transição entre a mata atlântica e caatinga, sendo popularmente conhecida como aroeira da praia, aroeira-vermelha, aroeira-pimenteira e pimenta-rosa (Gilbert e Favoreto 2011; Garrastazu e Mattos 2013). Trata-se de uma espécie pioneira de boa plasticidade ecológica, o que favorece a sua sobrevivência em diferentes habitats. Sua ocorrência em áreas de transição floresta úmida-floresta seca, indica que ela é susceptível a uma maior variação nas características do ciclo sazonal hidrológico (Greenwood et al. 2017), o que a torna um bom modelo para avaliar as respostas adaptativas a um possível avanço das características do clima da caatinga que é semiárido, do tipo BSh de Köppen (Araújo et al. 2007), enquanto em as áreas de floresta atlântica o clima é do tipo AS' quente e úmido de Köppen (Santos et al. 2020).

S. terebinthifolius é uma árvore dioica, com: altura variando ente entre 5 e 10m, copa que chega a 60 cm de diâmetro e folha composta, com 3 a 10 pares de folíolos. Apresenta frutos do tipo drupa de cor vermelha, com 2 a 5 mm de diâmetro, contendo uma única semente (Gilbert e Favoreto 2011) e apresenta considerável importância

para as populações locais, devido, sobretudo, ao seu valor medicinal (Lima et al. 2009; Gilbert e Favoreto 2011).

Coleta de sementes e produção de mudas

Frutos maduros e sadios de *S. terebinthifolius* foram coletadas de diferentes árvores em uma área de mata atlântica da Fazenda Uruçu, da cidade de Craíbas-Alagoas, colocados em saco plástico e levados para o laboratório da Mineração Vale Verde para beneficiamento das sementes, visando evitar a proliferação de patógenos. As sementes foram secas a temperatura ambiente e semeadas em copos descartáveis, contendo terra vegetal, vermiculita e serrapilheira.

Pós germinação, 60 plântulas foram transferidas para vasos de polietileno, com 283,3cm² de área de circunferência e capacidade de 10L, contendo 9,5Kg de solo peneirado e uma fina camada de brita para auxiliar na drenagem da água. O solo foi coletado de uma área de caatinga próxima da área de mata atlântica, localizada na cidade de Coité do Nóia-AL, contendo as seguintes características (meq/100g): 0,94 Ca; 0,04 Mg; 0,05 Na; 0,15 K; 0,87P; 1,63 S; 1,49 H; 2,88 Al. Além disso, apresentou 1,40% de matéria orgânica; 0,08% N e pH de 4,64. A capacidade de retenção de água do solo (capacidade de campo) foi previamente determinada pelo método gravimétrico e as plântulas foram mantidas no solo em capacidade de campo por mais 10 dias, para proporcionar um curto período de aclimação antes da diferenciação dos tratamentos de simulação de chuvas.

Aplicação dos tratamentos de simulação de chuvas e mensuração das variáveis fisiológicas e bioquímicas

O experimento de simulação das chuvas históricas foi realizado em casa de vegetação da Universidade Federal de Alagoas (UFAL – *Campus Arapiraca*). Após o período de aclimação, os vasos com plântulas receberam rega diária, conforme quantitativo médio diário de chuvas de cada tratamento (anos chuvosos, medianos e secos). Todavia, considerando a área da circunferência do vaso de polietileno, inicialmente o valor médio diário de precipitação foi convertido em litros/m² e depois em litros/cm² para determinar o quantitativo de água, correspondente a média diária de precipitação, a ser administrado por dia nos vasos de cada tratamento.

As plântulas de cada tratamento foram monitoradas por 12 meses, simulando as estações chuvosa (março a agosto) e seca (setembro a fevereiro). Cada tratamento teve 20 repetições, sendo 10 para o monitoramento das respostas fisiológicas que não necessitavam de coletas destrutivas: clorofila *a* e *b*; assimilação líquida de CO₂ (*A*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); condutância estomática (*g_s*, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO₂ (*C_i*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); transpiração (*E*, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); temperatura foliar (°C); eficiência instantânea do uso da água (*EUA*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), calculada pela divisão de *A/E*; eficiência intrínseca do uso da água (*EUA_i*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), calculada pela razão *A/g_s* e a eficiência de carboxilação (*EC*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), calculada pela razão *A/C_i* e 10 repetições para o monitoramento das respostas bioquímicas: extravasamento de eletrólitos (*EE*, %); teor de proteínas solúveis totais e atividade das enzimas Catalase (CAT) e Superóxido dismutase (SOD), as quais necessitavam de coleta destrutivas.

As mensurações das respostas fisiológicas e bioquímicas das plantas foram feitas em apenas 5 repetições por tratamento. As outras 5 plantas por tratamento e por tipo de coleta (destrutiva ou não) foram mantidas de reserva para uma possível substituição, caso ocorresse mortalidade, o que não foi necessário. As respostas fisiológicas foram monitoradas mensalmente no período de maio a setembro e as análises bioquímicas foram feitas apenas no mês de agosto (sexto mês do monitoramento), que representou o fim da estação chuvosa, pois com o início da simulação da estação seca as plantas perdiam as folhas.

Todas as mensurações foram feitas sempre na folha que ficava mais próxima da metade de sua altura, no horário da manhã de dias ensolarados, das 7 às 8:30h. As medidas da clorofila *a* e *b* foram realizadas com auxílio de um medidor eletrônico de teor de clorofila – ClorofiLOG CFL 1030, da marca Falker. Antes das medições foi feita a calibração do equipamento. As mensurações relacionadas as trocas gasosas (*A*, *g_s*, *C_i*, *E*, *EUA*, *EUA_i*, *EC* e *T^o* foliar) foram feitas com auxílio do IRGA (Infrared Gas Analyzer), da marca LICOR, modelo Li-6400/XT.

Análises bioquímicas:

A integridade das membranas celulares foi avaliada pelo extravasamento de eletrólitos (EE). Para isto, 10 discos de 0,4 cm de diâmetro foram retirados de um folíolo de cada repetição por tratamento, os quais foram imersos e mantidos em tubos Falcon por 24h, contendo 10mL de água deionizada. Após o período de 24h foi feita

uma leitura de condutividade elétrica da solução deionizada, contendo os discos foliolares, usando-se um condutímetro, da marca Tecnopon μ CA-150. A primeira leitura correspondeu a condutividade inicial (C_i). Em seguida, os tubos de Falcon, contendo a solução deionizada com os discos foliolares, foram submetidos a banho termostático, sendo mantidos em temperatura de 60°C por 3 horas. Após o resfriamento dos tubos foi realizada uma nova leitura de condutividade elétrica da solução, a qual correspondeu a condutividade final (C_f).

O EE foi expresso em % e calculado com base na fórmula $EE = (C_i/C_f) \times 100$, descrita por Campos e Thi (1997), onde: EE = extravasamento de eletrólitos (%); C_i = condutividade elétrica inicial ($\mu S/cm$) e C_f = condutividade elétrica final ($\mu S/cm$).

Quantificação de proteínas solúveis totais:

No sexto mês do monitoramento das plantas, antes das mesmas perderem as folhas, três folíolos de cinco repetições por tratamento de simulação de chuvas foram envoltos em papel alumínio e coletados para quantificação das proteínas, sendo armazenados pós coleta em caixa de isopor, contendo nitrogênio líquido para paralisar e preservar a atividade enzimática da planta até o momento das análises. Em seguida, os folíolos foram macerados em cadinhos de porcelana, contendo nitrogênio líquido e armazenados em tubos Falcon. Posteriormente, 300mg do material macerado foi colocado em tubos de Eppendorf de 2 ml, contendo uma solução tampão de extração fosfato de potássio pH 7,0 (vê preparo no anexo 1), e centrifugados durante 10 minutos. Após a centrifugação, o extrato sobrenadante foi transferido para outros tubos de Eppendorfs, devidamente identificados, e armazenados em geladeira (-20°C) até o momento da leitura das proteínas e das enzimas.

