YASMIM YATHIARA GOMES ARAÚJO MORAIS

NUTRIÇÃO E METABOLISMO VEGETAL DE ESPÉCIES FLORESTAIS SOB DIFERENTES GRADIENTES ALTIMÉTRICOS E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA CHAPADA DO ARARIPE, PERNAMBUCO, BRASIL

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Setembro – 2024

YASMIM YATHIARA GOMES ARAÚJO MORAIS

NUTRIÇÃO E METABOLISMO VEGETAL DE ESPÉCIES FLORESTAIS SOB DIFERENTES GRADIENTES ALTIMÉTRICOS E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA CHAPADA DO ARARIPE, PERNAMBUCO, BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal Rural de Pernambuco, para obtenção do título de Doutor em Ciências Florestais.

Orientador: Prof. Dr. Fernando José Freire – DEPA/UFRPE

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Setembro – 2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Central, Recife – PE, Brasil

M827n Morais, Yasmim Yathiara Gomes Araújo.
Nutrição e metabolismo vegetal de espécies florestais sob diferentes gradientes altimétricos e sazonalidade climática na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil / Yasmim Yathiara Gomes Araújo Morais. – Recife, 2024.
118 f.: il.

Orientador(a): Fernando José Freire.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Recife, BR-PE, 2024.
Inclui referências.

1. Nutrição – Plantas. 2. Silvicultura. 3. Enzimas vegetais. 4. Seca
I. Freire, Fernando José, orient. II. Título

CDD 634.95

YASMIM YATHIARA GOMES ARAÚJO MORAIS

NUTRIÇÃO E METABOLISMO VEGETAL DE ESPÉCIES FLORESTAIS SOB DIFERENTES GRADIENTES ALTIMÉTRICOS E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA CHAPADA DO ARARIPE, PERNAMBUCO, BRASIL

Aprovado em: **27 / 09 / 2024**

Banca examinadora

_____
Prof. Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva
(Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE/UAST)

_____
Profa. Dra. Eliane Cristina Sampaio de Freiras
(Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE/DCFL)

_____
Profa. Dra. Ane Cristine Fortes da Silva
(Universidade Federal Rural do Semi-Árido – UFERSA/DCAF)

_____
Prof. Dr. Antônio Lucineudo de Oliveira Freire
(Universidade Federal de Campina Grande – UFCG/UAEF)

Orientador

_____
Prof. Dr. Fernando José Freire
(Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE/PPGCF)

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Setembro – 2024

Aos meus pais, irmã, Dannilo e avós.

Que não mediram esforços e incentivos na obtenção dessa conquista.

Dedico!

AGRADECIMENTOS

À Deus, por me guiar, me dar forças e sabedoria nessa jornada, concretizando mais um sonho.

Aos meus pais, Flávio Morais e Marilene Gomes, e à minha irmã Yanne Morais, pelo incentivo, apoio e por sempre acreditarem em mim em todos os momentos. A confiança depositaram em mim foi essencial para que eu conseguisse seguir em frente e alcançasse meus objetivos.

A Dannilo Mandu, meu companheiro, amor e melhor amigo, por seu amor, apoio incondicional e por estar sempre ao meu lado em todas as jornadas da vida. Sua confiança em mim fez toda a diferença.

A Sr. Marcelo, Cristina e Felipe, minha segunda família, que sempre estiveram ao meu lado e acreditaram no meu potencial.

Ao Paco Alfredo, meu fiel amigo e companheiro de quatro patas, que chegou despretensiosamente, mas que ocupa um lugar especial no meu coração. Agradeço a sua companhia silenciosa, por sempre estar ao meu lado, trazendo leveza e alegria.

Ao meu orientador, Fernando José Freire, sou profundamente grata por sua confiança, orientação, paciência e incentivo durante os seis anos que trabalhamos juntos. Sua sabedoria e conhecimentos foram fundamentais nessa caminhada.

À professora Cláudia Ulisses, ao professor Marcus Sperandio e ao Laboratório de Fisiologia de Plantas pelo acolhimento e conhecimentos adquiridos durante a realização das análises laboratoriais.

A Larisse Pereira, Henarmmany Oliveira, Francismary Barros e Matheus Bessa, pela colaboração, acolhimento, amizade e apoio na realização das análises laboratoriais. Vocês foram fundamentais na construção deste trabalho.

Ao Laboratório de Química do Solo, especialmente a Pedro Gabriel, pela amizade, ajuda na realização das análises laboratoriais e conhecimentos repassados.

A Paulo Dias e Denis Meireles, pela amizade, momentos alegres, conhecimentos adquiridos, paciência e ajuda. Vocês foram indispensáveis nessa caminhada.

Aos meus amigos, Amanda de Lira, Valdirene Nunes e Sérvio Justino, que se fizerem presentes ao longo dessa jornada, tornando-a mais leve, além de todo incentivo nos momentos que mais precisei.

A Jânio Barbosa, Géssyca Sena, Lorena Moura, Rodrigo Lacerda, Roberto Alves, Tiago Cavalcante, Luara Gomes e Alciênia Albuquerque, por toda ajuda e momentos compartilhados.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa.

Ao Instituto Agronômico de Pernambuco (IPA), em especial a Estação Experimental de Araripina, pela infraestrutura a disposição durante a realização das atividades em campo.

À UFRPE, ao Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais e a todos os professores pelos conhecimentos adquiridos e experiências vivenciadas. Em especial, a Juliana Ferreira, por toda disponibilidade, paciência e atenção.

A todos os amigos que se fizeram presentes nesta caminhada, pelo apoio, incentivo e momentos compartilhados.

Gratidão!

MORAIS, YASMIM YATHIARA GOMES ARAÚJO. **Nutrição e metabolismo vegetal de espécies florestais sob diferentes gradientes altimétricos e sazonalidade climática na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.** 2024. Orientador: Fernando José Freire.

RESUMO

Na região semiárida as espécies estão condicionadas a diversos estressores provenientes das alterações climáticas, tais como a irregularidade pluviométrica, diferença de altitude, dentre outros. Visando lidar com essas condições de estresse, as espécies desenvolveram respostas adaptativas para reduzir e/ou reparar os danos causados, além de manter um nível mínimo de atividades metabólicas e eficiência nutricional, garantindo seu crescimento e/ou sobrevivência. Assim, esse estudo objetiva avaliar a eficiência nutricional das espécies florestais da Caatinga, bem como, investigar o comportamento metabólico dessas espécies em função da sazonalidade climática ao longo de um gradiente altimétrico, relacionando o metabolismo e a nutrição florestal, na Chapada do Araripe, em Pernambuco. A coleta de dados foi realizada em fragmentos de Caatinga localizados na Chapada do Araripe dispostos sob diferentes gradientes altimétricos, classificados como: planalto sedimentar, encosta e depressão periférica. Com base em levantamento fitossociológico realizado nas áreas foram determinadas as quatro espécies que ocorrem em todos os gradientes altimétricos, sendo elas: *Annona leptopetala, Combretum glaucocarpum, Bauhinia subclavata* e *Guapira opposita*. Foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie em cada gradiente e coletadas folhas da parte intermediária da copa nos quatro pontos cardeais de cada indivíduo. A coleta das folhas foi realizada em dois períodos climáticos: chuvoso e seco. A biomassa foliar de cada espécie foi determinada utilizando equações alométricas e determinado os teores nutricionais de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn nas folhas. Por fim, foram calculados o estoque e a eficiência nutricional das espécies. Na parte metabólica, foram feitas as análises de determinação dos pigmentos fotossintéticos (clorofila A, clorofila B e carotenoides), relações hídricas (TRA e potencial hídrico foliar), determinação dos solutos orgânicos (proteínas, carboidratos, prolina e aminoácidos), conteúdo de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), peroxidação lipídica (MDA), nitrato (NO_3^-) e enzimas antioxidantes (APX, CAT e SOD). A dinâmica nutricional variou entre os gradientes altimétricos nos períodos climáticos, mostrando que as espécies apresentam comportamento distinto em relação ao ambiente em que está inserida. As espécies *B. subclavata*, *C. glaucocarpum* e *A. leptopetala* mostraram-se eficientes nutricionalmente em todos os gradientes altimétricos. As espécies apresentaram diferentes mecanismos de adaptação aos gradientes altimétricos durante os períodos climáticos, incluindo a manutenção do TRA, dos pigmentos fotossintéticos e solutos orgânicos. Além disso, constatou-se uma variação na atividade das enzimas antioxidantes, sugerindo que as espécies apresentam sensibilidade ao estresse. Ademais, percebeu-se que as variáveis nutricionais influenciaram diretamente os processos metabólicos das espécies florestais, independente do gradiente altimétrico e período climático, mostrando o quão indispensáveis são os nutrientes para o crescimento e desenvolvimento, além da adaptabilidade das espécies aos diferentes ambientes.

Palavras-chave: Eficiência nutricional; Alterações metabólicas; Enzimas antioxidantes; Estresse hídrico.

MORAIS, YASMIM YATHIARA GOMES ARAÚJO. **Plant nutrition and metabolism of forest species under different altimetric gradients and climatic seasonality in the Chapada do Araripe, Pernambuco, Brazil.** 2024. Advisor: Fernando José Freire.

ABSTRACT

In the semi-arid region, species are subject to various stressors arising from climate changes, such as irregular rainfall, differences in altitude, among others. Aiming to cope with these stress conditions, species have developed adaptive responses to reduce and/or repair the damage caused, as well as to maintain a minimum level of metabolic activities and nutritional efficiency, ensuring their growth and/or survival. Thus, this study aims to evaluate the nutritional efficiency of forest species in the Caatinga, as well as to investigate the metabolic behavior of these species in relation to climatic seasonality along an altimetric gradient, linking metabolism and forest nutrition in the Chapada do Araripe, Pernambuco. Data collection was carried out in Caatinga fragments located in the Chapada do Araripe, arranged under different altimetric gradients, classified as: sedimentary plateau, slope, and peripheral depression. Based on a phytosociological survey conducted in the areas, four species that occur in all altimetric gradients were identified: *Annona leptopetala*, *Combretum glaucocarpum*, *Bauhinia subclavata*, and *Guapira opposita*. Five individuals of each species were selected at each gradient, and leaves from the middle part of the canopy were collected at the four cardinal points of each individual. Leaf collection was conducted during two climatic periods: rainy and dry. The foliar biomass of each species was determined using allometric equations, and the nutritional contents of N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn, and Zn in the leaves were measured. Finally, the stock and nutritional efficiency of the species were calculated. In the metabolic part, analyses were conducted to determine the photosynthetic pigments (chlorophyll A, chlorophyll B, and carotenoids), water relations (RWC and leaf water potential), determination of organic solutes (proteins, carbohydrates, proline, and amino acids), hydrogen peroxide (H_2O_2) content, lipid peroxidation (MDA), nitrate (NO_3^-), and antioxidant enzymes (APX, CAT, and SOD). Nutritional dynamics varied among altimetric gradients during climatic periods, showing that species exhibit distinct behavior concerning the environment in which they are situated. The species *B. subclavata*, *C. glaucocarpum*, and *A. leptopetala* demonstrated nutritional efficiency across all altimetric gradients. The species showed different adaptation mechanisms to the altimetric gradients during climatic periods, including the maintenance of Turgor Pressure, photosynthetic pigments, and organic solutes. Additionally, there was variation in the activity of antioxidant enzymes, suggesting that the species exhibit sensitivity to stress. Furthermore, it was observed that nutritional variables directly influenced the metabolic processes of the forest species, regardless of the altimetric gradient and climatic period, highlighting the essential role of nutrients for growth and development, as well as the adaptability of species to different environments.

Keywords: Nutritional efficiency; Metabolic alterations; Antioxidant enzymes; Water stress.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 17
2. REVISÃO DE LITERATURA 20
2.1 Vegetação do semiárido nordestino, com ênfase na Chapada do Araripe 20
2.2 Nutrição das espécies florestais 21
2.3 Metabolismo vegetal das espécies florestais 24
2.4 Chapada do Araripe 26
2.5 Sazonalidade climática e gradientes altimétricos na Chapada do Araripe 27
2.6 Estratégias adaptativas das espécies florestais em resposta à sazonalidade climática e aos gradientes altimétricos 29
3. MATERIAL E MÉTODOS 37
3.1 Caracterização da área 37
3.2 Períodos climáticos 39
3.3 Espécies florestais 41
3.3.1 Caracterização das espécies florestais 42
3.4 Amostragem das folhas das espécies florestais 43
3.5 Análises nutricionais 44
3.5.1 Composição química foliar 44
3.5.2 Estimativa da biomassa foliar, estoque de nutrientes e eficiência nutricional 44
3.6 Análises fisiológicas 46
3.6.1 Pigmentos fotossintéticos 46
3.6.2 Relações hídricas 47
3.7 Análise bioquímicas 48
3.7.1 Proteínas solúveis 48
3.7.2 Carboidratos solúveis totais 48
3.7.3 Aminoácidos livres totais 49
3.7.4 Prolina livre 49
3.7.5 Peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica 49
3.7.6 Nitrato 50
3.8 Análises enzimáticas 50
3.8.1 Atividade da catalase (CAT) 51
3.8.2 Atividade da ascorbato peroxidase (APX) 51

3.8.3 Atividade da superóxido dismutase (SOD) 51
3.9 Análise estatística 52
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO 53
4.1 Características nutricionais das espécies florestais nos gradientes altimétricos 53
4.1.1 Teor dos nutrientes nas espécies florestais 53
4.1.2 Estoque de nutrientes nas espécies florestais 60
4.1.3 Eficiência nutricional das espécies florestais 65
4.2 Características metabólicas das espécies florestais nos gradientes altimétricos 69
4.2.1 Pigmentos fotossintéticos 69
4.2.2 Relações hídricas 73
4.2.3 Solutos orgânicos 76
4.2.4 Acúmulo de malondialdeído (MDA), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e nitrato (NO_3^-) 82
4.2.5 Enzimas antioxidantes 86
4.3 Interações nutricionais e metabólicas 90
5. CONCLUSÕES 97
REFERÊNCIAS 98