A quantificação de proteínas foi realizada de acordo com a metodologia de Bradford (1976), com o uso do corante Coomassie Brilliant Blue G-250 (ver preparo da solução de Bradford no anexo 1). Para quantificar as proteínas, tubos de ensaio contendo: 370 μ L de água deionizada, mais 2,5ml da solução de Bradford e mais 50 μ L do extrato sobrenadante dos folíolos da aroeira, que estavam guardados nos tubos de Eppendorf, foram colocados em agitador de tubos para separar o sobrenadante. Em seguida 3ml deste extrato foi colocado na cubeta de vidro, a qual foi lida no espectrofotômetro previamente calibrado. A calibração do espectrofotômetro foi feita fazendo-se a leitura de uma cubeta, contendo apenas água deionizada. A leitura dos extratos de cada repetição foi feita em 595nm de absorbância. Além da leitura dos

extratos foi feita a leitura de um tubo branco ou controle, contendo apenas 2,5ml da solução de Bradford mais 50 microlitros de água deionizada. A leitura do tubo controle foi subtraída da leitura de cada repetição por tratamento e o total de proteína da amostra foi calculado, utilizando-se os passos descritos por Bradford (1976), com base na leitura de uma curva padrão da proteína albumina sérica bovina (ver construção da curva no anexo 1), sendo o resultado expresso em mg g^{-1} MF.

Determinação da Atividade da Catalase

A atividade da catalase (CAT) foi determinada segundo metodologia adotada por Peixoto et al. (1999). Inicialmente houve o preparo da solução tampão de fosfato de sódio, com pH 7,5 e da solução tampão fosfato de potássio (ver preparo no anexo 1). Posteriormente, foi colocado 1ml da solução tampão fosfato de potássio - pH 7,5 mais 25 μL de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) em uma cubeta de quartzo de 4ml, a qual foi inserida no espectrofotômetro e adicionado 25 μL do extrato sobrenadante dos folíolos macerados, sendo feito a primeira leitura na absorvância 240nm e uma segunda após 60 segundos.

A atividade enzimática foi determinada seguindo a decomposição do peróxido de hidrogênio (H_2O_2) por 60 segundos. O valor obtido na leitura inicial de cada repetição foi subtraído do valor final e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol/mg}$ de proteína/min, considerando que uma unidade de catalase decompõe 1 μmol de H_2O_2 por mg de proteína em 1 minuto em pH 7,5.

Determinação da atividade da Superóxido Dismutase

A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada conforme proposto por Giannopolitis e Ries (1977). Segundo este autor, a determinação da atividade da SOD (U mg^{-1} de proteína) é definida como a atividade da enzima necessária para a inibição de 50% da fotorredução do azul de nitrobluetetrazólio (NBT). Antes da determinação da SOD foi preparado cinco soluções: tampão fosfato de sódio 50mM com pH 7,8; Ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA); riboflavina; NBT e metionina (ver preparo no anexo 1), sendo as três últimas preparadas no escuro e no dia de ser utilizada.

Após o preparo das cinco soluções foi preparada uma solução de reação (3ml) para cada repetição por tratamento, além de dois tubos controle. Para o preparo da solução de reação de cada repetição e dos dois tubos controle, em condições de

escuro o material foi pipetado em um tubo de vidro de 5ml envolto com papel alumínio, na seguinte ordem: 2000 μL do tampão fosfato de sódio pH 7,8, 50 μL do extrato sobrenadante dos folíolos macerados, 250 μL da solução de NBT, 200 μL da solução de EDTA, 250 μL da solução de metionina e por fim, 250 μL da solução de riboflavina. Todavia, nos tubos controle não foi colocado amostra do extrato macerado dos folíolos da planta. Em seguida, os tubos que não eram controle foram colocados embaixo de uma caixa de papelão sem furos e irradiados com luz branca (lâmpada fluorescente de 15 W), por 10 minutos. Após esse período, 3ml da solução de reação de cada repetição foi transferida para uma cubeta de vidro, sendo feita a leitura em espectrofotômetro, a 560nm de absorbância.

Os tubos controles foram separados, sendo um mantido no escuro e o outro exposto a luz branca por 10 minutos, sendo 3ml da solução dos tubos controle transferidos para cubeta de vidro e em seguida realizada a leitura em espectrofotômetro a 560 nm de absorbância. O valor obtido nos tubos controle serviu para verificar se havia ocorrido atividade da enzima SOD na presença de luz. A média da absorbância dos tubos controle foram utilizadas no cálculo da enzima, que considerou também a inibição da fotorredução do NBT, o volume da amostra e a concentração de proteína da amostra ($\mu\text{g } \mu\text{L}^{-1}$), sendo o resultado expresso em unidade de SOD por mg de proteína.

Análises estatísticas

Diferenças nos totais de clorofila *a*, *b*, extravasamento dos eletrólitos, produção de proteínas solúveis totais e das enzimas catalase e superóxido dismutase entre os anos de simulação de chuvas foram avaliadas pelo teste Kruskal-Wallis (H). Diferenças na variação das curvas de: *A*, *g_s*, *E*, *C_i*, *EUA*, *EUA_i*, *EC* e *T° foliar* entre os tratamentos de simulação de chuvas foram avaliadas pelo teste Kruskal-Wallis. Diferenças mensuradas na proporção dos parâmetros fisiológicos (*A*, *g_s*, *E*, *C_i*, *EUA*, *EUA_i*, *EC* e *T° foliar*) de um mesmo mês entre os tratamentos de simulação de chuvas foram avaliadas pelo teste do *Qui-quadrado* (χ^2).

O poder de explicação da precipitação mensal acumulada (variável preditora) de cada tratamento de simulação de chuvas sobre as variáveis fisiológicas (*A*, *g_s*, *E*, *C_i*, *EUA*, *EUA_i*, *EC* e *T° foliar*), bem como o poder de explicação da precipitação acumulada no sexto mês (período de duração da estação chuvosa simulada) de cada tratamento sobre as variáveis bioquímicas (proteínas solúveis totais, catalase e

superóxido dismutase) foram avaliadas através de análises de regressão linear simples. A correlação entre as variáveis fisiológicas e entre precipitação e as variáveis fisiológicas foram avaliadas através de uma matriz de correlação de Pearson. Todas as análises foram realizadas no programa BioEstat, considerando 5% de probabilidade.

Resultados

Trocas gasosas

As respostas das curvas de: assimilação de CO₂ (*A*) (H=0,78; p=0,67), condutância estomática (*g_s*) (H=1,11; p=0,57), transpiração (*E*) (H=0,70; p=0,70), concentração interna de carbono (*C_i*) (H=0,70; p=0,70), eficiência instantânea de uso da água (*EUA*) (H=0,76; p=0,78), eficiência intrínseca de uso da água (*EUA_i*) (H=0,39; p=0,81), eficiência de carboxilação (*EC*) (H=0,22; p=0,89) e temperatura foliar (T°C) (H= 0,006; p=0,99) não tiveram variação significativa entre os tratamentos de simulação de chuvas. Todavia, ao se comparar isoladamente as respostas de cada mês entre os tratamentos de simulação de chuvas foram registradas diferenças significativas na *C_i* e na *EUA_i*, embora no mês de maio a *A* tenha apresentado diferença marginalmente significativa ($\chi^2=3,12$; p=0,07) entre os tratamentos. A *C_i* na maioria dos meses da estação chuvosa foi maior nas plantas do tratamento dos anos chuvosos, mas a chegada da estação seca simulada (mês de setembro) fez com que as plantas do tratamento dos anos secos apresentassem um pico na concentração, diferindo das plantas dos demais tratamentos (Figura 2).