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica das áreas de estudo inseridas no gradiente altimétrico na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. 37
Figura 2. Precipitação pluviométrica (mm) anual histórica entre os anos de 2002 e 2022 na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil (A) e precipitação pluviométrica e temperatura média mensal histórica entre os anos de 2002 e 2022 subdividida por gradiente altimétrico: planalto sedimentar (B), encosta (C) e depressão periférica (D) e períodos. 40
Figura 3. Precipitação pluviométrica durante o ano de 2022 e indicação do mês de coleta das amostras nos períodos chuvoso e seco, respectivamente, na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.....41
Figura 4. Teor de N, K, Ca e Mg das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o teor dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o teor dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 54
Figura 5. Teor de Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o teor dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o teor dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 57
Figura 6. Estoque de N, K, Ca e Mg das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o estoque dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o estoque dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.....62

Figura 7. Estoque de Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o estoque dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o estoque dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 63
Figura 8. Eficiência de N, K, Ca e Mg pelas espécies florestais nos diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam a eficiência nutricional da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam a eficiência nutricional das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 66
Figura 9. Eficiência de Cu, Fe, Mn e Zn pelas espécies florestais nos diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam a eficiência nutricional da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam a eficiência nutricional das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 68
Figura 10. Teor de Clorofila A, Clorofila B e Carotenoides das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os pigmentos fotossintéticos da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam os pigmentos fotossintéticos das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 71
Figura 11. Teor relativo de água (TRA) de espécies florestais (A, B) e gradientes altimétricos (C, D) em diferentes períodos climáticos na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. 74
Figura 12. Potencial hídrico foliar das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos durante o período seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. .. 76

Figura 13. Teor de proteínas, carboidratos solúveis totais e prolina das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o teor dos solutos orgânicos entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o teor dos solutos orgânicos das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.....78
Figura 14. Concentração de aminoácidos livres totais nas espécies florestais no período chuvoso (A) e período seco (B) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.....81
Figura 15. Teor de malondialdeído (MDA), concentração de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e nitrato das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os teores da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas compara os teores das espécies dentro de cada gradiente altimétrico..83
Figura 16. Atividade enzimática da APX, CAT e SOD das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam a atividade enzimática da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam a atividade enzimática das espécies dentro de cada gradiente altimétrico. 87
Figura 17. Coeficiente de correlação de Pearson (r) entre variáveis nutricionais e variáveis metabólicas das espécies florestais nos gradientes altimétricos na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Em que: Carb.: Carboidratos; Prot.: Proteínas; ClorA: Clorofila A; ClorB: Clorofila B; Carot.: Carotenoides; Nit.: Nitrato; H_2O_2: Peróxido de hidrogênio; MDA: Malondialdeído; Amin.: Aminoácidos; Prol.: Prolina; TRA: Teor relativo de água; APX: Enzima ascorbato peroxidase; CAT: Enzima catalase; SOD: Enzima superóxido dismutase; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio; N: Nitrogênio; K: Potássio; Cu: Cobre; Fe: Ferro; Mn: Manganês; Zn: Zinco.....91

Figura 18. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis nutricionais e variáveis metabólicas em resposta aos gradientes altimétricos (a) e as espécies florestais (b) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Em que: DP: Depressão periférica; ENC: Encosta; PS: Planalto sedimentar; AL: *A. leptopetala*; BS: *B. subclavata*; CG: *C. glaucocarpum*; GO: *G. opposita*; Carb.: Carboidratos; Prot.: Proteínas; ClorA: Clorofila A; ClorB: Clorofila B; Carot.: Carotenoides; Nit.: Nitrato; H_2O_2: Peróxido de hidrogênio; MDA: Malondialdeído; Amin.: Aminoácidos; Prol.: Prolina; TRA: Teor relativo de água; APX: Enzima ascorbato peroxidase; CAT: Enzima catalase; SOD: Enzima superóxido dismutase; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio; N: Nitrogênio; K: Potássio; Cu: Cobre; Fe: Ferro; Mn: Manganês; Zn: Zinco. 94

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Características climáticas, vegetacionais e atributos do solo em cada gradiente altimétrico na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. 38
Tabela 2. Espécies e respectiva família botânica nos gradientes altimétricos e sua densidade absoluta nos fragmentos da Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil...42
Tabela 3. Biomassa foliar das espécies florestais e total nos gradientes altimétricos na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. 45
Tabela 4. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados dos teores de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. 53
Tabela 5. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados do estoque de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. 60
Tabela 6. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados da eficiência nutricional de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn pelas espécies florestais nos gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.....65
Tabela 7. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados dos pigmentos fotossintéticos das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.....70
Tabela 8. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados do teor relativo de água (TRA) das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.....73
Tabela 9. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados dos solutos orgânicos das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. 77
Tabela 10. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados do acúmulo de malonaldeído (MDA), peroxido de hidrogênio (H_2O_2) e nitrato (NO_3^-) das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.....82

Tabela 11. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados das enzimas antioxidantes das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.....86

1. INTRODUÇÃO

O semiárido pernambucano apresenta uma vasta biodiversidade de espécies florestais, especialmente em áreas com complexidade topográfica, como a Chapada do Araripe. A região semiárida possui condições edafoclimáticas bem específicas em comparação a outros ecossistemas florestais, caracterizada por precipitação irregular, altas temperaturas e elevados índices de evapotranspiração, com secas prologadas e breves períodos chuvosos (TAGHADOSI; HASANLOU, 2017; ZHU et al., 2019).

Assim, na região semiárida, as espécies estão condicionadas a diversos estressores provenientes da sazonalidade climática. A vegetação dessa região apresenta formação heterogênea, com presença de espécies vegetais endêmicas, que desenvolveram características especificas para lidar com as condições climáticas (MAIA et al., 2017). Entre elas, destacam-se as adaptações nutricionais e metabólicas que proporcionam resiliência, permitindo seu estabelecimento e aumentando o potencial de uso dessas espécies em locais com déficit hídrico (BARROS et al., 2019).

A tolerância ao déficit hídrico varia entre as espécies florestais podendo ocorrer em intensidades variadas, dependendo de fatores como a espécie, o tempo de exposição, os fatores edáficos, entre outros. As condições de estresse podem aumentar ou diminuir o teor nutricional nas espécies, podendo essa oscilação estar relacionada à disponibilidade de nutrientes e sua absorção ou ao metabolismo das plantas, além disso, com o comprometimento de seu metabolismo, as espécies desenvolvem mecanismos de defesa, que incluem alterações metabólicas, como a ativação do sistema de defesa antioxidativo (RENNENBERG et al., 2006; ANJUM et al., 2016; AHRAR et al., 2017).

Diante de condições estressantes, as plantas enviam sinais através das vias de transdução, desencadeando modificações metabólicas nos seus órgãos, ocasionadas pela interrupção da homeostase celular por limitação da fixação de CO_2, além do desenvolvimento de mecanismos de respostas mais rápidos e/ou adaptações a essas condições buscando sua sobrevivência (FROSI et al., 2016; ASHRAFI-DEHKORDI et al., 2018; SCHWACHTJE et al., 2019).

A sazonalidade climática e os gradientes altimétricos levaram as espécies a desenvolverem características de crescimento especificas, uma vez que o aumento do estresse afeta tanto o metabolismo primário quanto o secundário (ARBONA et al., 2013; DARMANTI; DEWI; NUGROHO, 2016). Esse estresse provoca redução do

potencial hídrico, fechamento dos estômatos, danos oxidativos e inibição do crescimento, comprometendo a capacidade produtiva das plantas, com variações dependendo da espécies e das condições ambientais (HLAVÁČOVÁ et al., 2018; COSTA et al., 2020).

Essas condições podem induzir a maior formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), resultando em estresse oxidativo, que é regulado por mecanismos de defesa antioxidativa (DARMANTI; DEWI; NUGROHO, 2016). Para se proteger do excesso de EROs e manter a homeostase redox, a planta desenvolve um sistema antioxidante eficiente composto por um arcabouço enzimático, em que participam várias enzimas, operando em diferentes compartimentos celulares e agindo em conjunto contra o estresse oxidativo (BARBOSA et al., 2014).

Dessa forma, as adaptações desenvolvidas pelas espécies nesses ambientes, são importantes em estudos que objetivem compreender sua dinâmica nutricional e metabólica, além do seu comportamento em relação as alterações climáticas (HLAVÁČOVÁ et al., 2018; COSTA et al., 2020), auxiliando em futuros programas de restauração florestal.

Aliada a esses programas de restauração florestal em áreas de Caatinga, que são impactadas pela degradação de seu ecossistema, é também relevante estudos em decorrência da necessidade de conservação do ecossistema, pois são ambientes que apresentam um grau elevado de endemismo e riqueza de espécies que estão adaptadas à baixa pluviosidade e temperaturas elevadas dessa região (LOURENÇO; RAMOS; COSTA, 2017).

O desenvolvimento de estudos sobre a sazonalidade climática e a adaptação das espécies em ambientes florestais é escasso, principalmente quando relacionado à eficiência nutricional e às alterações metabólicas no semiárido ao longo de um gradiente altimétrico (KNOKE et al., 2014; MENDIVELSO et al., 2017). Sendo assim, a realização de estudos sobre essa temática pode proporcionar maior entendimento do comportamento das espécies sob condições adversas e as interações planta/ambiente (RAHMAN et al., 2020).

As respostas sobre as modificações nas espécies florestais são importantes para regiões com alta biodiversidade afetadas por ações antrópicas, além da sazonalidade climática e gradientes altimétricos, como a Caatinga da Chapada do Araripe. Essa área abriga o Arranjo Produtivo Local do Polo Gesseiro do Araripe

(ARAÚJO; MARTINS, 2012), responsável por 97% da produção nacional de gesso minerado do Brasil (GALVINCIO et al., 2016).

Servindo como base para tais investigações, o estudo visa responder as seguintes hipóteses: (i) o teor, estoque e a eficiência nutricional devem variar entre as espécies e entre os gradientes altimétricos; (ii) em ambientes com maior fertilidade, as espécies tendem a apresentar eficiência nutricional específica; (iii) os indicadores metabólicos variam entre espécies e ao longo dos gradientes altimétricos, impactando no metabolismo das espécies; (iv) a sazonalidade climática causa alterações na nutrição e no metabolismo vegetal das espécies, resultando em indivíduos mais adaptados nas áreas de alta altitude.

Assim, o estudo teve como objetivo avaliar a eficiência nutricional das espécies florestais da Caatinga, bem como, investigar o comportamento metabólico dessas espécies em função da sazonalidade climática ao longo de um gradiente altimétrico, relacionando o metabolismo e a nutrição florestal, na Chapada do Araripe, em Pernambuco.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Vegetação do semiárido nordestino, com ênfase na Chapada do Araripe

A região semiárida do Brasil possui clima tropical seco e uma vegetação variada, classificada como Floresta Seca, Savana Estépica e Caatinga, dentre outras denominações. Em escala local, a complexa interação entre as variáveis climáticas e fatores ambientais podem resultar numa distribuição descontínua da vegetação, formando diferentes grupos fitofisionômicos (ARAÚJO et al., 2011; ARRUDA et al., 2015).

A vegetação do semiárido está condicionada ao déficit hídrico proveniente da seca causada pela irregularidade na precipitação. Além da sazonalidade das chuvas, as altas temperaturas também contribuem acentuadamente para esse cenário (TROVÃO et al., 2007; ARAÚJO, 2011).

Assim, as espécies encontradas nessa região apresentam características únicas com adaptações morfológicas e estratégias ecológicas à escassez hídrica, como a caducifolia, plantas herbáceas anuais, suculentas, presença de acúleos e espinhos, além da predominância de arbustos e árvores de pequeno porte (PRADO, 2003).

A elevada variabilidade e imprevisibilidade climática, principalmente em relação à precipitação pluviométrica, influencia no funcionamento, produtividade e na dinâmica da vegetação, refletindo na composição funcional e estrutural das florestas (SFAIR et al., 2018; MENDES et al., 2020). Assim, a variação climática associada a outros fatores ambientais, tais como: alta heterogeneidade dos solos, topografia e geologia podem ocasionar uma distribuição irregular da vegetação nessas regiões formando diferentes grupos fitofisionômicos adaptados as condições de seca (SANTOS et al., 2014; ARRUDA et al., 2015; SILVA; SOUZA, 2018).

Fatores como precipitação, sazonalidade, alterações topográficas e aspectos edáficos influenciam a distribuição das espécies que apresentam uma maior exigência hídrica. Além disso, a adaptação das espécies às mudanças climáticas envolve o desenvolvimento de características morfológicas, anatômicas e metabólicas aumentando sua resiliência, dispondo de uma rápida resposta devido às inúmeras adaptações evolutivas adquiridas ao longo dos anos para sobreviverem nesses ambientes (SILVA et al., 2011; BRAND, 2017; OLIVEIRA et al., 2019).

Na Chapada do Araripe ocorrem diferentes tipos de vegetação, em virtude das variações altimétricas e posição do relevo influenciam as chuvas de convecção forçada. As áreas sedimentares do semiárido nordestino, incluindo bacias e chapadas, apresentam padrões complexos com vegetação caducifólia e perenifólia, diferentes da vegetação de Caatinga, que é predominante na região (EITEN et al., 1972; GOMES; RODAL; MELO, 2006).

Devido à variabilidade ambiental, as regiões de chapada exibem uma grande diversidade de fitofisionomias, sendo a vegetação caracterizada por diferentes estruturas e composições florísticas (SANTOS, 2019). A vegetação da Chapada do Araripe com base no diagnóstico florestal da região do Araripe, segundo o Ministério do Meio Ambiente (MMA, 2007) é classificada como Cerrado, Mata Úmida, Cerradão, Carrasco, contato Cerradão-Carrasco e Mata Seca.

Na Chapada do Araripe em Pernambuco, a vegetação predominante na vertente à sotavento é a arbustiva xerófita, conhecida como “Carrasco”, que se desenvolve em solos arenosos e pobres quimicamente. Ao norte da Chapada, onde há maior elevação no terreno, encontra-se a vegetação de Cerrado, no entanto, essa vegetação não tem relação com a área central do Brasil. Também há áreas de transição entre o Carrasco e a Caatinga, além de trechos de Mata Úmida, predominantes nas regiões com maior altitude e umidade do planalto sedimentar (ARAÚJO; MARTINS; SHEPHERD, 1999).