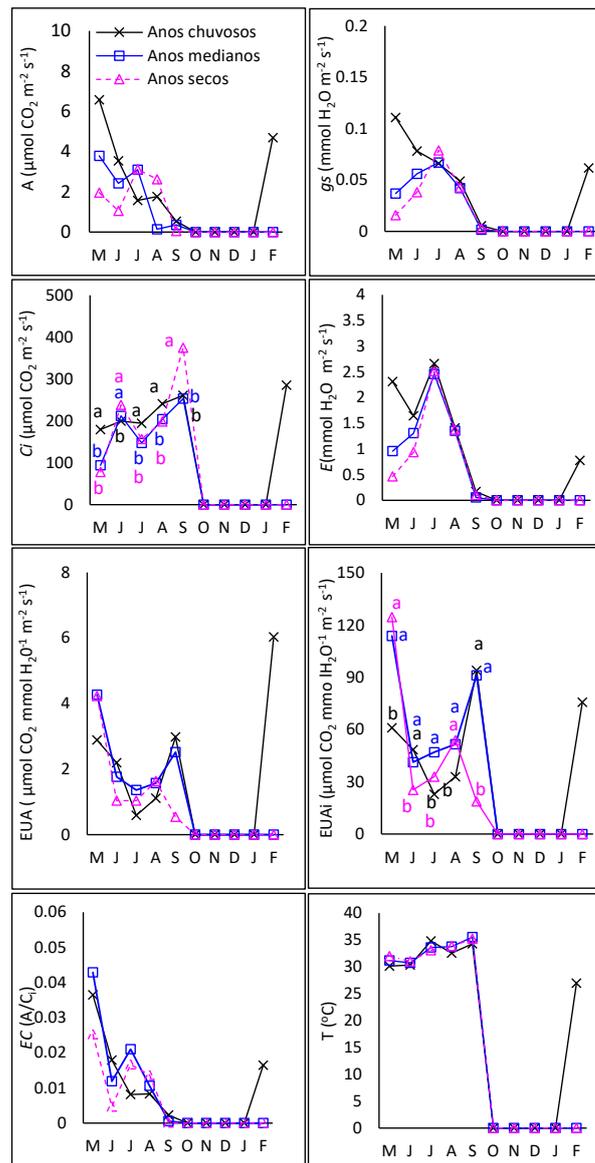


Figura 2. Comportamento mensal da assimilação de CO₂ (A), condutância (gs), concentração interna de carbono (Ci), transpiração (E), eficiência instantânea de uso da água (EUA), eficiência intrínseca de uso da água (EUA_i), eficiência de carboxilação (EC) e temperatura foliar (T^oC) das plantas de *Schinus terebinthifolius* nos tratamentos de simulação de chuva dos anos chuvosos (cor preta), medianos (cor azul) e secos (cor rosa). Meses de maio a agosto correspondem aos meses da estação chuvosa. Meses de setembro a fevereiro correspondem aos meses da estação seca. Letras diferentes para um mesmo mês entre os anos de simulação de chuvas indicam diferenças significativas pelo teste do Qui-quadrado, a 5% de probabilidade.

Durante os meses da estação chuvosa o comportamento das plantas quanto a EUA_i foi complexo, ocorrendo meses dos tratamentos da simulação das chuvas dos anos medianos e secos em que as plantas apresentaram maior eficiência. Somente no final da estação seca as plantas do tratamento dos anos chuvosos tiveram um pico

em todas as variáveis mensuradas quando comparadas as plantas dos demais tratamentos, porque elas responderam mais rápido com a reposição de folhas e voltaram a incorporar carbono. As plantas dos demais tratamentos permaneceram caducifólias (Figura 2).

O poder de explicação da precipitação sobre as respostas fisiológicas variou entre os tratamentos de simulação de chuvas. A tendência foi ocorrer aumento do poder de explicação de precipitação para a variação registrada na A e na g_s à medida que os tratamentos se tornaram mais secos. Inexistiu tendência clara na relação entre precipitação e as variáveis E , C_i e temperatura da folha. O poder de explicação de precipitação sobre a variável E caiu no tratamento dos anos medianos, mas voltou aumentar no tratamento dos anos secos, indicando também ter uma tendência de aumento do poder explicativo da água com a redução da disponibilidade de água. A variável temperatura não foi explicada pela precipitação dos tratamentos dos anos chuvosos e secos e a variável C_i não foi explicada pela precipitação dos anos medianos (Tabela 1).

Tabela 1. Regressão linear entre precipitação (variável preditora) e as variáveis fisiológicas (variáveis respostas). R^2 = coeficiente de determinação apresentado apenas para as regressões significativas; p = probabilidade de significância da regressão; F = valor do teste de regressão. A = assimilação de carbono; g_s = condutância estomática; C_i = concentração interna de carbono; E = transpiração; $T(^{\circ}C)$ = temperatura foliar.

Variáveis respostas	Anos chuvosos			Anos medianos			Anos secos		
	F	p	R^2 (%)	F	p	R^2 (%)	F	p	R^2 (%)
A	9,6422	<0,01	2,15	10,6306	<0,01	2,48	23,6533	<0,01	50,70
g_s	13,548	<0,01	12,54	8,2769	<0,01	25,64	40,4578	<0,01	63,76
C_i	15,563	<0,01	9,72	1,8205	0,18	-	5,3523	0,03	14,61
E	29,353	<0,01	55,02	4,6945	0,04	16,36	48,4385	<0,01	67,8
$T(^{\circ}C)$	2,0658	0,16	-	14,9869	<0,01	38,44	2,3671	0,13	-
Clorofila a	1,1047	0,03	1,45	1,3601	0,24	-	0,9708	0,67	-
Clorofila b	1,9652	0,16	-	2,1441	0,14	-	3,6621	0,06	-

Algumas das variáveis fisiológicas apresentaram correlação significativa com a precipitação, com tendência de ocorrer aumento da correlação com a redução da disponibilidade de água do tratamento (Tabela 2).

Tabela 2. Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis fisiológicas e entre precipitação e as variáveis fisiológicas nos anos chuvosos, medianos e seco, a 5% de probabilidade (ns = correlação não significativa; P = precipitação; A = fotossíntese; g_s = condutância estomática; C_i = concentração interna de carbono; E = transpiração; EUA = Eficiência instantânea de uso da água; EUA_i = Eficiência intrínseca do uso da água; EC = Eficiência de carboxilação); T(°C) = temperatura foliar.

	P	A	g_s	C_i	E	EUA	EUA_i	EC
Anos Chuvosos								
P	1							
A	0,7072	1						
G_s	0,8195	0,9226	1					
C_i	0,6142	ns	0,6381	1				
E	0,7953	0,6742	0,8992	0,5689	1			
EUA	Ns	0,7261	ns	0,7837	ns	1		
EUA_i	Ns	ns	ns	0,8794	ns	0,8689	1	
EC	0,6724	0,9754	0,934	Ns	0,7232	ns	ns	1
T(°C)	0,6767	ns	0,7299	0,9471	0,7525	ns	0,7924	ns
Anos medianos								
P	1							
A	0,885	1						
G_s	0,8674	0,8984	1					
C_i	Ns	ns	0,6144	1				
E	0,801	0,8492	0,9729	Ns	1			
EUA	ns	0,7613	ns	0,6529	ns	1		
EUA_i	ns	0,6915	ns	0,7224	ns	0,9808	1	
EC	0,7583	0,9319	0,6802	Ns	0,633	0,825	0,7434	1
T(°C)	0,6296	0,7503	0,7634	0,9323	0,7314	0,8217	0,8631	0,6139
Anos secos								
P	1							
A	0,9193	1						
G_s	0,9291	0,872	1					
C_i	ns	ns	ns	1				
E	0,935	0,8793	0,9949	Ns	1			
EUA	ns	0,689	ns	0,2401	0,3248	1		
EUA_i	ns	0,7098	ns	Ns	ns	0,9975	1	
EC	0,7642	0,889	0,6261	Ns	ns	0,9137	0,9235	1
T(°C)	0,6213	0,7555	0,6834	0,8517	0,6652	0,6541	0,6675	0,6755

EUA e EUA_i não tiveram correlação significativa com precipitação em nenhum dos tratamentos simulados. A, g_s e E tiveram mais de 70% de correlação com a precipitação utilizada em cada tratamento. EC também teve correlação elevada com precipitação em todos os tratamentos, sendo mais elevada (>70%) nos tratamentos dos anos medianos e secos. C_i só apresentou correlação significativa com

precipitação no tratamento dos anos chuvosos. A e g_s mantiveram correlação com EC em todos os tratamentos, mas as correlações foram mais elevadas no tratamento dos anos chuvosos. Apenas nos tratamentos dos anos medianos e secos a temperatura foliar manteve correlação com todas as variáveis mensuradas. No tratamento dos anos chuvosos a temperatura foliar não teve correlação com a A , EUA e EC (Tabela 2).

Teor de clorofila, extravasamento de eletrólitos, proteínas solúveis e enzimas (Catalase e superóxido dismutase - SOD)

As variações na produção média de clorofila a ($H=3,20$; $p=0,20$) e b ($H=2,16$; $p=0,33$) não diferiram entre os tratamentos, embora tenha ocorrido uma redução na produção nos tratamentos dos anos medianos e secos (Tabela 3). A precipitação basicamente não teve relação significativa com os teores de clorofila a e b , exceção feita no tratamento dos anos chuvosos para clorofila a , mas com baixo poder explicativo (Tabela 1).

Tabela 3. Conteúdo médio de clorofilas a e b , extravasamento de eletrólitos, proteínas solúveis totais, catalase e superóxido dismutase (SOD) das plantas de *Schinus terebinthifolius* submetidas à tratamentos de simulação de anos chuvosos, medianos e secos. Letras diferentes numa mesma linha indica diferença significativa pelo teste Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade. \bar{X} = média; SD= desvio padrão

Variáveis	Tratamentos de simulação de chuvas		
	Anos chuvosos $\bar{X} \pm SD$	Anos medianos $\bar{X} \pm SD$	Anos secos $\bar{X} \pm SD$
Clorofila a ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	34,97±8,20a	28,85±4,46a	23,85±71a
Clorofila b ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	13,15±4,08a	11,21±3,56a	8,52±3,05a
Extravasamento de eletrólitos – EE (%)	32,40±5,46a	33,54±1,93a	47,69±14,98a
Proteínas solúveis (mg gMF^{-1})	3,734±0,64a	5,269±0,54b	5,714±0,61b
Catalase ($\text{unid mg proteíνας}^{-1}$)	0,295±0,11a	0,322±0,14a	0,448±0,14a
SOD ($\text{unid } \mu\text{g proteíνας}^{-1}$)	1712,19±473,09a	1195,64±273,92ab	2075,30±216,17a

O extravasamento de eletrólitos também não diferiu ($H=4,34$; $p=0,11$) entre os tratamentos, embora tenha sido registrado um aumento no tratamento dos anos mais secos (Tabela 3). A produção de proteínas solúveis totais diferiu ($H= 7,72$; $p=0,02$) entre os tratamentos de simulação de chuvas, ocorrendo aumento na produção com a redução da disponibilidade de água, mas sem diferença entre os tratamentos dos anos medianos e secos (Tabela 3). A regressão entre precipitação acumulada do final da estação chuvosa e o teor de proteínas foi significativa ($F=11,1507$; $p<0,01$), explicando 46% da variação registrada na produção de proteínas solúveis totais. Não

foi registrada diferença significativa no teor da enzima catalase entre os tratamentos de simulação de chuvas, embora sua atividade tenha aumentado nos tratamentos dos anos medianos e secos. Houve diferença significativa ($H=6,06$; $p=0,04$) no teor da enzima superóxido dismutase, porém sem tendência clara quanto ao efeito da redução da disponibilidade de água, ocorrendo um aumento de sua atividade no tratamento dos anos secos.

Discussão

Precipitação versus variáveis fisiológicas

Os achados deste estudo mostraram que plantas de *S. terebinthifolius* da floresta úmida (mata atlântica) poderão sobreviver nas áreas ecotonais se ocorrer um avanço das características do clima de floresta sazonalmente seca, do tipo caatinga, mas o poder preditivo da precipitação sobre as variáveis fisiológicas, dependerá da variável considerada e pode mudar em função dos totais de chuvas e de sua distribuição nos anos. A tendência geral que evidenciamos foi ocorrer um aumento do poder de explicação da precipitação com a redução da disponibilidade de água simulada nos tratamentos, confirmando a hipótese deste estudo. Contudo, mensalmente, este estudo não detectou diferenças estatísticas significativas nas respostas das variáveis fisiológicas: A , g_s , EUA , EC e temperatura foliar. A tendência de aumento ou de redução da A não foi constante entre os meses dos tratamentos dos anos medianos e secos.

Alguns estudos evidenciaram que o ajuste da planta ao estresse hídrico pode ocorrer através da via do mecanismo estomático, tendo em vista que as plantas podem reduzir a abertura do estômato para minimizar a perda de água, gerando limitações na g_s e na A (Anjum et al. 2011; Lammertsma et al. 2011; Osakabe et al. 2014; Jongen et al. 2015; Zhang et al. 2016; Santaniello et al. 2017; Muhammad et al. 2021; Auler et al. 2022), variáveis que foram altamente correlacionadas em todos os tratamentos de simulação de chuvas deste estudo, com tendência de apresentar menores valores nos tratamentos dos anos medianos e secos. Logo, os menores valores de A e g_s nos tratamentos com menor disponibilidade de água podem estar refletindo a redução da abertura estomática.

Em experimentos com reduções fixas de disponibilidade de água, o déficit hídrico tem induzido respostas de redução de g_s , A e E (Palhares-Neto et al. 2020).

Contudo, este estudo evidenciou ocorrer aumento de g_s e A em alguns meses dos tratamentos dos anos menos chuvosos (medianos e secos), chegando a superar os valores de g_s e A do tratamento dos anos chuvosos, fato que possivelmente reflita o quantitativo mensal de água, aplicado na rega de cada tratamento, que não foi fixo neste estudo por refletir o comportamento histórico médio de distribuição das chuvas de 60 anos consecutivos, o qual variou entre os meses ocorrendo meses dos tratamentos dos anos medianos e secos que tiveram quantitativo de chuvas mais elevado que o registrado para o mesmo mês do tratamento dos anos chuvosos.

Em adição, os achados deste estudo mostraram que pode ocorrer mês em que o valor de C_i , seja menor no tratamento dos anos chuvosos, chegando a ocorrer um pico de C_i na simulação do tratamento dos anos secos com a chegada da simulação da estação seca, momento em que a disponibilidade de água ficava ainda mais reduzida, induzindo a resposta de perda das folhas das plantas. Embora o uso da variável C_i venha sendo desestimulada nos estudos ecofisiológicos, devido a variação que naturalmente pode ocorrer na abertura dos estômatos em situação de estresse hídrico (Lawlor 2002; Lawson e Matthews 2020), geralmente o aumento de C_i indica uma redução na atividade enzimática da rubisco, a qual pode também ser estimulada pela senescência foliar que reduz a velocidade de alguns processos fisiológicos. Na estação seca, espécies decíduas tendem a reduzir a g_s , A , E e EUA na senescência foliar (Lawlor 2002; Mendes et al. 2013). Todavia, segundo Mathobo et al. (2017), a C_i pode aumentar ou diminuir dependendo da intensidade do estresse. Estresse severo tende a aumentar a C_i por provocar danos oxidativos que afeta a atividade da rubisco. A redução da g_s e A com aumento de C_i pode estar refletindo uma redução na eficiência fotoquímica do aparelho fotossintético (Santaniello et al. 2017), justificando talvez, o pico de C_i registrado com a chegada da estação seca simulada no tratamento dos anos secos, sugerindo ocorrer também um ajuste por via não estomática.

Outra via que pode ser adotada pelas plantas para ajuste a condição hídrica é a via bioquímica. Segundo Muhammad et al. (2021) a planta pode aumentar a produção de espécies reativas de oxigênio (EROS), em condições de estresse hídrico e térmico. O aumento da EROS pode acarretar danos nas membranas dos cloroplastos e limitar a carboxilação. O estresse hídrico também pode levar a uma redução da atividade das enzimas que atuam no processo fotossintético, bem como reduzir a regeneração da rubisco, e, conseqüentemente, reduzir a eficiência de carboxilação (Mathobo et al. 2017, Santaniello et al. 2017, Muhammad et al. 2021).

Portanto, o aumento da C_i com a chegada da estação seca no tratamento dos anos secos, que simulava um estresse hídrico mais severo, indica que as plantas podem adotar as duas vias para responder a alteração na disponibilidade de água, sendo, talvez, a via estomática mais adotada durante a estação chuvosa e a bioquímica mais adotada durante a transição entre as estações chuvosa e seca, o que precisa ser melhor avaliado em estudos futuros, pois nas condições climáticas da caatinga as plantas perdem as folhas com a chegada da seca e ficam mais expostas a alta luminosidade (Araújo et al. 2007; Mendes et al. 2013; Araujo et al. 2019; Aguiar et al. 2020), o que aumenta também o calor. Baixa disponibilidade de água, alta luminosidade e altas temperaturas são fatores que juntos intensificam as condições do estresse das plantas. Por exemplo, diferenças na intensidade da radiação solar que chega até as folhas das plantas da caatinga podem modificar os valores de A , E , e g_s , resultando em menores taxas em condições de sombreamento, devido a menor quantidade de energia fotossinteticamente ativa (Mendes et al. 2013).