A Chapada do Araripe é considerada uma região de extrema importância, pois é uma área rica em variedade de espécies no nordeste brasileiro, abrigando espécies florestais raras, endêmicas e até novas espécies (FERREIRA-SILVA et al., 2019). Apesar desses ambientes serem interessantes do ponto de vista vegetacional, taxonômico e ecológico, o conhecimento da composição florística dos diferentes tipos de vegetação encontrados nas serras e chapadas úmidas no semiárido nordestino ainda é limitado (LOIOLA et al., 2015). Isso também acontece com os conhecimentos sobre nutrição das espécies florestais nesses ambientes.

2.2 Nutrição das espécies florestais

As folhas são os órgãos essenciais no ciclo biogeoquímico de nutrientes nos ecossistemas florestais, além de serem responsáveis pela atividade metabólica nas plantas (TURPAULT et al., 2021). A determinação da composição química foliar é um

importante indicador do estado nutricional das espécies florestais em seus mais diversos ambientes (KRÜGER; SCHMITZ; SANDERS, 2021).

Assim, é a partir da mensuração da composição química associada à quantificação da biomassa foliar que é possível comparar os atributos estruturais e funcionais dos ecossistemas florestais, bem como, dimensionar o estoque e exportação nutricional, além da ciclagem de nutrientes (ALVES et al., 2017). A biomassa florestal pode ser avaliada através de dois métodos: o método direto que é de difícil execução em áreas extensas, por ser destrutivo; e o método indireto que é realizado por meio de equações alométricas (FIORENTIN et al., 2015). Assim, realizar a estimativa da biomassa foliar é importante na comparação dos atributos estruturais e funcionais das espécies florestais, independente das condições ambientais (FREITAS et al., 2011).

As espécies florestais apresentam diferentes teores de nutrientes em sua biomassa foliar por diversas razões, tais como: As características nutricionais da espécie; a eficiência na absorção dos nutrientes necessários ao seu metabolismo; a habilidade em concentrar os nutrientes em suas folhas; e dos níveis de fertilidade do solo (SALVADOR et al., 2016; ALVES et al., 2017).

Os nutrientes desempenham papel fundamental no ciclo de vida das plantas, sendo classificados em macro e micronutrientes, conforme sua exigência nutricional. Os macronutrientes são o nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) e os micronutrientes são ferro (Fe), manganês (Mn), boro (B), cobre (Cu), zinco (Zn), molibdênio (Mo) e cloro (Cl) (RATUCHNE et al., 2016).

Os macronutrientes desempenham papéis fundamentais no metabolismo das plantas e, por isso, são encontrados em maior quantidade nas folhas, que é a parte metabolicamente ativa nas plantas. Cada nutriente desempenha uma função essencial nos processos metabólicos: o N é um componente básico de moléculas celulares, como clorofila, aminoácidos e ácidos nucleicos (TAIZ et al., 2021); o K é responsável pelo aumento da turgescência foliar e o acúmulo de solutos (BATTIE-LACLAU et al., 2013); o Ca atua como mensageiro em vias de sinalização, ativando enzimas (ROCHA; DU TOIT; GONÇALVES, 2019); e o Mg é responsável pela ativação de enzimas envolvidas na respiração e fotossíntese (TAIZ et al., 2021).

Os micronutrientes embora encontrados em menores quantidades nas folhas, também desempenham funções importantes: o Cu é constituinte e cofator de enzimas, participando do metabolismo de proteínas e carboidratos; o Fe é essencial para a

síntese do complexo proteína-clorofila nos cloroplastos; o Mn participa da evolução do O_2 no processo fotossintético; e o Zn é utilizado na biossíntese de clorofila em algumas espécies (ALEXANDRE et al., 2012; CORCIOLI; BORGES; JESUS, 2016; LIU et al., 2020).

O N, P e K destacam-se entre os nutrientes por serem responsáveis pela regulação de inúmeras funções orgânicas, além de atuarem na adaptação das plantas as condições adversas, como a baixa disponibilidade hídrica e elevadas temperaturas, que são características das regiões semiáridas (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014; CHRISTINA et al., 2015).

Quantificar os teores nutricionais das espécies no ambiente em que estão inseridas, torna-se importante por inúmeros motivos. Esses teores nutricionais estabelecem uma referência no manejo de plantas da mesma espécie que apresenta deficiência nutricional, fornecem subsídios na recuperação de áreas degradadas que precisam de correção do solo e desempenham papel fundamental na implementação de programas de reflorestamento com espécies florestais nativas (MEDEIROS; SANTOS; TERTULIANO, 2008).

Além disso, o fornecimento de nutrientes de forma equilibrada é essencial no desenvolvimento e vitalidade das plantas, proporcionando maior resistência e capacidade para se adaptar a estresses bióticos e/ou abióticos que ocorrem nos ambientes em que estão inseridas (PÖYRY et al., 2017; ROHNER et al., 2018). Pois, as condições de estresse podem aumentar ou diminuir o teor nutricional nas espécies. Essa variação pode estar relacionada a disponibilidade de nutrientes e sua absorção ou ao metabolismo das plantas (RENNENBERG et al., 2006).

A eficiência nutricional das espécies florestais expressa a produção de biomassa pela quantidade de nutriente contido nessa biomassa e é determinada pela relação entre a biomassa produzida e o estoque nutricional de uma planta (BARBOSA et al., 2019). Em fragmentos florestais, a eficiência nutricional disponibiliza informações importantes sobre a contribuição das espécies nos ambientes, bem como o estoque nutricional (ESPIG et al., 2008). Nesses ambientes a eficiência nutricional varia conforme o tipo de solo, características da espécie, condições edafoclimáticas ou estágio sucessional das espécies (FONTES; RODRIGUES; RODRIGUES, 2013).

Quanto menor a exigência nutricional de uma espécie, maior é sua eficiência nutricional. Esse fator se torna um critério importante na escolha de espécies para reflorestamentos, especialmente em solos quimicamente degradados, além de

facilitar a compreensão sobre seu estabelecimento em diferentes tipos de solo (BÜNDCHEN et al., 2013; SILVA et al., 2017).

Freire (2018), estudando a dinâmica nutricional de espécies florestais em fragmentos ao longo de um gradiente altimétrico na Chapada do Araripe, constatou que em solos mais férteis, como na depressão periférica, a eficiência nutricional é concentrada em poucas espécies, enquanto em solos menos férteis, como no planalto sedimentar, há maior abundância de espécies eficientes nutricionalmente.

Ademais, a ciclagem de nutrientes está relacionada com o ambiente em que as espécies florestais estão inseridas, principalmente em relação as características climáticas. O Araripe pernambucano encontra-se no semiárido brasileiro, caracterizado por um clima quente e sazonalidade pluviométrica, além de possuir diferentes gradientes altimétricos (ALVARES et al., 2013; CUNHA et al., 2018). Esses fatores são fundamentais para a dinâmica florestal, causando alterações na paisagem e na ciclagem de nutrientes. Essas variações nutricionais das espécies que impactam na eficiência delas utilizarem esses nutrientes, muitas vezes se refletem também em seus metabolismos vegetais.

2.3 Metabolismo vegetal das espécies florestais

Por serem seres sésseis, as plantas apresentam mecanismos que permitem sua adaptação em locais com condições ambientais adversas, desde a regulação circadiana até a recuperação ao estresse (DODD et al., 2005; BRODIBB; COCHARD, 2009). Devido ao seu longo ciclo de vida, suas adaptações genéticas acontecem lentamente, tornando as florestas susceptíveis as variações climáticas, bem como à heterogeneidade ambiental decorrente das mudanças de gradiente altimétrico (CORREIA et al., 2018).

Espécies encontradas nas regiões semiáridas possuem um sistema condutor frágil e resistente às condições adversas, mostrando que sua existência nesses ambientes está relacionada a influência de características adaptativas e biológicas, tais como: dinâmicas fenológicas, alterações metabólicas e morfoanatômicas que favorecem sua resistência à seca; e determinam o grau de estresse vivenciado pelas espécies (BUTZ et al., 2017; BRITO et al., 2022).

Com o aumento da intensidade dos estresses, as plantas investem em mecanismos adaptativos para reduzir e/ou reparar os danos causados, além de

manter um nível mínimo de atividades metabólicas, garantindo seu crescimento e/ou sobrevivência nos períodos de escassez (ARVE et al., 2011; CAPERALI et al., 2021).

As mudanças no metabolismo das espécies estão relacionadas a alterações no potencial hídrico, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, teor de solutos orgânicos, pigmentos fotossintéticos, enzimas protetoras oxidativas e ativação de mecanismos de reparo. Dessa forma, algumas espécies diminuem a quantidade de pigmentos fotossintéticos e acumulam solutos orgânicos demonstrando uma recuperação das atividades fotossintéticas (RIVAS; OLIVEIRA; SANTOS, 2013; OLIVEIRA et al., 2014).

Nas regiões semiáridas, a maioria das espécies encontradas apresentam o mecanismo da caducifólia, com perda foliar no período seco. Essa é uma estratégia utilizada por elas para reduzir a evapotranspiração nesse período, porque a perda das folhas contribui para seu status hídrico e é uma condição fenológica resultante de diversos mecanismo (BARROS; SOARES, 2013; BRITO et al., 2022).

A caducifolia é um processo irreversível durante o período seco, uma vez que as plantas começam a queda foliar logo que o estresse hídrico se inicia. Mesmo que ocorra condições favoráveis, como o aumento da precipitação, em alguma fase desse período seco, esse processo não é revertido (ALMEIDA; CARVALHO; ARAÚJO, 2019).

Outra característica adaptativa apresentada durante a restrição hídrica é o aumento do crescimento do sistema radicular, resultando no acréscimo de raízes nas camadas mais profundas do solo à medida que ocorre a diminuição do teor de água nas camadas superiores (TAIZ; ZEIGER, 2013). Esse crescimento auxilia as espécies a manterem seu potencial hídrico elevado mesmo em condições críticas, garantindo sua sobrevivência (NASCIMENTO et al., 2011).

Segundo Larcher (2006), o crescimento radicular pode ser superior a parte aérea das plantas em períodos críticos, principalmente na seca, com o crescimento radicular para as regiões mais profundas do solo à procura de água e, consequentemente, aumentando a relação raiz/parte aérea.

Ademais, os mecanismos adaptativos das plantas irão variar conforme as espécies, genótipos, estágios de desenvolvimento, além dos gradientes altimétricos que influenciam na sazonalidade climática nos ambientes. A recuperação das plantas irá depender da sua capacidade em reparar os danos causados durante o período de estresse pela perda de turgescência e capacidade hidráulica, além de ocorrer o reestabelecimento do crescimento e produtividade (FANG; XIONG, 2015).

As espécies no semiárido apresentam inúmeras adaptações metabólicas às condições estressantes, porém não existe um padrão adaptativo para suportar os períodos com condições climáticas adversas, podendo cada espécie agir de forma diferente, conforme o estresse sofrido e sua resiliência (SCALON et al., 2011).

Assim, a realização de estudos sobre o metabolismo vegetal se torna importante no entendimento sobre como as espécies se estabelecem em ambientes com condições ambientais adversas, permitindo-lhes sua permanência por meio de estratégias adaptativas utilizadas para tolerar o estresse nas regiões semiáridas e, consequentemente, sua evolução em ambientes diversos, principalmente aqueles com variações no gradiente altimétrico (TROVÃO et al., 2007; FLEXAS et al., 2013; FROSI et al., 2017). Essas condições ambientais adversas são em menor ou maior grau encontradas na Chapada do Araripe, dependendo da condição altimétrica, em que as espécies estão inseridas, além do período do ano.

2.4 Chapada do Araripe

A Chapada do Araripe abrange parte dos estados de Pernambuco, Ceará e Piauí no nordeste brasileiro. Além de ser considerado um dos relevos mais importantes da região, apresenta vegetação diversificada com faixas de transição com traços de Mata Atlântica, Cerradão e Caatinga (MARINHO et al., 2016; TAVARES FILHO et al., 2020). No Estado de Pernambuco, a região do Araripe abrange 18% da área total do estado e está situada nos seguintes municípios: Araripina, Bodocó, Cedro, Dormentes, Exu, Granito, Ipubi, Moreilândia, Ouricuri, Parnamirim, Santa Cruz, Santa Filomena, Serrita, Terra Nova e Trindade (SINDUSGESSO, 2014).

Os solos e condições geoambientais encontradas na Chapada do Araripe são bem diferenciados, com altitudes variando entre 700 e 1.000 m. Estende-se territorialmente de 35 a 60 km no sentido norte-sul e aproximadamente 180 km no sentido leste-oeste. Apresenta precipitação anual superior a outras áreas no semiárido, possibilitando uma variedade de fitofisionomias (ALCÂNTARA et al., 2020; GUERRA et al., 2020).

O planalto sedimentar é a unidade geomorfológica da Chapada do Araripe, com superfície plana e altitude entre 730 e 1.000 m. As bordas do planalto sedimentar formam a encosta, podendo apresentar escarpas íngremes, especialmente nos setores nordeste e sul, além de ser responsável por conectar o planalto sedimentar e

depressão periférica. A depressão periférica é constituída por uma zona de dissecação areolar bem definida, influenciada por processos de morfogênese química e física (LIMA, 2015).

A Chapada do Araripe apresenta uma variedade de tipos de relevo, incluindo planos, suavemente ondulado, ondulado, fortemente ondulado e escarpado. Contudo, há predominância de relevos planos (FUPEF, 2007). Na Chapada do Araripe, ocorrem dois ambientes distintos, devido as características do relevo. Na área úmida, predomina dois tipos de relevo: o plano no topo da chapada e o ondulado nas encostas. Por outro lado, na área semiárida, o relevo é predominantemente aplainado, com diferentes níveis de semiaridez (NOVAES; LAURINDO, 2014).