A temperatura foliar manteve correlação com todas as variáveis fisiológicas dos tratamentos dos anos medianos e secos, mas precipitação só explicou a variação de temperatura foliar registrada no tratamento dos anos medianos. O aumento da temperatura geralmente implica na redução da abertura estomática para reduzir a perda de água por transpiração. Conseqüentemente, a planta reduz a A , mas tende a melhorar a EUA (Chaves et al. 2009; Martynenko et al. 2016; Santaniello et al. 2017; Lammertsma et al. 2011). O aumento da temperatura chega, por exemplo, a explicar 80% da variação da fotossíntese em folhas de videira (Greer e Weedon 2012).

Contudo, neste estudo a temperatura foliar não diferiu mensalmente entre os tratamentos e apesar de E ter apresentado alta correlação com a precipitação em todos os tratamentos, ela não teve correlação com EUA nos tratamentos dos anos chuvosos e medianos. Em adição, a EUA não foi correlacionada com precipitação em nenhum dos tratamentos, sugerindo que talvez a interação entre as variáveis fisiológicas modifique o poder de explicação de precipitação sobre cada variável isolada. Já a EUA_i teve comportamento diferenciado entre os meses, com tendência de ocorrer maior EUA_i nos tratamentos dos anos menos chuvosos, o que também havia sido registrado por Palhares-Neto et al. (2020).

A redução na g_s para aumentar a EUA_i é considerada como uma resposta adaptativa nas trocas gasosas que otimiza o ganho de CO_2 (Lammertsma et al. 2011). Contudo, neste estudo a g_s não foi correlacionada com EUA_i em nenhum dos

tratamentos, mas a EUA_i foi correlacionada a A nos tratamentos dos anos medianos e secos, sugerindo existir outras estratégias, além da redução da g_s , que possibilite otimizar a A nos anos menos chuvosos, as quais não foram evidenciadas no presente estudo. A redução na condutância do mesofilo pode limitar a difusão do CO_2 resultando numa menor EC (Santaniello et al. 2017), mas neste estudo a EC também não diferiu entre os tratamentos, embora tenha sido bastante correlacionada com a precipitação e tenha variado entre os meses de um mesmo tratamento.

Os modelos climáticos sinalizam que as florestas úmidas são mais instáveis e vulneráveis as mudanças do clima, devendo, no futuro, ocupar micro refúgio que passem a ocorrer com o avanço das florestas sazonalmente secas (Werneck et al. 2011; Huang et al. 2016; Costa et al. 2017). Os achados do presente estudo reforçam a ideia da vulnerabilidade das florestas úmidas, embora seja possível que plantas de boa plasticidade ecológica, sobrevivam com os totais e com a forma de distribuição das chuvas da caatinga, como registramos para *S. terenbinthifolius*. A ausência de diferenças nas curvas dos parâmetros fisiológicos (A , g_s , E , C_i , EUA , EUA_i , EC e $T^\circ C$) entre os tratamentos de simulação de chuvas diverge dos achados prévios sobre respostas fisiológicas das plantas ao estresse hídrico (Chaves et al. 2009; Martynenko et al. 2016; Santaniello et al. 2017; Lammertsma et al. 2011; Palhares-Neto et al. 2020), indicando que as plantas mesmo sendo capazes de perceber e criar a memória do estresse vivido (Lämke e Bäurle 2017; Lawson e Matthews 2020; Auler et al. 2022), levarão um tempo superior à um ano para criar uma nova memória que diferencie a intensidade do estresse vivenciado nas condições simuladas do clima da caatinga para poder diferenciar suas respostas fisiológicas.

A caducifolia com a chegada da estação seca foi uma resposta rápida e similar a registrada na vegetação da caatinga (Araújo et al. 2019; Aguiar et al. 2020; Souza et al. 2020; Palhares-Neto et al. 2020). O fato de apenas as plantas do tratamento dos anos chuvosos terem produzido folhas no mês de janeiro, que se aproximava da chegada da nova estação chuvosa com 101,12 mm de chuvas acumuladas entre dezembro e janeiro, sugere que talvez as plantas estressadas pela estação seca, necessitem perceber um quantitativo mínimo de água para entender que a estação climática se tornou favorável a retomada do crescimento, respondendo com a produção de novas folhas. Contudo, novos estudos que acompanhe uma série temporal mais longa são recomendados para evidenciar diferenças nas respostas

fisiológicas e evidenciar se existe a necessidade da planta perceber um mínimo de precipitação para produção de novas folhas.

No geral, os achados deste estudo sugerem que as plantas jovens de *S. terebinthifolius*, no futuro, necessitam investir em estratégias que maximize a eficiência do uso da água nas áreas de transição mata atlântica-caatinga, pois a precipitação do clima da caatinga deverá sofrer redução, de forma que a ocorrência de anos mais secos deverá se tornar mais frequentes (Daí 2013). Vale salientar que melhorar a eficiência de uso da água já vem sendo considerada como uma resposta obrigatória para a sobrevivência das plantas no cenário atual de mudanças do clima (Santaniello et al. 2017).

Precipitação versus variáveis bioquímicas

Em resposta ao estresse hídrico a planta pode reduzir seu teor de clorofila, o que pode limitar seu processo fotossintético (Anjum et al. 2011), mas no presente estudo não foram detectadas diferenças significativas na variação dos teores médios de clorofila *a* e *b* entre os tratamentos de simulação de chuvas, embora tenha sido registrado uma diminuição dos teores de clorofila com a redução da disponibilidade de água. Esta redução, mesmo não significativa estatisticamente, poderia ser considerada como uma resposta ao estresse hídrico, pois segundo Muhammad et al. (2021) redução dos teores de clorofila é uma resposta esperada quando a planta é submetida aos estresses hídrico e de temperatura, seja por ocorrer redução da síntese (estresse de curto prazo) ou por ocorrer degradação do pigmento (estresse de longo prazo), sendo também considerada como um sintoma de estresse oxidativo (Anjum et al. 2011).

O conteúdo relativo de clorofila tem relação positiva com a taxa fotossintética (Anjum et al. 2011), motivo que talvez justifique as elevadas taxas de assimilação de CO₂ no tratamento dos anos mais chuvosos, pois as plantas apresentaram teores médios de clorofilas mais elevados neste tratamento. Contudo, o poder de explicação da precipitação acumulada sobre a assimilação foi 25 vezes maior no tratamento dos anos secos, quando comparado aos demais tratamentos. Embora o presente estudo tenha sido realizado em casa de vegetação que tem condição diferenciada da que ocorre nas florestas, o elevado poder de explicação de precipitação no tratamento dos anos secos sugere que poderá ocorrer severas limitações na resposta fotossintética das plantas de *S. terebinthifolius* se o avanço do clima da caatinga, em direção as

áreas ecotonais, ocorrer com uma sequência de anos secos, especialmente se considerarmos que o estresse hídrico não atua sozinho, mas interage com os estresses de altas temperaturas e de elevada luminosidade, variáveis que também podem limitar o potencial fotossintético, o crescimento e a sobrevivência das plantas (Chaves et al. 2002).

O aumento da severidade do estresse hídrico provocou aumento no extravasamento de eletrólitos nas plantas de *S. terebinthifolius*, confirmando o registrado em outros estudos (Scotti-Campos et al. 1997; Peloso et al. 2017; Zafar et al. 2021). O aumento do extravasamento de eletrólitos sugere ter ocorrido danos nas membranas, pois este tipo de resposta é considerado como um indicativo de ruptura na integridade das membranas. Esta ruptura pode ocorrer em condições de estresse hídrico, devido a um aumento na produção de EROS que degrada a camada lipídica da membrana (Peloso et al. 2017).

O aumento das proteínas solúveis é uma resposta comum em plantas sob condições de estresse, tendo em vista que o aumento dos solutos solúveis reduz o potencial hídrico, influenciando a dinâmica de movimento da água e possibilitando ajuste via mecanismo osmótico (Silva et al. 2009). Esse tipo de resposta também foi registrado neste estudo, pois ocorreu um aumento de proteínas solúveis à medida que os tratamentos ficaram mais secos.