Na região da Chapada do Araripe há limitação na disponibilidade hídrica. Essa variabilidade pode ter decorrente das seguintes causas: (i) pela complexidade na formação das chuvas, resultando em chuvas irregulares e concentradas em poucos meses do ano; (ii) disposição orográfica, com presença de serras e chapadas mais altas com interceptação das frentes mais úmidas; (iii) escoamento das águas, em que a encosta se torna mais seca e ocorrendo a concentração nos vales com formação de lagoas e rios; (iv) variabilidade dos solos, com diferentes capacidades de retenção de água das chuvas, devido a profundidade e texturas (GARIGLIO et al., 2010).

O Araripe é conhecido pelo maior conjunto de jazidas de gipsita em exploração no Brasil, abrigando o principal polo gesseiro do País (GADELHA, 2014). Essa região sofre de inúmeros impactos ambientais, ocasionados pela utilização exacerbada dos recursos naturais causando um rápido processo de degradação ambiental, com desmatamento de cerca de 50% da vegetação nativa (GRANJA et al., 2017).

A lenha utilizada para geração de energia no polo gesseiro é oriunda de desmatamentos ilegais. Segundo Cunha et al. (2018) é nas áreas de baixa altitude na Chapada do Araripe que ocorre a maior fragmentação da vegetação nativa. A intensa exploração enfrentada pela Chapada do Araripe vem acentuando a degradação ambiental. Assim, os recursos naturais, principalmente os florestais, estão ameaçados em decorrência da intensificação das ações antrópicas (LOIOLA et al., 2015).

2.5 Sazonalidade climática e gradientes altimétricos na Chapada do Araripe

O Nordeste brasileiro é caracterizado pela irregularidade na distribuição de chuvas, influenciadas pela dinâmica atmosférica, movimentação de fluxos de massa

de ar e variações altimétricas. Em decorrência da sazonalidade, o Nordeste enfrenta inúmeros problemas relacionados a disponibilidade hídrica, afetando o funcionamento e produtividade dos ecossistemas, bem como, a dinâmica da vegetação, refletindo na composição funcional e estrutural das florestas (FERREIRA et al., 2018; MENDES et al., 2020).

Nessas regiões, a sazonalidade climática é decorrente das mudanças climáticas que aumentam a irregularidade da precipitação pluviométrica oscilando entre 250 $mm.ano^{-1}$ e 1200 $mm.ano^{-1}$, com médias históricas em torno de 700 $mm.ano^{-1}$ e a temperatura média em torno de 25 a 30 ºC. A irregularidade climática encontrada nessas regiões deixa as comunidades vegetais susceptíveis ao déficit hídrico (DONOHUE et al., 2013; BRAGA, 2016; GREENWOOD et al., 2017). O déficit hídrico é definido como uma deficiência hídrica, observada com base na redução da disponibilidade de água no solo e/ou por meio de respostas metabólicas das plantas em decorrência da falta d'água (IHUOMA; MADRAMOOTOO, 2017).

Segundo a *World Meteorological Organization* (WMO, 2019), entre 2015 e 2018 foram os anos mais quentes em razão do aumento da emissão de dióxido de carbono (CO_2). Além desse cenário global, há o aumento da degradação das terras e fatores característicos do Nordeste, como a variabilidade pluviométrica, concentração de chuvas em alguns meses do ano e aumento da temperatura, tornando essa região uma das mais vulneráveis as mudanças climáticas (MARENGO; CUNHA; ALVES, 2016).

O aumento das temperaturas nessas regiões é provocado pelas alterações climáticas que causam redução e distribuição desigual da precipitação pluviométrica, com isso, ocorre o aumento da demanda evaporativa, dessecação do solo e longos períodos de estiagem (HOU et al., 2021).

A variação nos gradientes altimétricos é um dos preditores climáticos, sendo as vertentes a barlavento consideradas obstáculos topográficos, favorecendo as chuvas orográficas, permitindo que as áreas de chapada apresentem médias superiores às da depressões sertanejas. Isso pode ser observado na Chapada do Araripe e no Planalto do Ibiapaba, onde os gradientes altimétricos influenciam no comportamento hidroclimático, apresentando elevada precipitação em virtude do efeito orográfico nas áreas de chapada, quando comparada com a depressão periférica (ARAÚJO, 2011; SANTOS; NASCIMENTO, 2017).

Ademais, a variação climática que ocorre nos gradientes altimétricos afeta a conservação das espécies florestais na Chapada do Araripe e é considerada um dos principais fatores limitantes a produtividade vegetal, impactando diretamente na biodiversidade (MOURA; SAMPAIO, 2001; SANDERS; MOSS; WAGNER, 2003). Os efeitos indiretos observados na vegetação decorrente dessas mudanças podem ser explicados pela distribuição heterogênea da umidade e a fertilidade do solo, formando diversos ambientes para as plantas e promovendo uma variedade de estratégias ecológicas (BELLO et al., 2013).

Em ambientes afetados pela sazonalidade climática, a variação altimétrica pode diminuir os efeitos causados pela estiagem na vegetação, com a redistribuição da umidade do solo e atmosférica. As diferentes respostas das espécies florestais à sazonalidade climática e à variação altimétrica podem proporcionar mudanças complexas na composição da vegetação (HAWTHORNE; MINIAT, 2017).

Os gradientes altimétricos podem diminuir ou aumentar os efeitos da sazonalidade climática na vegetação por meio de diversos processos. Portanto, compreender a interação entre topografia, umidade do solo e dinâmica vegetacional são de extrema importância na identificação de espécies e comunidades vulneráveis, além dos impactos provenientes dos serviços ecossistêmicos (HAWTHORNE; MINIAT, 2017).

Nesse contexto, a variação altimétrica juntamente com a sazonalidade climática que ocorre na Chapada do Araripe, oferecem uma interpretação particionada do ambiente, influenciando diretamente na vegetação (CHANG et al., 2013). A compreensão das interações que ocorrem nesses ambientes é essencial no entendimento da complexidade dos ecossistemas e na sua preservação.

2.6 Estratégias adaptativas das espécies florestais em resposta à sazonalidade climática e aos gradientes altimétricos

Ao longo dos anos, as espécies florestais submetidas a inúmeros estressores provenientes da sazonalidade climática e mudanças altimétricas desenvolveram respostas adaptativas com alterações metabólicas que proporcionam seu desenvolvimento e sobrevivência nessas regiões (WAGNER et al., 2016; TAIZ et al., 2017; ZANDALINAS et al., 2017).

Há evidências que os impactos causados pelos diferentes fatores de estresse nas características de funcionamento das plantas não são necessariamente uma resposta aditiva, mas sim, respostas adaptativas únicas (PANDEY; RAMEGOWDA; SENTHIL-KUMAR, 2015). Essa complexidade é resultado da interação simultânea entre fatores estressores, proporcionando a adaptação da planta. Esses mecanismos são controlados por diferentes vias de sinalização, que podem interagir, inibir ou ser priorizado de forma diferente por cada espécie (ZANDALINAS et al., 2017).

A variação no gradiente altimétrico proporciona heterogeneidade ambiental, resultando em habitats distintos e com diversidade florística (NICHOLS et al., 1998; ROCHA et al., 2005). Em geral, as áreas com maior altitude tendem a ter temperaturas mais amenas, maior precipitação pluviométrica, aumento da radiação ultravioleta e diminuição da velocidade dos ventos, em contrapartida, nas áreas de menor altitude há redução na precipitação pluviométrica e aumento na temperatura, apresentando déficit hídrico e menor reposição de água (FERRAZ; RODAL; SAMPAIO, 2003).

Os desafios ambientais enfrentados podem provocar inúmeras alterações funcionais no organismo, impactando seu desenvolvimento nutricional e metabólico de maneira reversível ou permanente. Essas mudanças são causadas pela diversidade na composição do solo, diferença altimétrica e pelas variações na disponibilidade hídrica, resultantes da severidade, tempo de exposição e a natureza do estresse (LARCHER, 2006; SAMPAIO, 2010; SOUZA et al., 2013).

Para sobreviver à sazonalidade climática e às alterações altimétricas, a maioria das espécies desses ambientes são caducifólias, com a perda de suas folhas durante o período de estiagem. Essa estratégia possibilita a redução da transpiração no período seco e altas taxas fotossintéticas no período chuvoso. Há espécies que mantém suas folhas, apresentando modificações funcionais e metabólicas, além da presença de compostos hidrofóbicos (FICHTLER; WORBES; BLANCHART, 2013; FIGUEIREDO et al., 2015; ALVES et al., 2017).

Além disso, as espécies florestais reduzem sua área foliar, visando diminuir a perda de água por transpiração, ocorrendo assim maior concentração de nutrientes em decorrência da redução da biomassa foliar (SILVA et al., 2010; NASCIMENTO et al., 2011). No período seco, ocorre a translocação dos nutrientes dentro da planta, indo das folhas mais velhas para as folhas mais novas, possibilitando uma diminuição das perdas nutricionais (MENGEL; KIRKBY, 1982; MOURA, 2010).

Fatores decorrentes da sazonalidade climática, como a seca, altas temperaturas e disponibilidade de nutrientes, podem afetar de forma drástica o desenvolvimento das plantas, causando alterações moleculares, respostas metabólicas, nutricionais e morfoanatômicas (DANQUAH et al., 2014; GILROY et al., 2014). No entanto, entre esses fatores, o déficit hídrico é o mais prejudicial às plantas, acarretando inúmeras modificações, como a redução do turgor celular, essencial ao metabolismo vegetal (ARAÚJO JÚNIOR et al., 2019).

As células vegetais detectam os estímulos de estresse através de vários sensores que ativam suas vias de sinalização, envolvendo mensageiros secundários, hormônios vegetais, transdutores de sinal e reguladores transcricionais (DANQUAH et al., 2014; GILROY et al., 2014). A transmissão desses sinais auxilia na regulação de genes induzidos pelo estresse, resultando na codificação de proteínas e enzimas envolvidas nas alterações metabólicas (CASARETTO et al., 2016).

O fechamento estomático é uma das respostas as condições de estresse provocadas pela sazonalidade climática, pois limita a condutância estomática, aumenta a temperatura foliar, diminui a fotossíntese e pode afetar a produtividade (AHRAR et al., 2017). A condutância estomática é uma estratégia evolutiva das plantas em resposta as condições ambientais, objetivando maximizar a eficiência no uso de água, controlar a transpiração e absorção de CO_2, além de definir estratégias de sobrevivência nesses ambientes (CHAVES et al., 2016).

A restrição na regulação estomática reduz a eficiência fotossintética das plantas, afetando a concentração de pigmentos e estruturas dos fotossistemas de transporte de elétrons e mecanismos de trocas gasosas (XU et al., 2020). Isso reduz a disponibilidade de CO_2 para os cloroplastos, inibindo a taxa fotossintética e aumentando a vulnerabilidade do fotossistema (WIN et al., 2018; BRILLI et al., 2019). Além de afetar a taxa de conversão de energia, dificultando a eficácia do transporte de elétrons fotossintéticos e ocasionar a fotoinibição (WU et al., 2020).

A integridade do aparelho fotossintético e das taxas fotossintéticas são os mais afetados pela sazonalidade climática. Portanto, a realização de avaliações e monitoramento dessas alterações metabólicas são utilizadas como ferramentas quantitativas e qualitativas do nível de estresses e danos associados a ele (GLENN et al., 2012; SHU et al., 2013).

Outra estratégia empregada é o ajuste osmótico, que permite as plantas suportarem o déficit hídrico e crescerem nas regiões com baixa disponibilidade de

água. O ajuste osmótico envolve o acúmulo de diversos tipos de solutos orgânicos compatíveis, resultando na diminuição do potencial osmótico e mantendo o turgor celular, possibilitando que as células permaneçam absorvendo água (MANTRI et al., 2012; GUERZONI et al., 2014).

Os solutos orgânicos são compostos de baixo peso molecular e altamente solúveis, que geralmente não apresentam toxidade quando encontrados em altas concentrações nas células (RADIĆ et al., 2013). A síntese e acúmulo dos solutos compatíveis durante o déficit hídrico são importantes indicadores fisiológicos na avaliação da capacidade de ajuste osmótico da planta. O maior acúmulo desses solutos mantém o menor potencial hídrico intracelular, promovendo absorção de água do ambiente e mantendo o turgor celular adequado (KADKHODAIE et al., 2014; SHINDE et al., 2016).

O acúmulo dos osmorreguladores como carboidratos, prolina, proteínas solúveis e aminoácidos permite a sobrevivência das plantas nos períodos de déficit hídrico. A partir desses compostos, as plantas realizam o ajuste osmótico, tornando seu potencial hídrico superior ao do solo, visando a absorção de mais água, além de serem encontrados em diferentes partes da planta e exercerem inúmeras funções (SANTOS JÚNIOR; OLIVEIRA; SILVA, 2020).

O ajuste osmótico utilizado na manutenção da turgescência das plantas é uma das funções desempenhada pelos carboidratos, além da sua contribuição na estabilização das membranas contra os efeitos deletérios provenientes das EROs e atuam como sinalizadores do sistema antioxidante (PASQUALETTI et al., 2015).

Nas espécies florestais, principalmente as encontradas no semiárido, os aminoácidos podem ser responsáveis por inúmeras funções essenciais nas alterações metabólicas. Os aminoácidos desempenham papel fundamental na tolerância do déficit hídrico, atuando como osmoprotetores, sinalizadores e eliminadores das EROS (ŁABANOWSKA et al., 2013).

Adicionalmente, a concentração de aminoácidos nos órgãos das plantas pode regular sua atividade fotossintética, auxiliando no controle e manutenção de seu crescimento. Os aminoácidos também servem como fonte de reserva energética e nutricional, regulando o crescimento das plantas, independente das condições ambientais (EVELAND; JACKSON, 2012; O'HARA; PAUL; WINGLER, 2013).

Dentre esses aminoácidos, destaca-se a prolina, considerada um osmólito por ser acumulado no citoplasma e nas organelas em altas concentrações sem danificar

as macromoléculas, além de prevenir danos as membranas e desnaturação das proteínas durante o estresse (SHINDE et al., 2016). Segundo Sharma; Villamor; Verslues (2011), a síntese e catabolismo da prolina são importantes no crescimento das plantas e tolerância a sazonalidade climática.

A prolina é um dos solutos mais estudados em razão da sua sensibilidade as condições estressantes. Segundo Verbruggen; Hermans (2008), plantas em estresse podem aumentar em até 100 vezes o conteúdo de prolina quando comparadas com aquelas em condições normais, servindo como importante parâmetro na seleção de plantas resistentes. No entanto, embora sejam realizados vários estudos sobre o acúmulo de prolina nas plantas em relação aos diferentes tipos de estresse, não é possível afirmar que esse acúmulo sempre irá ocorrer (SZÁBADOS et al., 2011).

Estudos realizados por Zhang et al. (2015), Pourghayoumi et al. (2017), El Yamani et al. (2020), Vieira et al. (2021), Hou et al. (2021) observaram aumento na prolina, aminoácidos, proteínas solúveis e carboidratos durante o déficit hídrico. Segundo Slabbert; Kruger (2014), o aumento da prolina desempenha papel fundamental na redução de lesões causadas pelo estresse hídrico durante a ativação do mecanismo de defesa antioxidante.

O excesso de elétrons nos fotossistemas, quando não é dissipado eficientemente, pode reduzir o O_2 e transformá-lo em diferentes tipos de EROs, como o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), radical superóxido (O_2^-), radical hidroxila (OH^-) e o oxigênio singleto ($^1O_2$) (KUMAR et al., 2018). As EROs são formadas a partir de subprodutos de reações redox, apresentando-se como radicais livres e na forma molecular de um não radical, devido à interrupção da homeostase celular, promovendo a peroxidação lipídica da membrana e aumentando os ácidos graxos hidroperóxi que são tóxicas as células (INUPAKUTIKA et al., 2016; GADELHA et al., 2017).

O acúmulo de EROs excedente pode atingir as proteínas celulares e pigmentos fotossintéticos, causando danos celulares e disfunções metabólicas. Esse desequilíbrio no acúmulo de EROs e sua eliminação pelo sistema de defesa antioxidante ocasiona o estresse oxidativo, além de aumentar a produção de radicais derivados de lipídeos (DEMIDCHIK, 2015; SOFO et al., 2015; CAVERZAN; CASASSOLA; BRAMMER, 2016).

Em ambientes como o semiárido, que dispõe de uma menor precipitação, as plantas apresentam uma redução nos teores de clorofila. Essa diminuição pode ser

considerada como indicativo de estresse oxidativo, resultando da foto-oxidação dos pigmentos fotossintéticos, associados a degradação das moléculas de clorofila (CARLIN; RHEIN; SANTOS, 2012).

Corroborando com Pourghayoumi et al. (2017), que observaram uma diminuição nos teores de clorofila quando as plantas estavam em condições deletérias, Liu et al. (2011), mostraram que essa diminuição é um sintoma típico ao estresse oxidativo causado pela rápida degradação molecular. Nesse estudo também foi observado o aumento dos carotenoides, confirmando seu papel na fotossíntese e como componente estrutural e antioxidante (LIU et al., 2011).

A redução dos teores de clorofilas e carotenoides não pode ser interpretada apenas de forma negativa, como resultado decorrente de condições estressantes do ambiente. É possível que essa diminuição seja uma adaptação das plantas as condições estressantes, numa tentativa de conservar energia. Dessa forma, as plantas diminuem a captação de energia e evitam possíveis estresses foto-oxidativos (TABOT; ADAMS, 2013; SILVA et al., 2016).

Durante o processo oxidativo, a oxidação lipídica promove a produção do ácido malondialdeído (MDA), responsável pela deterioração da membrana (KUMAR et al., 2018). Com base no teor de MDA é possível determinar a peroxidação lipídica nas células das plantas acometidas a estresses abióticos, pois ocorre o aumento do extravasamento de eletrólitos e danos as proteínas, com inativação das enzimas e canais iônicos (GILL; TUTEJA, 2010; SHARMA et al., 2012).

As EROs não são apenas responsáveis por ações deletérias as plantas, podendo agir como moléculas de sinalização ao transmitir respostas ambientais que previnem as plantas de inúmeros estresses (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014; SEWELAM; KAZAN; SCHENK, 2016). Algumas EROs podem proporcionar benefícios as plantas, além de coordenar seu desenvolvimento e aclimatação ao estresse, mas ressalta-se que isto irá depender de sua concentração e natureza reativa (CARMODY et al., 2016).

Entre as EROs, o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) é caracterizado como um sinalizador por apresentar características importantes quando comparado com outras, atuando como sinalizador primário, capaz de controlar respostas locais e sistêmicas como mecanismos de defesa (CHOI et al., 2017; SI et al., 2018). A quantidade de H_2O_2 intracelular determina se essa EROs será um sinalizador ou causador de danos. Em baixas concentrações o H_2O_2 é considerado uma molécula de sinalização,

podendo ser rapidamente removido pelas enzimas antioxidantes No entanto, os mecanismos de eliminação apresentam menos eficiência, permitindo a atuação do H_2O_2 como sinalizador (SIES, 2017; ČERNÝ et al., 2018).

Diante de condições adversas, as plantas dispõem de um complexo sistema antioxidante para lidar com as EROs. Portanto quando o acúmulo de EROs excede a capacidade de remoção do sistema antioxidante, surgem danos oxidativos decorrentes da diminuição da eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII), oxidação de lipídios e proteínas celulares, permeabilidade da membrana, destruição de pigmentos fotossintéticos e inativação das enzimas fotossintéticas (RAJKUMAR; BRUNO; BANU, 2017; LIMA et al., 2018).

Ademais, a vida útil das EROs nas plantas é determinada por um complexo sistema antioxidante, compreendido pelos antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos, que protegem as plantas da toxidade dessas moléculas (PANDY et al., 2016). O mecanismo enzimático é composto pelas enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) (SILVA et al., 2012). Estudos indicam que o aumento do nível desses compostos está associado a capacidade de tolerância das plantas a vários tipos de estresses (SHRIVASTAVA; KUMAR, 2014; MUNNS; GILLIHAM, 2015).

A SOD atua como primeiro mecanismo de defesa contra os danos induzidos pelas EROs no sistema antioxidante das plantas e é encontrada nos cloroplastos, mitocôndrias, peroxissomos e citoplasma, realizando a conversão de O_2^- em H_2O_2 (ZHANG et al., 2014). A CAT é encontrada no peroxissomo, responsável por remover o H_2O_2 convertendo-o em oxigênio e água por meio de uma reação catalítica (AFIYANTI; CHEN, 2014). Dentre as enzimas, a APX é considerada elemento essencial na regulação de H_2O_2, removendo-o dos cloroplastos e de outros compartimentos celulares durante o desenvolvimento da planta, além de apresentar diferentes respostas aos estresses (BEGARA-MORALES et al., 2013).

O aumento dos mecanismos antioxidantes está associado a maior tolerância a fatores estressores, incluindo o estresse pela sazonalidade climática e mudança topográfica (LAXA et al., 2019). Portanto, a realização de avaliações metabólicas é indispensável para o conhecimento dos efeitos da sazonalidade climática na planta e suas relações hídricas, como a determinação dos teores de clorofila, bem como, a determinação das enzimas antioxidantes, que auxiliam na avaliação do nível de

estresse induzido por danos nas estruturas fotossintéticas e indicam a tolerância as condições adversas (FELLER, 2016).

Em relação a atividade das enzimas antioxidantes, SOD, APX e CAT, os estudos observaram um aumento em sua atividade, constatando que essas enzimas desempenham papel fundamental no controle do nível celular de EROs em condições de déficit hídrico, além disso, foi observado que com o início da disponibilidade de água ocorre uma diminuição na atividade enzimática (ZHANG et al., 2015; POURGHAYOUMI et al., 2017; EL YAMANI et al., 2020, VIEIRA et al., 2021; HOU et al., 2021).

Diante disso, observa-se que as espécies adotam comportamentos semelhantes, intensificando sua atividade metabólica e nutricional para reduzir os efeitos deletérios causados pelas condições adversas, resultantes da sazonalidade climática e da variação no gradiente altimétrico.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização da área

O estudo foi realizado na região do Araripe, abrangendo o interior e áreas nas adjacências da Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe, localizada no extremo oeste do estado de Pernambuco, Brasil (Figura 1).

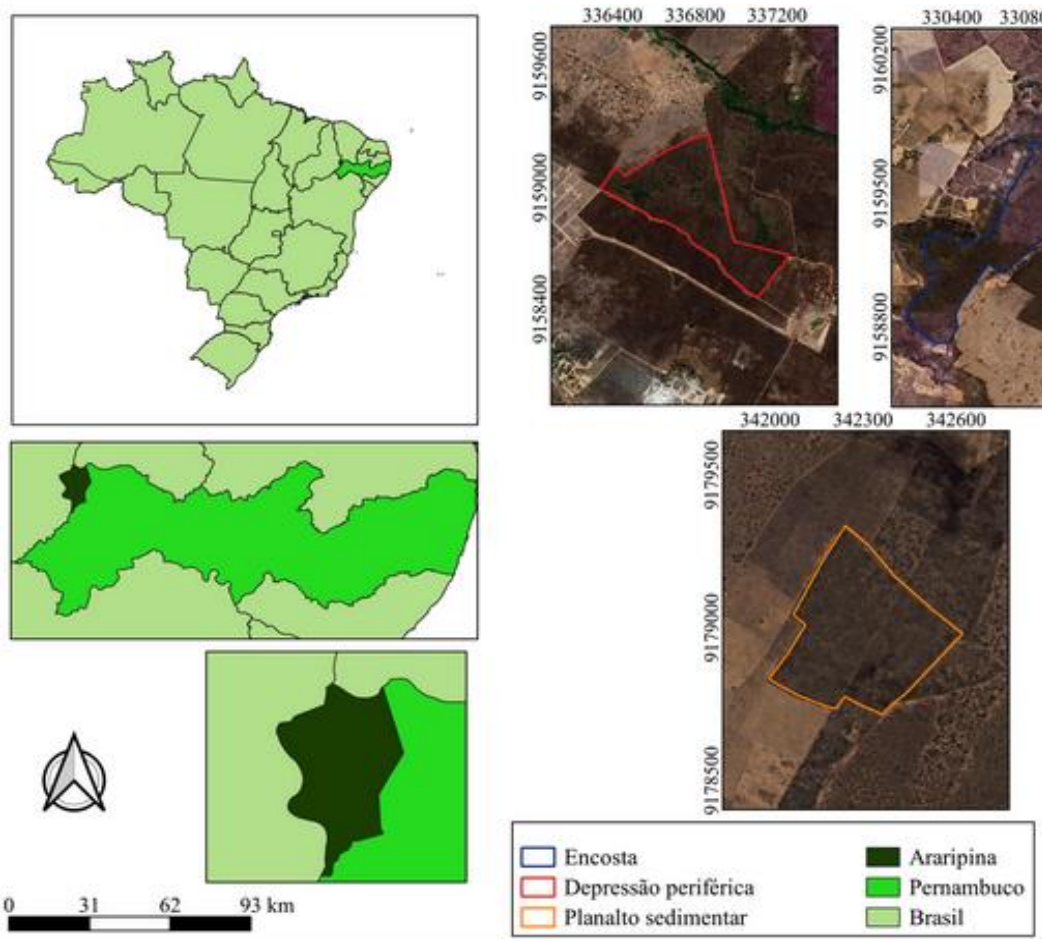

Figura 1. Localização geográfica das áreas de estudo inseridas no gradiente altimétrico na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

As áreas de estudo foram distribuídas ao longo de um gradiente altimétrico e classificadas com base em suas características climáticas e classes de altitude em: (i) planalto sedimentar, com altitude superior a 750 m; (ii) encosta, com altitude entre 600 e 750 m; e (iii) depressão periférica, com altitude de até 600 m, de acordo com Cunha et al. (2018).

As principais características dos gradientes altimétricos estão dispostas na Tabela 1.

Tabela 1. Características climáticas, vegetacionais e atributos do solo em cada gradiente altimétrico na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

Características	Gradiente altimétrico		
	Planalto sedimentar	**Encosta**	**Depressão periférica**
Clima [1]	BSh'	BSh'	BSh'
Altitude	801 m	670 m	600 m
Precipitação [2]	700 – 800 mm	400 – 500 mm	400 – 500 mm
Temperatura [1]	24 a 26º C	24 a 26º C	24 a 26º C
Domínio [3]	FTS [4]	FTS	FTS
Fitofisionomia	Transição carrasco-Mata úmida	Transição Caatinga-Carrasco	Caatinga arbórea
Solo/Classificação	Latossolo amarelo distrófico [5]	Neossolo litólico [5]	Argissolo vermelho-amarelo [5,6]
pH (H_2O)	4,95	4,77	6,00
Ca^{+2} ($cmol_c\ dm^{-3}$)	0,78	0,50	4,22
Mg^{+2} ($cmol_c\ dm^{-3}$)	0,33	0,40	1,07
K^{+2} ($cmol_c\ dm^{-3}$)	0,11	0,15	0,27
P ($mg\ dm^{-3}$)	3,70	4,60	3,50
Al^{+3} ($cmol_c\ dm^{-3}$)	0,20	0,24	0,01
(H+Al) ($cmol_c\ dm^{-3}$)	3,44	3,41	1,58
Na^{+} ($cmol_c\ dm^{-3}$)	0,02	0,03	0,03
SB ($cmol_c\ dm^{-3}$) [7]	1,25	1,08	5,59
CTC $_{pot.}$ ($cmol_c\ dm^{-3}$)[8]	4,69	4,49	7,17
V (%) [9]	26,91	24,46	78,16
m (%) [10]	14,03	18,40	0,23
C ($g\ kg^{-1}$)	5,36	2,52	7,57
N ($g\ kg^{-1}$)	1,18	0,64	1,63
MO ($g\ kg^{-1}$) [11]	9,23	4,34	13,05

[1] ALVARES et al. (2013); [2] LOPES (2005); [3] IBGE (2012); [4] Floresta tropical seca; [5] EMBRAPA (2018); [6] REZENDE (2017); [7] Soma de bases; [8] Capacidade de troca de cátions potencial; [9] Saturação por bases; [10] Saturação por alumínio; [11] Matéria orgânica.
Fonte: SANTOS, 2019.