O estresse hídrico seja por falta ou por excesso de água pode levar a um aumento da produção de espécies reativas de oxigênio (EROS), as quais podem causar estresse oxidativo e alterações no espectro proteico (Kozeko et al. 2024). O aumento na concentração de EROS pode: aumentar a peroxidação lipídica, degradar proteínas, inativar enzimas, branquear pigmentos e fragmentar o DNA, além de também funcionar como um sinalizador, fazendo com que a planta aumente a produção de enzimas do sistema de defesa antioxidante, como a SOD e a CAT, as quais vão agir para evitar os danos da produção excessiva de EROS, aumentando a resistência da planta (Fujita et al. 2006; Pan et al. 2006). A SOD atua eliminando os radicais ânions superóxido (Pan et al. 2006) e CAT converte peróxido de hidrogênio em água (Apel e Hirt 2004).

Contudo os estudos mostram que as plantas podem divergir na sua resposta de produção de SOD e CAT em situação de estresse hídrico, podendo ocorrer aumento dessas enzimas que reflete o tempo de exposição ao estresse hídrico (Palhares-Neto et al. 2020; Zafar et al. 2021), ou redução na atividade de SOD e CAT

(Pan et al. 2006). No presente estudo, a CAT aumentou com o aumento do estresse, mas o comportamento da SOD não foi só de aumentar. Assim, caso ocorra um avanço das características do clima da caatinga nas áreas ecotonais, o sistema antioxidante de defesa das plantas de *S. terebinthifolius* irá refletir o comportamento médio de distribuição das chuvas do ano, com aumento de CAT se os anos forem menos chuvosos e maior variabilidade no comportamento de SOD, com redução se precipitação ocorrer conforme o tratamento dos anos medianos, que são mais próximos da média histórica, ou aumento se precipitação ocorrer conforme os tratamentos mais extremos, sejam eles de anos chuvosos ou secos.

Por fim, as respostas fisiológicas e bioquímicas que registramos evidenciaram que se ocorrer um avanço das características do clima da caatinga, o estabelecimento de plantas de *S. terebinthifolius*, embora possível, no primeiro ano de vida da planta envolverá ajustes osmóticos e bioquímicos que vão refletir o efeito da sazonalidade da distribuição das chuvas das florestas sazonalmente secas (caatinga) e podem ter comportamento diferenciado nos eventos extremos, ou seja, os anos muito chuvosos ou muito secos. Precipitação de anos medianos e secos explicará um menor número de variáveis fisiológicas. Temperatura foliar é uma variável que direta ou indiretamente interage com as demais variáveis fisiológicas e deve ser avaliada mais detalhadamente para uma melhor compreensão da plasticidade das respostas adaptativas das plantas, mas em eventos extremos de anos muito secos ou muito chuvosos a precipitação não deverá ter poder preditivo sobre o comportamento da temperatura da folha. Apesar do estudo ter sido feito apenas com plantas de *S. terebinthifolius* é possível que outras plantas da floresta úmida apresentem respostas semelhantes as registradas. Contudo, torna-se necessário desenvolver estudos com maior número de espécies para a visualização de padrões no comportamento das plantas e avanço na discussão sobre as respostas adaptativas das plantas as mudanças do clima.

Agradecimentos - Os autores agradecem: a Universidade Federal de Alagoas (UFAL), *Campus* Arapiraca pelo apoio logístico para o desenvolvimento dos experimentos e ao sr. Sivaldo Paulino técnico do laboratório de análises físico química e fisiologia vegetal pelo apoio nas análises bioquímicas; ao Laboratório de Irrigação e Salinidade da Universidade federal de Campina Grande (UFCG) pelas análises do solo; ao viveiro de Mineração Vale Verde pelo apoio na coleta de sementes e produção

das mudas. Aos estagiários Luana Kamila dos Santos, Lucas Bomfim da Silva e Maria dos Anjos Ferreira do Nascimento do Laboratório de Fisiologia Vegetal do Universidade Federal de Alagoas pela ajuda no transplante das plântulas e coleta dos dados da produção de clorofila das plantas. Ao professor Mauro Guida dos Santos da Universidade Federal de Pernambuco e a professora Flávia de Barros Prado Moura da UFAL pelas críticas e revisão do manuscrito. A CAPES pelo auxílio financeiro concedido através do Programa de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco. A FACEPE pela bolsa da primeira autora. Ao CNPq pelas bolsas de produtividade, bolsa de pós-doutorado Júnior e taxa de bancada concedidas aos autores.

Referências

- Aguiar BAS, Soares ES, Araujo VKR; Santos JMFF, Santos DM et al (2020) The effect of reducing soil water availability on the growth and reproduction of a drought-tolerant herb. *Acta oecologica-international journal of ecology* 107:103617. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103617>.
- Anjum AS, Xie X, Wang L, Saleem MF, Man C et al (2011) Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* 6:2026-2032. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>.
- Apel K, Hirt H (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55:373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>.
- Auler PA, Freire FBS, Lima VF, (2022) On the role of guard cells in sensing environmental signals and memorising stress periods. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 34, 277–299.
- Araújo EL, Castro CC, Albuquerque UP (2007) Dynamics of Brazilian baatinga – a review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 15-28. <https://www.researchgate.net/publication/282363215>.
- Araujo VKR, Silva GB, Araújo EL, Pimentel RMM, Silva KA (2019) Spatio-temporal variation in leaf morphofunctional attributes and relation to growth and survival of young woody plants. *Brazilian Journal of Botany* 42:1–11. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-00511-0>.

- Becklin KM, Anderson JT, Gerhart LM, Wadgyamar SM, Wessinger CA, Ward JK (2016). Examining Plant Physiological Responses to Climate Change through an Evolutionary Lens. *Plant Physiology* 172:635–649. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00793>.
- Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye-binding. *Analytical biochemistry* 72: 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3).
- Castro ASF, Moro MF, Menezes MOT (2012) O complexo vegetacional da zona litorânea no Ceará: Pecém, São Gonçalo do Amarante. *Acta Botanica Brasilica* 26:108-124. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000100013>.
- Campos OS, Thi ATP (1997) Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subjected to osmotic stress. *Plant Science* 130:11-18. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(97\)00199-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(97)00199-4).
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP et al (2002) How plants cope with water stress in the Field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89:90-916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>.
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany* 103:551-560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>.
- Cordeiro JMP, Felix LP, Souza BI, Pessoa E (2023) Florestas Estacionais Decíduas de Terras Baixas no Agreste da Paraíba, Brasil: Mata Atlântica, ecótono ou Caatinga? *Iheringia* 78:e2023006. <https://doi.org/10.21826/2446-82312023v78e2023006>.
- Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA (2017) Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global ecology and biogeography* 27:285-297. <https://doi.org/10.1111/geb.12694>.
- Daí A (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3:52-58. <https://doi.org/10.1038/nclimate1633>.
- Eziz A, Yan Z, Tian D, Han W, Tang Z, Fang J (2017) Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 7:11002-11010. <https://doi.org/10.1002/ece3.3630>.
- Fujita M, Fujita Y, Noutoshi, Y, Takahashi F, Narusaka Y et al (2006) Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of

- convergence in the stress signaling networks. *Current Opinion in Plant Biology* 9:436-442. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.05.014>.
- Garrastazu M, Mattos P (2013) Modelagem e distribuição geográfica. In: L. Gomes R, Silva-Mann P, Mattos AR (ed.). *Pensando a biodiversidade: aroeira (Schinus terebinthifolius Raddi.)*, 1ª ed. São Cristóvão: editora UFS, pp. 21-31.
- Giannopolitis CN, Ries SK (1977) Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant physiology* 59:309-314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>.
- Gilbert B, Favoreto R (2011) *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Revista Fitos* 6: 43-56.
- Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J, Lloret F, Kitzberger T et al (2017) Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters* 20:539-553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>.
- Greer DH, Weedon MM (2012) Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. *Semillon*) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell & Environment* 35:1050-1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02471.x>.
- Huang J, Ji M, Xie Y, Wang S, He Y, Ran J (2016) Global semi-arid climate change over last 60 years. *Climate Dynamics* 46: 1131-1150.
- Jongen M, Hellmann C, Unger S (2015). Species-specific adaptations explain resilience of herbaceous understorey to increased precipitation variability in a Mediterranean oak woodland. *Ecology and evolution* 5:4246-4262. <https://doi.org/10.1002/ece3.1662>.
- Kozeko L, Ovcharenko Y, Jurkonienė S, Kordyum E (2024). Understanding unique tolerance limits in *Hydrocotyle verticillata*: From submergence to water deficiency. *Aquatic Botany* 190:103725. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103725>.
- Lämke J, Bäurle I (2017). Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology* 18:124-135. <https://doi.org/doi:10.1186/s13059-017-1263-6>.
- Lawson T, Matthews J (2020). Guard Cell Metabolism and stomatal function. *Annual Review of Plant Biology* 71:273-302. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100371108>.
- Lammertsma EI, Boer, HJ, Dekker, SC, Dilcher DL, Lotter A, Wagner-Cremer F (2011). Global CO₂ rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *PNAS* 108(10):4035-4040. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100371108>.

- Lawlor DW (2002) Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of Botany* 89:871-885. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf110>.
- Lima LB, Vasconcelos CFB, Maranhão HML, Leite VR, Ferreira PA et al (2009) Acute and subacute toxicity of *Schinus terebinthifolius* bark extract. *Journal of Ethnopharmacology* 126:468-473. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2009.09.013>.
- Martynenko A, Shotton K, Astatkie T, Petrash G, Fowler C, Neily W, Critchley AT (2016). Thermal imaging of soybean response to drought stress: the effect of *Ascophyllum nodosum* seaweed extract. *SpringerPlus*, 5: 1393. DOI 10.1186/s40064-016-3019-2.
- Mathobo R, Marais D, Steyn JM (2017) The effect of drought stress on yield; leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultural Water Management* 80:118-125. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.11.005>.
- Mendes K, Gomes P, Alves M (2010) Floristic inventory of a zone of ecological tension in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. *Rodriguésia* 61:669-676. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201061408>.
- Mendes MMDS, Lacerda CFD, Fernandes FEP, Cavalcante ACR, Oliveira TSD (2013). Ecophysiology of deciduous plants grown at different densities in the semiarid region of Brazil. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25:94-105.
- Moro MF, Lughadha EM, Filer DL, Araújo FS, Martins FR (2016). A phytogeographical metaanalysis of the semiarid caatinga domain in Brazil. *Botanical Review* 82:91-148. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>.
- Muhammad I, Shalmani A, Ali M, Yang QH, Ahmad H, Li FB (2021). Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses. *Frontiers in plant science* 11:615942. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615942>.
- Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran LSP. Response of plants to water stress. *Frontiers in plant science* 5:1-8, 2014. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>.
- Palhares Neto L, Souza LM, Morais MB, Arruda E, Figueiredo RCBQ et al (2020). Morphophysiological and biochemical responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to water deficit. *Journal of Plant Growth Regulation* 39:26-40. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09961-6>.

- Pan Y, Wu LJ, Yu ZL (2006). Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza usalensis* Fisch). *Plant Growth Regulations* 49:57-165. <https://doi.org/10.1007/s10725-006-9101-y>.
- Peloso ADF, Tatagiba SD, Reis EFD, Pezzopane JEM, Amaral JFTD (2017) Limitações fotossintéticas em folhas de cafeeiro arábica promovidas pelo déficit hídrico. *Coffee Science* 12: 389-399. <https://doi.org/10.13083/reveng.v28i.939>.
- Peixoto HPP, Cambraia J, Sant'Ana R, Mosquim PR, Moreira AM (1999) Aluminium effects on lipid peroxidation and the activities of enzymes of oxidative metabolism in *Sorghum*. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 11:137-143.
- Pinto SR, Mendes G, Santos AM, Dantas M, Tabarelli M et al (2010). Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Tropical Conservation Science* 3: 389-402. <https://doi.org/10.1177/194008291000300404>.
- Rodal MJN, Barbosa MRV, Thomas WW (2008) Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? *Brazilian Journal of Biology* 68:467-475. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842008000300003>.
- Santos PS, Araújo EL, Andrade JR, Silva KA, Santos DM et al (2020) Urban or rural fragments: which soil use in forest surroundings induces greater litter deposition? *Urban Ecosyst* 23:865-874. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00931-5>.
- Santaniello A, Scartazza A, Gresta F, Loreti E, Biasone A, Di Tommaso D, Perata P (2017). *Ascophyllum nodosum* seaweed extract alleviates drought stress in *Arabidopsis* by affecting photosynthetic performance and related gene expression. *Frontiers in Plant Science* 8:1362. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01362>.
- Silva EC, Nogueira RJMC, Vale FHA, Melo NF, Araújo FP (2009). Water relations and organic solutes production in four umbu tree (*Spondias tuberosa*) genotypes under intermittent drought. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 21:43–53. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202009000100006>.
- Souza L, Barbosa MR, Morais M, Palhares-Neto L, Ulisses C et al (2020). Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. *Biologia Plantarum* 64:20-31. <https://doi.org/10.32615/bp.2019.070>.
- Scotti-Campos P, Thi ATP (1997). Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subject to osmotic stress. *Plant Science* 130:11-18. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(97\)00199-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(97)00199-4)

- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites Jr JW (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20:272-288. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x>.
- Xu H, Li Y, Xu G, Zou T (2007) Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. *Plant, Cell and Environment* 30:399-409. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.001626.x>
- Zafar Z, Rasheed F, Atif RM, Maqsood M, Gailing O (2021) Salicylic acid-induced morpho-physiological and biochemical changes triggered water deficit tolerance in *Syzygium cumini* L. saplings. *Forests* 12:491-506. <https://doi.org/10.3390/f12040491>.
- Zhang J, Liu J, Yang C, Du S, Yang W (2016). Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. *South African Journal of Botany* 105: 279-287. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.04.011>.

Considerações finais

Estudos recentes sobre modelagem climática indicam a possibilidade de uma maior interação entre a vegetação úmida com a vegetação seca, prevenindo assim a expansão e o avanço das florestas sazonalmente secas sob as florestas tropicais úmidas como a mata Atlântica e Amazônia, por exemplo. Tal avanço pode aumentar a mistura florística, o que já pode ser observado em algumas regiões de transição entre a mata atlântica e caatinga nordestina.

Se os modelos de previsão das mudanças do clima para áreas semiáridas de fato ocorrer, é esperado que a precipitação dos anos seja reduzida e os anos se tornem mais secos. Vários estudos têm sido feitos para avaliar o efeito do estresse hídrico sobre o crescimento das plantas, mas este é o primeiro que se propõe avaliar o efeito de um possível avanço das características do clima da caatinga no crescimento de plantas lenhosas de áreas de mata atlântica que ocorrem na região nordeste do Brasil.

Os nossos achados mostraram que as plantas irão sobreviver nos eventos de anos mais secos, mas com baixíssimo número de indivíduos. Conseqüentemente, uma sequência de anos secos será muito negativa para a população da aroeira da praia e no futuro não sabemos o quanto esse baixíssimo número de plantas que sobreviverá irá prejudicar a renovação da população. As populações humanas que façam uso dessa espécie serão impactadas pela baixa disponibilidade do recurso.

As plantas irão refletir os efeitos dos totais pluviométricos e forma de distribuição das chuvas nas suas respostas de morfológicas, fisiológicas e bioquímicas e conhecer os tipos de respostas e seus efeitos para a sobrevivência é algo chave para ampliarmos a discussão sobre as mudanças do clima e o risco de persistência das florestas.

Nossos resultados mostraram manutenção do que hoje se é conhecido na ciência, ou seja, maior disponibilidade hídrica possibilita maiores taxas de crescimento. Mas mostramos que o poder preditivo de precipitação sobre o crescimento e sobrevivência depende da intensidade do estresse provocado pela

disponibilidade de água do ano não teve poder de determinação para todos os órgãos das plantas.

Se os modelos climáticos que sinalizam redução da disponibilidade de água de 30% para o ambiente semiárido forem confirmados, as respostas das plantas aos anos secos são as que devem indicar o que deverá ocorrer com as plantas, pois os anos secos deverão se tornar mais frequente. Os resultados que encontramos para a espécie selecionadas mostram que as plantas da mata atlântica adotarão mecanismos para se ajustar ao estresse das características do clima da caatinga, como: caducifolia, redução da área foliar, redução de biomassa seca, aumento na frequência de vasos de xilema com menor diâmetro, aumento no extravasamento de eletrólitos e maior produção de proteínas.