Nos gradientes altimétricos, as áreas selecionadas para instalação das parcelas apresentavam como principal critério o estado de conservação dos fragmentos de florestas nativas. A formação vegetal do Araripe Pernambucano apresenta fisionomias florestais distintas, sendo classificada como Caatinga do tipo

Savana Estépica, com variações em decorrência dos gradientes altimétricos (IBGE, 2012).

O solo dos fragmentos florestais de cada gradiente altimétrico foi caracterizado quimicamente, conforme Teixeira et al. (2017). Em cada área, foram sorteadas 10 parcelas que haviam sido demarcadas para o estudo fitossociológico e coletada três amostras simples de 0 – 20 cm de profundidade, para formar uma amostra composta (SANTOS, 2019).

A região apresenta clima do tipo BSh', quente e seco, segundo a classificação de Köppen, caracterizado como clima das estepes quentes de baixa latitude e altitude ou clima semiárido quente (ALVARES et al., 2013). Apresenta precipitação baixa e irregular, com a estação seca se prologando de 7 a 10 meses. A temperatura média varia de 24º C a 26º C, com temperatura de 18º C no mês mais frio e a altitude variando entre 400 e 1.100 m (LOPES, 2005).

3.2 Períodos climáticos

Os dados de precipitação pluviométrica e temperatura média mensal histórica dos últimos 20 anos (2002 – 2022) foram obtidos por meio da APAC (2023) e INMET (2023), conforme as coordenadas geográficas das áreas nos diferentes gradientes altimétricos (Figura 2). A partir da média mensal da série histórica foram divididos dois períodos, sendo eles: chuvoso (janeiro a abril) e seco (maio a dezembro).

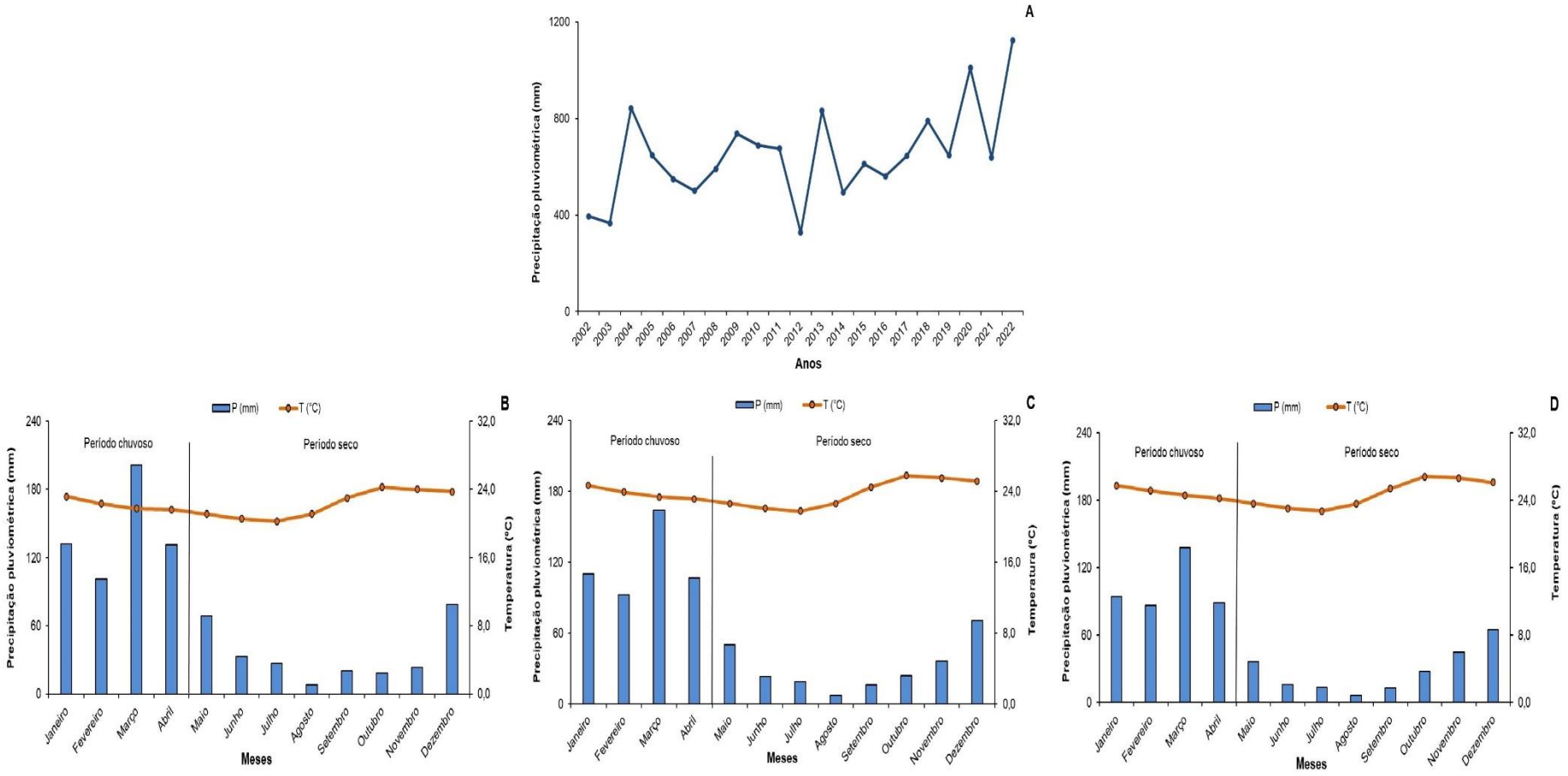

Figura 2. Precipitação pluviométrica (mm) anual histórica entre os anos de 2002 e 2022 na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil (A) e precipitação pluviométrica e temperatura média mensal histórica entre os anos de 2002 e 2022 subdividida por gradiente altimétrico: planalto sedimentar (B), encosta (C) e depressão periférica (D) e períodos.

As coletas ocorreram no período chuvoso em março de 2022 e no período seco em julho de 2022 (Figura 3). Nestes meses, os índices pluviométricos foram de 235 mm e 81 mm, respectivamente, sendo que em 2022, a precipitação pluviométrica na Chapada do Araripe totalizou 1.125 mm (APAC, 2023).

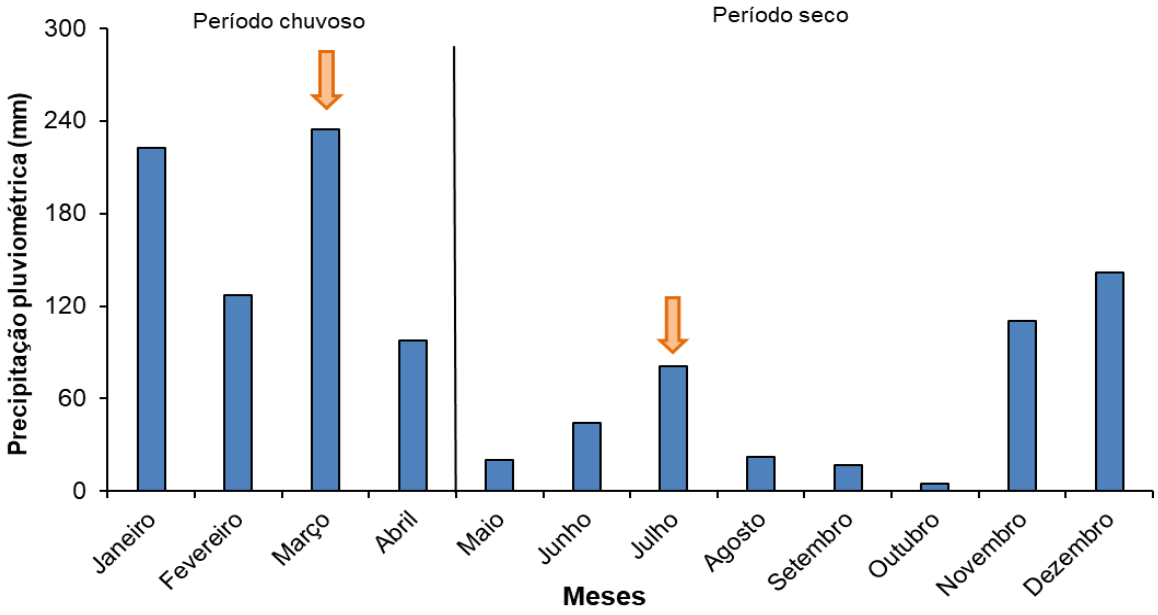

Figura 3. Precipitação pluviométrica durante o ano de 2022 e indicação do mês de coleta das amostras nos períodos chuvoso e seco, respectivamente, na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

3.3 Espécies florestais

Com base no levantamento fitossociológico realizado por Santos (2019), foram selecionadas quatro espécies que ocorrem nos fragmentos florestais, em todos os gradientes altimétricos, com número de indivíduos suficientes para garantir o princípio da repetição (Tabela 2). Essas espécies foram selecionadas devido sua ampla distribuição e frequência em todos os gradientes altimétricos, assegurando assim uma avaliação mais representativa das condições ambientais dos gradientes altimétricos.

Tabela 2. Espécies e respectiva família botânica nos gradientes altimétricos e sua densidade absoluta nos fragmentos da Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

Espécies	Família	PS[1]	ENC[2]	DP[3]
		------ DA[4] ------		
Annona leptopetala (R. E. Fr.) H. Rainer	Annonaceae	22	16	58
Combretum glaucocarpum Mart	Combretaceae	58	304	10
Bauhinia subclavata Benth	Fabaceae	12	18	34
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	50	10	40

[1]Planalto sedimentar; [2]Encosta; [3]Depressão periférica; [4]Densidade absoluta (ind ha^{-1}).
Fonte: Santos (2019).

3.3.1 Caracterização das espécies florestais

- ***Annona leptopetala* (Annonaceae)**

Endêmica do Brasil, conhecida popularmente como Bananinha, é uma espécie arbórea, lenhosa, caducifólia e com alta densidade da madeira (RAMOS et al., 2022). Sua altura varia de 2 a 9 metros e apresenta folhas elípticas a ovais, densamente recobertas por pilosidade na face inferior. Possui flores vermelhas e frutos apocárpicos amarelos, laranja ou vermelhos, com floração e frutificação ocorrendo de novembro a abril (CNCFlora, 2012). O desenvolvimento vegetativo e reprodutivo da espécie está correlacionado a disponibilidade hídrica do ambiente (LIMA et al., 2012).

- ***Combretum glaucocarpum* (Combretaceae)**

Conhecida popularmente como Sipaúba, é uma espécie arbórea ou arbustiva, nativa, com altura que varia entre 3,5 a 20 metros. Suas folhas são opostas, pecioladas, sem glândulas nectaríferas, cartácea a coriácea, elíptica a largamente elíptica, ápice acuminado ou agudo, base arredondada ou cuneada. As flores são diminutas alaranjadas e frutos elípticos a largamente elípticos (LOIOLA et al., 2009; SOARES NETO; CORDEIRO; LOIOLA, 2014).

- ***Bauhinia subclavata* (Fabaceae)**

Endêmica do Brasil, conhecida popularmente como Mororó, é uma espécie nativa, de porte arbustivo, com altura variável, mas que dificilmente ultrapassa os 3 metros. Suas folhas são orbiculares longas e largas, discretamente lobadas e divergentes entre si (AMORIM et al., 2016). O mororó apresenta também flores com pétalas brancas, ocorrendo de fevereiro a abril e frutos do tipo legume deiscente com ocorrência de abril a setembro (VAZ; TOZZI, 2003).

- ***Guapira opposita* (Nyctaginaceae)**

Conhecida popularmente como Pau-piranha, é uma espécie arbórea ou arbustiva, nativa, perenifólia, com madeira de baixa densidade. Sua altura varia entre 1 e 25 metros e as folhas apresentam variação em tamanho e forma, sendo opostas, pecioladas, oblongas, agudas, glabérrimas e subcoriáceas. Essa espécie apresenta plasticidade ambiental, podendo ser encontrado indivíduos heliófitos até ciófitos, seletiva higrófita (LORENZI, 2022).

3.4 Amostragem das folhas das espécies florestais

As coletas das folhas das quatro espécies florestais ocorreram nos meses de março e julho de 2022, correspondendo ao período chuvoso e período seco, respectivamente (Figura 3).

A amostragem foi realizada, aleatoriamente, coletando-se folhas da parte intermediária da copa das árvores nos quatro pontos cardeais em cada um dos indivíduos das espécies nos três diferentes gradientes altimétricos. Foram selecionados cinco indivíduos adultos e sadios de cada espécie que apresentaram CAP ≥ 10 cm, totalizando 20 indivíduos por gradiente altimétrico. As amostras de folhas nos quatro pontos cardeais representaram as amostras simples, que foram homogeneizadas para formar uma amostra composta por indivíduo. O critério de escolha dos indivíduos foi a semelhança do porte, desenvolvimento vegetativo e o estado fitossanitário das espécies amostradas.

O material foliar coletado para as avaliações fisiológicas, bioquímicas e enzimáticas foi envolto em papel alumínio, identificado e colocado em caixa de isopor,

sendo refrigerado com uma espessa camada de gelo. Posteriormente, o material foi acondicionado em ultrafreezer a - 80º C até a realização das análises fisiológicas, bioquímicas e enzimáticas. Em alguns casos, foi necessário utilizar plástico filme, dependendo da análise fisiológica.

O material foliar coletado para avaliação nutricional foi acondicionado em sacos de papel, identificado e seco em estufa de ventilação forçada de ar à 65º C até atingir peso constante. Em seguida, o material foi triturado em moinho Willey, homogeneizado e armazenado até a realização das análises nutricionais.

3.5 Análises nutricionais

3.5.1 Composição química foliar

Para a determinação da composição química foliar foram avaliados os nutrientes N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn. A extração de N foi realizada por digestão sulfúrica e a determinação ocorreu por destilação e titulação conforme o método de Kjeldahl (EMBRAPA, 2009) e os demais nutrientes foram extraídos com solução de HCl 1 mol L^{-1}. O K foi determinado por fotometria de chama e Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn por espectrofotometria de absorção atômica (EMBRAPA, 2009). O P não foi avaliado por não ter sido possível ler o elemento químico no colorímetro, devido o não desenvolvimento da coloração azulada, típica da determinação de P. Os resultados de N, K, Ca e Mg foram expressos em g kg^{-1} e os de Cu, Fe, Mn e Zn expressos em mg kg^{-1}.

3.5.2 Estimativa da biomassa foliar, estoque de nutrientes e eficiência nutricional

A biomassa de folhas foi estimada para cada espécie com base na média do diâmetro à altura do peito (DAP) de todos os indivíduos das espécies selecionadas nos gradientes altimétricos, utilizando as equações de Silva; Sampaio (2008) (Tabela 3).

Tabela 3. Biomassa foliar das espécies florestais e total nos gradientes altimétricos na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

Espécies	DA[1] (ind. ha^{-1})	$Ht_{média}$ [2] (m)	$DAP_{médio}$ [3] (cm)	Biomassa foliar (kg ind.$^{-1}$)	Biomassa foliar (kg ha^{-1})
			Planalto sedimentar		
Guapira opposita	50	9,0	10,0	2,61	130,32
Bauhinia subclavata	12	5,0	4,0	3,26	39,18
Combretum glaucocarpum	58	10,0	11,0	3,03	175,79
Annona leptopetala	22	5,0	5,0	5,16	113,53
Total					**458,82**
			Encosta		
Guapira opposita	10	5,4	7,0	10,29	102,91
Bauhinia subclavata	18	5,7	4,0	3,26	58,77
Combretum glaucocarpum	304	6,8	5,0	0,87	264,50
Annona leptopetala	16	5,5	4,0	3,26	52,24
Total					**478,42**
			Depressão periférica		
Guapira opposita	40	6,7	7,0	1,48	59,28
Bauhinia subclavata	34	5,5	4,0	3,26	111,01
Combretum glaucocarpum	10	6,3	4,0	3,26	32,65
Annona leptopetala	58	6,1	6,0	7,50	435,07
Total					**638,01**

[1]Densidade absoluta; [2]Altura média; [3]Diâmetro à altura do peito médio da espécie.
Fonte: Santos (2019).

As espécies que apresentaram $Ht_{média} \leq 6,6$ m foram consideradas espécies de menor porte, sendo utilizada a seguinte equação para estimar sua biomassa:

$$\widehat{B} = 0,1900 \text{ x } DAP^{2,0515} \quad (1)$$

Em que: $\widehat{B}$ é a biomassa aérea (kg ind.$^{-1}$); DAP é o diâmetro à altura do peito médio (cm).

Espécies com $Ht_{média} > 6,6$ m foram consideradas como espécies de maior porte, sendo utilizada a seguinte equação para estimar sua biomassa.

$$\widehat{B} = 0,0681 \text{ x } DAP^{1,5829} \quad (2)$$

Em que: $\widehat{B}$ é a biomassa aérea (kg ind.$^{-1}$); DAP é o diâmetro à altura do peito médio (cm).

A quantificação da biomassa foliar por área das espécies foi obtida pela seguinte equação:

$$BA = \widehat{B} \times DA \quad (3)$$

Em que: BA é a biomassa por área (kg ha^{-1}); $\widehat{B}$ é a biomassa aérea da espécie (kg ind.$^{-1}$); DA é a densidade absoluta da espécie (ind. ha^{-1}).

O estoque dos nutrientes N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn foi obtido pela multiplicação do teor do nutriente pela da biomassa estimada de folhas. A eficiência nutricional foi calculada pela razão entre a biomassa estimada de folhas e o estoque do nutriente armazenado nessa biomassa (ESPIG et al., 2008). O estoque dos nutrientes foi expresso em kg ha^{-1} (N, K, Ca e Mg) ou g ha^{-1} (Cu, Fe, Mn e Zn). A eficiência nutricional foi expressa em kg kg^{-1} (N, K, Ca e Mg) ou kg g^{-1} (Cu, Fe, Mn e Zn).

3.6 Análises fisiológicas

3.6.1 Pigmentos fotossintéticos

Os teores dos pigmentos fotossintéticos (clorofila A, B e carotenoides) foram determinados utilizando 0,1 g de matéria fresca de folhas, que foram maceradas em nitrogênio líquido e adicionado 10 ml de etanol a 95%. As amostras após tratadas foram armazenadas sob refrigeração na ausência de luz por 48 horas.

A leitura foi realizada em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 664, 649 e 470 nm para as clorofilas A, B e carotenoides, respectivamente (ARNON, 1949), sendo os seus teres calculados segundo Lichtenthaler; Buschmann (2001), conforme as seguintes equações:

$$\text{Clorofila A} = 13{,}36 \times A_{664} - 5{,}19 \times A_{649} \quad (4)$$

$$\text{Clorofila B} = 27{,}43 \times A_{649} - 8{,}12 \times A_{664} \quad (5)$$

$$\text{Carotenoides} = 1000 \times A_{470} - 2{,}13 \times (\text{Clorofila A}) - 97{,}64 \times \frac{(\text{Clorofila B})}{209} \quad (6)$$

Em que: A é a absorbância no comprimento de onda recomendado para cada pigmento fotossintético, sendo os resultados dos teores de clorofila A, B e carotenoides expressos em mg g^{-1} de matéria fresca.

3.6.2 Relações hídricas

As relações hídricas avaliadas foram o teor relativo de água (TRA) e o potencial hídrico foliar (Ψ_f). Para a avaliação do TRA as folhas coletadas foram envoltas em plástico filme, congeladas e armazenadas em caixa de isopor. Dessas folhas foram retiradas amostras de 1 cm^2 do limbo foliar, sem a nervura central. Essas amostras, inicialmente, foram pesadas para obtenção do peso da matéria fresca e, posteriormente, colocadas em placas de petri com papel filtro, umedecidas com água destilada e armazenadas em geladeira por 24 horas, para saturação das células. Então, foram pesadas, novamente, para obtenção da massa túrgida, levadas para secar em estufa por 48 horas a 70º C, quando foram novamente pesadas para obtenção da massa seca.

O TRA foi calculado utilizando a metodologia de Weatherley (1950), conforme a seguinte equação:

$$\text{TRA} = \frac{\text{PF}-\text{PS}}{\text{PT}-\text{PS}} \times 100 \quad (7)$$

Em que: TRA é o teor relativo de água (%); PF é o peso da matéria fresca (g); PS é o peso da matéria seca (g); PT é o peso da massa turgida (g).

O potencial hídrico foliar (Ψ_f) foi mensurado nas folhas coletadas no período seco. O ano de 2022 apresentou uma precipitação atípica no mês de julho (Figura 3), possibilitando investigar como os eventos chuvosos durante o período seco influenciam na resposta hídrica das plantas.

As folhas foram coletadas nas primeiras horas do dia, entre 6 e 7 h da manhã, envoltas em plástico filme o mais rápido possível, refrigeradas e acondicionadas em caixa de isopor, sendo cobertas com uma longa camada de gelo para posterior

determinação em laboratório, utilizando a câmara de pressão de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965).

3.7 Análise bioquímicas

3.7.1 Proteínas solúveis

Para determinação das proteínas solúveis foi utilizada 0,2 g de matéria fresca das folhas, que foram maceradas em N_2 líquido. Em seguida, foi adicionado 20% de Polivinilpolipirrolidona (PVPP). O material foi homogeneizado em 2 ml de um tampão de fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5), 1 mM de EDTA e 3 mM de Dithiothreitol (DTT) (AZEVEDO et al., 1998). Por fim, o material foi centrifugado a 10.000 rpm por 30 minutos a 4º C. O sobrenadante foi separado em alíquotas e armazenado a -20º C.

A concentração das proteínas solúveis foi determinada conforme metodologia de Bradford (1976), utilizando o BSA (*Bovine Serum Albumin*) como padrão. A reação continha 40 µl do extrato vegetal e 2 ml do reagente de Bradford, que foi incubado a temperatura ambiente por 5 minutos. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 595 nm e os resultados expressos em mg g^{-1} de matéria fresca.

3.7.2 Carboidratos solúveis totais

Os carboidratos solúveis totais foram determinados pelo método da antrona (YEMM; WILLIS, 1954; BEZERRA NETO; BARRETO, 2004). A extração foi realizada utilizando-se 0,05 g de material foliar, que foi macerado em N_2 líquido, adicionado 6,25 ml de etanol a 80%, sendo o extrato filtrado em tecido de náilon. Em tubos de ensaio foram adicionados 200 µl do extrato vegetal e 2 ml do reagente de antrona, sendo fechados e submetidos à agitação. As amostras foram mantidas em banho-maria a 100º C por 10 minutos, depois resfriadas em banho de gelo por 5 minutos. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 620 nm e os resultados expressos em mg g^{-1} de matéria fresca.

3.7.3 Aminoácidos livres totais

Os aminoácidos livres totais foram determinados pelo método da ninidrina (NELSON; COX, 2002; BEZERRA NETO; BARRETO, 2004). A extração foi realizada utilizando-se 0,1 g de material foliar, que foi macerado em N_2 líquido e adicionado 5,0 ml de etanol a 80% e posteriormente filtrado em tecido de náilon. Em tubo de ensaio foram adicionados 50 µl do extrato vegetal + 450 µl de etanol 80% e adicionados 0,5 ml do tampão citrato 200 mM + 1,2 ml do reagente revelador (ninidrina + KCN) + 1,0 ml do padrão de leucina, submetidos à agitação e colocados em banho-maria a 100º C por 15 minutos. As amostras foram refrigeradas em banho de gelo por 5 minutos, seguido da adição de 3,0 mL de etanol a 60%. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 570 nm e os resultados expressos em mg g^{-1} de matéria fresca.

3.7.4 Prolina livre

A concentração de prolina livre foi determinada pelo método da ninidrina ácida (BATES; WALDREN; TEARE, 1973). A extração foi realizada utilizando-se 0,04 g de material foliar, que foi macerado em N_2 líquido e adicionado 2 ml de ácido sulfosalicílico a 3%. Em seguida, o material foi centrifugado por 10 minutos a 2.000 g. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 520 nm e as concentrações expressas em mg g^{-1} de matéria fresca.

3.7.5 Peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica

Para a extração do peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e peroxidação lipídica utilizou-se 0,2 g de material foliar, que foi macerado em N_2 líquido e homogeneizado em 2 ml de ácido tricloroacético (TCA) a 0,1%, submetendo-o a centrifugação a 10.000 rpm por 5 minutos, a 4º C.

O H_2O_2 foi quantificado conforme Alexieva et al. (2001), utilizando-se 200 µl do extrato vegetal, em que foram adicionados 200 µl do tampão de fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5) e 800 µl de iodeto de potássio 1 M. As amostras foram acondicionadas em gelo e no escuro durante uma hora. Após esse período, foram retiradas do gelo e mantidas em temperatura ambiente para estabilização da reação.

A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 390 nm e os resultados expressos em μmol de H_2O_2 g^{-1} de matéria fresca.

A peroxidação lipídica foi quantificada pelo conteúdo de malondialdeído (MDA), cuja análise foi realizada conforme Heath; Packer (1968), em que foi utilizado 250 μl do extrato vegetal e 1,0 ml de solução contendo ácido tricloroacético (TCA) a 20% e ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5%. As amostras foram mantidas em banho-maria por 30 minutos a 95º C, depois resfriadas em banho de gelo por 10 minutos e, por fim, centrifugadas, novamente, a 10.000 rpm por 10 minutos. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 535 nm e 600 nm e os resultados expressos em nmol de MDA g^{-1} de matéria fresca.

3.7.6 Nitrato

O Nitrato foi determinado pelo método do ácido salicílico (CATALDO, et al. 1975; BEZERRA NETO; BARRETO, 2004). A extração foi realizada utilizando-se 0,1 g de material foliar, que foi macerado em N_2 líquido e adicionado 5,0 ml de etanol a 80%, seguido da filtração em tecido de náilon. Em tubo de ensaio, foram adicionados 50 μl do extrato vegetal e 0,5 mL do reagente revelador (AS-H_2SO_4) e deixados em repouso por 20 minutos em temperatura ambiente. Em seguida, foi adicionado lentamente 10 mL de NaOH 4 M e vortexado para obtenção de uma mistura homogênea de coloração amarela. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 410 nm e os resultados expressos em mg g^{-1} de matéria fresca.

3.8 Análises enzimáticas

A extração para as análises enzimáticas foi realizada utilizando-se 0,2 g de matéria fresca das folhas, que foram maceradas em N_2 líquido, seguida da adição de 20% de Polivinilpolipirrolidona (PVPP). O material foi homogeneizado em 2 ml de tampão de fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5), 1 mM de EDTA e 3 mM de Dithiothreitol (DTT) (AZEVEDO et al., 1998). Em seguida, o material foi centrifugado a 10.000 rpm por 30 minutos a 4º C, com o sobrenadante separado em alíquotas e armazenado a -20º C até a determinação da atividade enzimática.

3.8.1 Atividade da catalase (CAT)

A atividade da catalase (CAT, EC: 1.11.1.6) foi determinada pela metodologia de Havir; McHale (1987), com modificações, segundo Azevedo et al. (1998). Em solução contendo 1,390 ml do tampão de fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5) foi adicionado 50 µl do extrato vegetal + 60 µl de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) a 1 mM. A atividade enzimática foi determinada pela decomposição do H_2O_2 em 60 segundos, monitorada em espectrofotômetro a 240 nm, sob temperatura de 25º C. Os resultados foram calculados baseando-se no coeficiente de extinção molar de 39,4 mM cm^{-1} e expressos em µmol mg^{-1} de proteína min^{-1}, considerando que uma unidade de CAT oxida 1 µmol de H_2O_2 por mg de proteína durante um minuto.

3.8.2 Atividade da ascorbato peroxidase (APX)

A atividade do ascorbato peroxidase (APX; EC: 1.11.1.1) foi determinada conforme metodologia de Nakano; Asada (1981). Em solução contendo 1,335 ml de tampão de fosfato de potássio 50 mM (pH 6,0) foi adicionado EDTA 1 mM + 75 µl do extrato vegetal + 75 µl de ascorbato 10 mM + 15 µl de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) a 100 mM. A atividade do APX foi determinada pela oxidação do ascorbato durante 60 segundos, monitorada em espectrofotômetro no comprimento de onda de 290 nm a 30º C. A determinação da atividade enzimática foi calculada com base no coeficiente de extinção molar de 2,8 mM cm^{-1} e os resultados foram expressos em µmol mg^{-1} de proteína min^{-1}, considerando que uma unidade de APX é capaz de oxidar 1 µmol de ascorbato em um minuto.