Todavia, a variação interanual de precipitação é imprevisível nas regiões semiáridas e a sazonalidade da distribuição de chuvas poderá atuar como um filtro, mas seus efeitos ainda não completamente compreendidos. Em outras palavras, embora possamos destacar alguns ajustes adotados pelas plantas, nossos dados são insuficientes para prever o modo como as populações se ajustarão ao estresse de baixa disponibilidade hídrica ocasionado pelas mudanças climáticas previstas para o século. Assim, é necessário ampliar o número de estudos que contemplem espécies com diferentes características funcionais, como densidade da madeira, porte da planta, tipo de dispersão, etc., para podermos construir uma visão mais amplas sobre as respostas adaptativas das plantas de áreas ecotonais para o avanço do clima seco.

ANEXO 1. Preparos de soluções, reagentes, curva padrão de albina sérica bovina

1. Solução tampão de extração fosfato de potássio 100mM com pH 7,0 e com pH 7,5

Para o preparo da solução 17,418g de K_2HPO_4 (fosfato de potássio dibásico, peso molecular 174,18) foi pesado, colocado em um balão de vidro, contendo 1L de água deionizada e diluído manualmente, com o auxílio de um bastão de vidro. Em um outro balão de vidro, contendo 1L de água deionizada, foi colocado 13,609g de KH_2PO_4 (fosfato de potássio monobásico, peso molecular 136,09), o qual também foi diluído manualmente. Posteriormente, foi medido o pH de cada solução, com o auxílio de um pHmetro. Em seguida as soluções (dibásica e monobásica) foram colocadas aos poucos em um becker, sendo pH mensurado até atingir o pH necessário, sendo 7,0 para análises das proteínas e 7,5 para análise das enzimas. As soluções com pH 7,0 e pH7,5 foram guardadas em vidro com tampa e armazenada na geladeira, até o momento de uso nas análises para determinação das proteínas e das enzimas, respectivamente.

2. Solução de Bradford

A solução de Bradford foi preparada em condições de escuro, sendo colocado 100mg do corante Coomassie Brilliant Blue G-250 em um balão volumétrico, contendo 50 mL de álcool etílico a 95%. Em seguida, a solução foi agitada até a total diluição do corante no álcool. Após a diluição adicionou-se 100 mL de ácido fosfórico a 85%. A solução foi colocada no agitador por 20 minutos e posteriormente foi adicionado água deionizada até completar o volume de um litro. Em seguida, a solução foi filtrada por 5 vezes em papel de filtro e posteriormente foi guardada em recipiente escuro na geladeira, até o momento das análises.

3. Curva padrão da proteína da albumina sérica bovina

Para construção da curva padrão inicialmente foi preparado uma solução diluída de proteína da albumina sérica bovina. Para diluição, foi colocado em um

bécker, 100 mg de albumina sérica bovina mais 5 ml de água deionizada, misturando um pouco manualmente com auxílio de um bastão de vidro, sendo em seguida adicionado 5ml de NaOH 0,5 mol L⁻¹ e colocado no agitador com aquecimento de 25 °C durante 10 minutos. Após dissolvida, a solução diluída da proteína foi colocada em um balão de vidro, contendo 100 mL de água deionizada. A solução de NaOH 0,5 mol L⁻¹ foi preparada, diluindo-se 1g de NaOH em um balão volumétrico, contendo 50 ml de água deionizada.

Um total de 6 concentrações da solução diluída da albumina sérica bovina (0, 02, 04, 06, 08, 10 ml) foi utilizado para construção da curva padrão. As concentrações o zero foi o controle, correspondendo apenas 10 ml de água deionizada e 10 ml foi apenas da solução diluída. As demais concentrações foram feitas adicionando-se: 2 ml da solução diluída a 8ml de água deionizada; 4 ml da solução diluída a 6ml de água deionizada; 6 ml da solução diluída a 4ml de água deionizada e 8 ml da solução diluída a 2ml de água deionizada, respectivamente. Todas as concentrações da solução de albumina sérica dissolvida foram lidas em espectrofotômetro para construção da curva padrão.

4. Reagente tampão fosfato de sódio - NaP_i 50 mM L⁻¹ pH 7,5

O preparo do reagente tampão NaP_i 50 mM L⁻¹ pH 7,5 foi feito pesando-se 4,599g de fosfato de sódio monobásico (peso molar 137,99) e posteriormente colocando o material pesado em um balão de vidro, contendo 500 ml de água deionizada para diluição manual, com o auxílio de um bastão de vidro. O pH da solução monobásica foi medido com auxílio de um pHmetro. Em um outro balão de vidro, contendo 500 ml de água deionizada, foram diluídos 11,938g de fosfato de sódio dibásico (peso molar 358,14), sendo em seguida feito a medição do pH da solução, com auxílio de um pHmetro. Posteriormente, as duas soluções de fosfato (dibásica e monobásica) foram misturadas pouco a pouco em um bécker, aferindo-se o pH a cada acréscimo da mistura, até atingir pH 7,5. Ao atingir o pH 7,5 o reagente foi armazenado em um vidro com tampa e guardado em geladeira até o momento da análise.

5. Solução tampão fosfato de sódio 50 mM, com pH 7,8

O preparo da solução tampão fosfato de sódio 50 mM, com pH 7,8 foi feito pesando-se 10,053g de Na_2HPO_4 (Dibásico), que colocado em um balão de vidro, contendo 500 ml de água deionizada e diluído manualmente, com o auxílio de um bastão de vidro. Em um outro balão de vidro, contendo 500 ml de água deionizada, foram diluídos 5,178g de NaH_2PO_4 (Monobásico). Em seguida, as soluções dibásica e monobásica foram misturadas aos poucos em um bécker, medindo-se o pH a cada acréscimo na mistura, até que o pH fosse ajustado para 7,8, sendo então armazenada em um vidro com tampa e guardada na geladeira até momento das análises.

6. Solução EDTA

A solução EDTA foi feita pesando-se 3,684g de EDTA, a qual foi colocada em um balão volumétrico, contendo 1000 ml de água deionizada, sendo em seguida diluída manualmente com o auxílio de um bastão de vidro. A solução foi transferida para um recipiente com tampa e reservada em geladeira até momento da análise.

7. Solução Riboflavina

A solução de riboflavina foi preparada no dia da análise em condição de escuro. Para o preparo da solução de Riboflavina, pesou-se 0,0074g de riboflavina, a qual foi colocada em um balão envolto com papel alumínio (para evitar fotodegradação), contendo 1000 ml de água deionizada, e diluída manualmente, com o auxílio de um bastão de vidro. A solução foi utilizada logo após o prepara para realização das análises.

8. Solução de NBT

Para o preparo da solução de NBT, em condições de escuro pesou-se 0,0081g de NBT, a qual foi colocada em um balão envolto por papel alumínio (para evitar fotodegradação), contendo 25 ml de água deionizada, sendo em seguida diluída manualmente, com o auxílio de um bastão de vidro. A solução de NBT foi utilizada logo após seu preparo.

9. Solução de metionina

Para o preparo da solução de metionina, em condições de escuro pesou-se 0,2238g de metionina, a qual foi colocada em um balão envolto por papel alumínio (para evitar fotodegradação), contendo 25 ml de água deionizada e em seguida diluída manualmente, com o auxílio de um bastão de vidro. A solução de metionina foi utilizada no mesmo dia de seu preparo.

10. Preparo do corante azul de toluidina e de fúcsina básica

O preparo do corante azul de toluidina foi feito colocando em um becker 0,1g de borax com 10 ml de água deionizada. Em seguida, o becker foi colocado no agitador por 2h para dissolver o borax. Depois, foi acrescentado 0,1g de azul de toluidina e novamente colocar no agitador por mais 12h. Depois, o corante foi filtrado em papel de filtro e guardado em tubos de vidro escuro e mantido na temperatura ambiente. O preparo do corante fúcsina básica foi feito colocando em um becker 0,1g da fúcsina básica com 10 ml de água deionizada. Em seguida, o becker foi colocado no agitador até a fúcsina dissolver. O corante foi guardado em vidro escuro e mantido na temperatura ambiente.