3.8.3 Atividade da superóxido dismutase (SOD)

A atividade do superóxido dismutase (SOD; EC: 1.15.1.1) foi determinada conforme metodologia de Giannopolitis; Ries (1977), com modificações. Esse método determina a inibição da redução do *Nitroblue tetrazolium* (NBT) pelo extrato enzimático, evitando a formação do cromóforo formazana. Em solução contendo 1,765 ml de tampão de fosfato de sódio 85 mM (pH 7,8) foi adicionado 225 µl de NBT + 75 mM + 780 µl de metionina + 13 mM + 30 µl de EDTA 0,1 mM + 150 µl de riboflavina 5 µM + 50 µl do extrato vegetal. A solução foi colocada em tubos de vidro

e irradiada com luz branca, por meio de lâmpada fluorescente de 15 W, durante 5 minutos. Após o período de exposição, foi realizado a leitura em espectrofotômetro a 560 nm. Os resultados foram expressos em USOD mg^{-1} de proteína, considerando que uma unidade de SOD é definida como a quantidade de enzima que inibe em 50% a formação de formazana por grama de proteína.

3.9 Análise estatística

Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk (SHAPIRO; WILK, 1965) e homocedasticidade de Cochran (COCHRAN, 1941). Depois de testada a normalidade e homocedasticidade, os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), utilizando-se o teste F ao nível de 5% de probabilidade. Ao serem observadas significâncias entre os efeitos principais e/ou interações, realizou-se a comparação de médias pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Quando os coeficientes de variação (CV) apresentaram valores superiores a 30, foi realizada a transformação dos dados ($\sqrt{x} + 1$). Os fatores principais estudados foram as espécies e os gradientes altimétricos em cada período do ano. Assim, foi possível avaliar o comportamento de cada espécie nos diferentes gradientes altimétricos, considerando separadamente o período seco e o período úmido.

Adicionalmente, foi realizada a análise de correlação de Pearson ($p \leq 0,05$), com o objetivo de verificar possíveis correlações entre as variáveis. Por fim, os dados foram submetidos a análise de estatística multivariada, especificamente a análise de componentes principais (PCA), com o objetivo de verificar possíveis agrupamentos de espécies e definir as mais importantes variáveis no metabolismo vegetal, nos diferentes períodos e gradientes altimétricos.

As análises foram realizadas com auxílio dos *softwares* SISVAR versão 5.6 e R versão 4.1.1 (FERREIRA, 2014; R CORE TEAM, 2021).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Características nutricionais das espécies florestais nos gradientes altimétricos

4.1.1 Teor dos nutrientes nas espécies florestais

A análise de variância (ANOVA) para os teores dos nutrientes N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e ZN das espécies florestais nos gradientes altimétricos em dois períodos climáticos mostrou um efeito significativo da interação entre espécie e gradiente para todos os nutrientes no período chuvoso. Entretanto, no período seco apenas o teor de Cu não apresentou efeito significativo da interação, ou seja, o comportamento das espécies foi o mesmo independente do gradiente altimétrico (Tabela 4).

Tabela 4. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados dos teores de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

Período chuvoso								
FV	**N**	**K**	**Ca**	**Mg**	**Cu**	**Fe**	**Mn**	**Zn**
G[1]	15,12***	123,55***	204,75***	73,04***	295,33***	50,82***	1.363,51***	90,29***
E[2]	172,13***	46,33***	277,57***	314,47***	124,54***	33,74***	37,10***	36,40***
E x G	27,39***	150,56***	82,58***	63,11***	9,55***	51,25***	83,87***	67,55***
CV[3] (%)	4,45	2,68	3,11	3,81	3,40	3,06	6,65	3,75
Período seco								
FV	**N**	**K**	**Ca**	**Mg**	**Cu**	**Fe**	**Mn**	**Zn**
G	1,92[ns]	42,44***	26,29***	9,85***	28,60***	19,85***	503,57***	7,93***
E	11,21***	22,67***	39,91***	40,30***	16,43***	11,12***	23,39***	4,27***
E x G	7,67***	22,98***	6,44***	10,65***	2,06[ns]	7,26***	29,36***	14,48***
CV (%)	13,37	6,61	7,82	9,84	7,54	7,06	10,75	15,29

[1]Gradiente altimétrico; [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
*** significativo a 0,1% de probabilidade. [ns] não significativo.

Os teores dos macronutrientes nas espécies florestais mostraram variações, conforme os períodos climáticos, sendo que, no período chuvoso, a ordem decrescente dos teores dos macronutrientes foi N > K > Ca > Mg, em todos os gradientes altimétricos (Figuras 4A, 4C, 4E e 4G). No entanto, no período seco, a

ordem decrescente observada foi N > Ca > K > Mg, em todos os gradientes altimétricos (Figuras 4B, 4D, 4F e 4H).

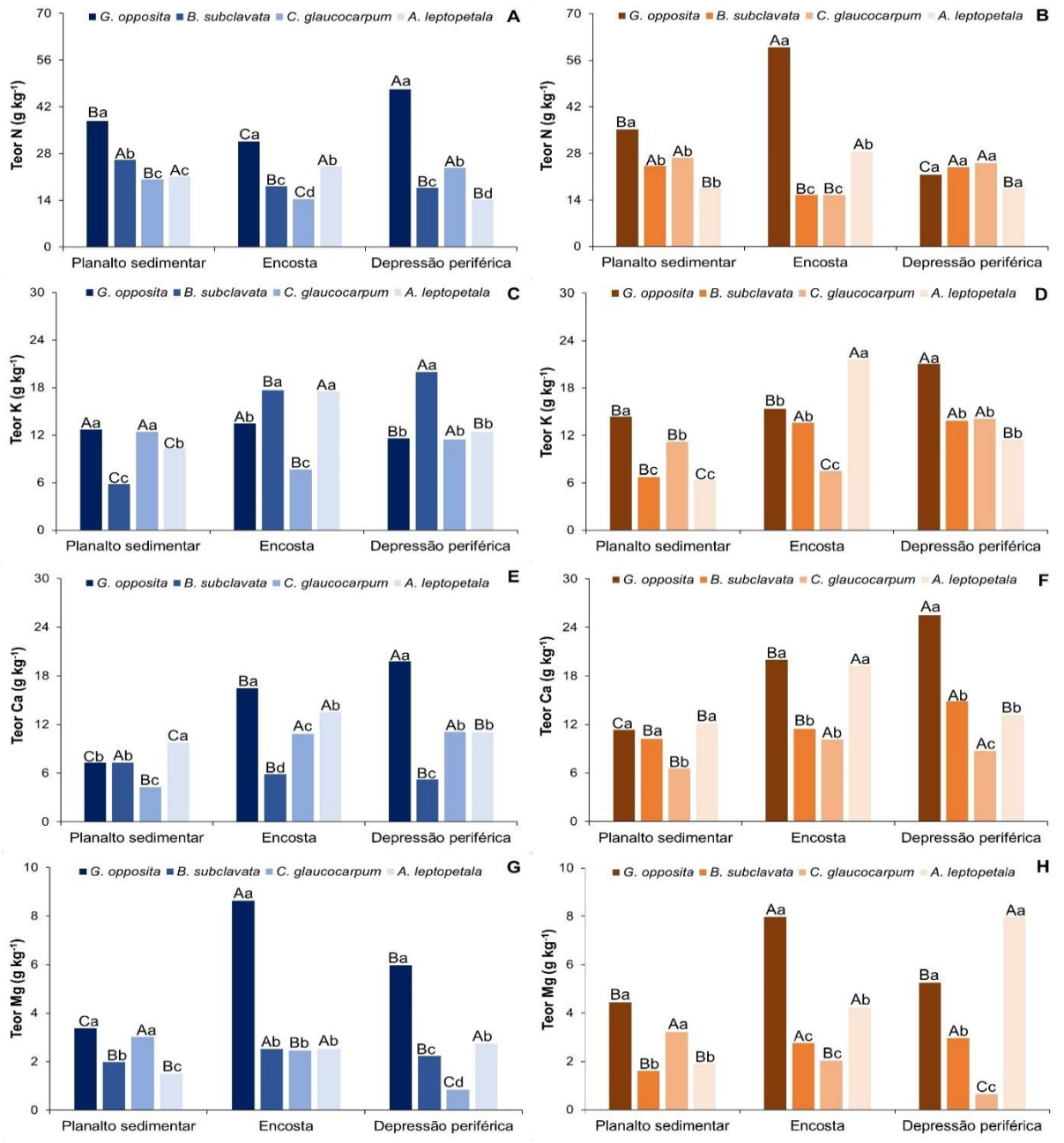

Figura 4. Teor de N, K, Ca e Mg das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o teor dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o teor dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

O N foi o macronutriente com maior teor entre as espécies analisadas nos gradientes altimétricos e períodos climáticos (Figuras 4A e 4B). No período chuvoso, observou-se que a *G. opposita* apresentou maior teor de N em todos os gradientes altimétricos (Figura 4A). No período seco, *G. opposita* destacou-se no planalto sedimentar e encosta, enquanto na depressão periférica as espécies apresentaram o mesmo comportamento (Figura 4B).

G. opposita foi a espécie com os maiores teores de N nos gradientes altimétricos em ambos os períodos climáticos, exceto na depressão periférica durante o período seco, onde não houve diferença no teor de N entre as espécies (Figura 4A e 4B). Apesar da capacidade das espécies da família Fabaceae em fixar N_2 da atmosfera, a *B. subclavata* não apresentou os maiores teores de N em nenhum dos gradientes altimétricos nos diferentes períodos climáticos, exceto no período seco na depressão periférica, sugerindo que essa espécie pode não ter sido muito eficaz na fixação de N_2 da atmosfera, não influenciando seu teor de N.

Quanto ao K, as espécies demonstraram comportamento semelhante entre os gradientes altimétricos nos dois períodos climáticos (Figura 4C e 4D). No período chuvoso, *G. opposita* e *C. glaucocarpum* apresentaram o maior teor de K no planalto sedimentar, enquanto *B. subclavata* e *A. leptopetala* se destacaram na encosta. A *B. subclavata* se sobressaiu na depressão periférica (Figura 4C). No período seco, *G. opposita* manteve-se em destaque no planalto sedimentar e na depressão periférica, e a *A. leptopetala* se destacou na encosta (Figura 4D).

Os teores de Ca variaram entre as espécies nos gradientes altimétricos, mas mantiveram um padrão semelhante nos dois períodos climáticos (Figura 4E e 4F). Durante o período chuvoso, *A. leptopetala* apresentou maior teor de Ca no planalto sedimentar, enquanto *G. opposita* se destacou na encosta e depressão periférica (Figura 4E). No período seco, *G. opposita* e *A. leptopetala* destacaram-se na encosta, com *G. opposita* também se destacando na depressão periférica, enquanto *C. glaucocarpum* apresentou o menor teor de Ca no planalto sedimentar (Figura 4F).

O Mg foi o macronutriente com os menores teores em todos os gradientes altimétricos nos dois períodos climáticos (Figura 4G e 4H). No período chuvoso, *G. opposita* apresentou os maiores teores de Mg em todos os gradientes altimétricos, exceto no planalto sedimentar, onde *C. glaucocarpum* também apresentou um teor elevado de Mg (Figura 4G). No período seco, *G. opposita* continuou se destacando no planalto sedimentar com 4,44 g kg^{-1}, juntamente com a *C. glaucocarpum* com 3,22

g kg^{-1}. Na encosta, *G. opposita* destacou-se com 7,96 g kg^{-1}, enquanto *A. leptopetala* apresentou maior teor na depressão periférica, com 7,96 g kg^{-1} (Figura 4H).

Os teores de N e K nas espécies na encosta nos períodos chuvoso e seco sugerem que esses nutrientes foram absorvidos de forma conjunta, indicando um possível agrupamento na absorção (Figura 4A, 4B, 4C e 4D). Pode-se inferir que as espécies possuem estratégias semelhantes para a absorção desses nutrientes nesse gradiente altimétrico, independentemente do período climático. No entanto, o teor de Ca e Mg na encosta ocorreu de maneira distinta entre as espécies, com a *G. opposita* destacando-se como a que apresentou a maior absorção desses nutrientes em ambos os períodos (Figura 4E, 4F, 4G e 4H).

Na depressão periférica, as espécies apresentaram comportamento distinto em relação ao teor dos macronutrientes, sendo que no período chuvoso, a *G. opposita* absorveu N, Ca e Mg em maiores quantidades, enquanto a *B. subclavata* apresentou maior absorção de K (Figura 4A, 4C, 4E e 4G). No período seco, o Ca e K foram absorvidos em maior quantidade pela *G. opposita*; o N pela *B. subclavata* e *C. glaucocarpum*, enquanto o Mg pela *A. leptopetala* (Figura 4B, 4D, 4F e 4H). Entre os gradientes altimétricos, a depressão periférica apresentou os maiores teores desses nutrientes no solo (Tabela 1), indicando que as espécies possuem diferentes capacidades de absorção de nutrientes.

Dentre os macronutrientes, o N apresentou maior teor em todos os gradientes altimétricos, o qual pode estar relacionado à localização dos fragmentos florestais na Chapada do Araripe, onde a precipitação pluviométrica é maior em comparação com outras áreas de Caatinga, resultando em uma maior disponibilidade de N para as plantas (RAULINO et al., 2020). O aumento do índice pluviométrico intensifica a decomposição da matéria orgânica, aumentando a disponibilidade de N no solo (SILVA et al., 2018).

Os teores de micronutrientes nas espécies florestais não apresentaram variações nos gradientes altimétricos ao longo dos períodos climáticos, mantendo a ordem decrescente Mn > Fe > Zn > Cu, tanto no período chuvoso quanto no seco, em todos os gradientes altimétricos (Figura 5).

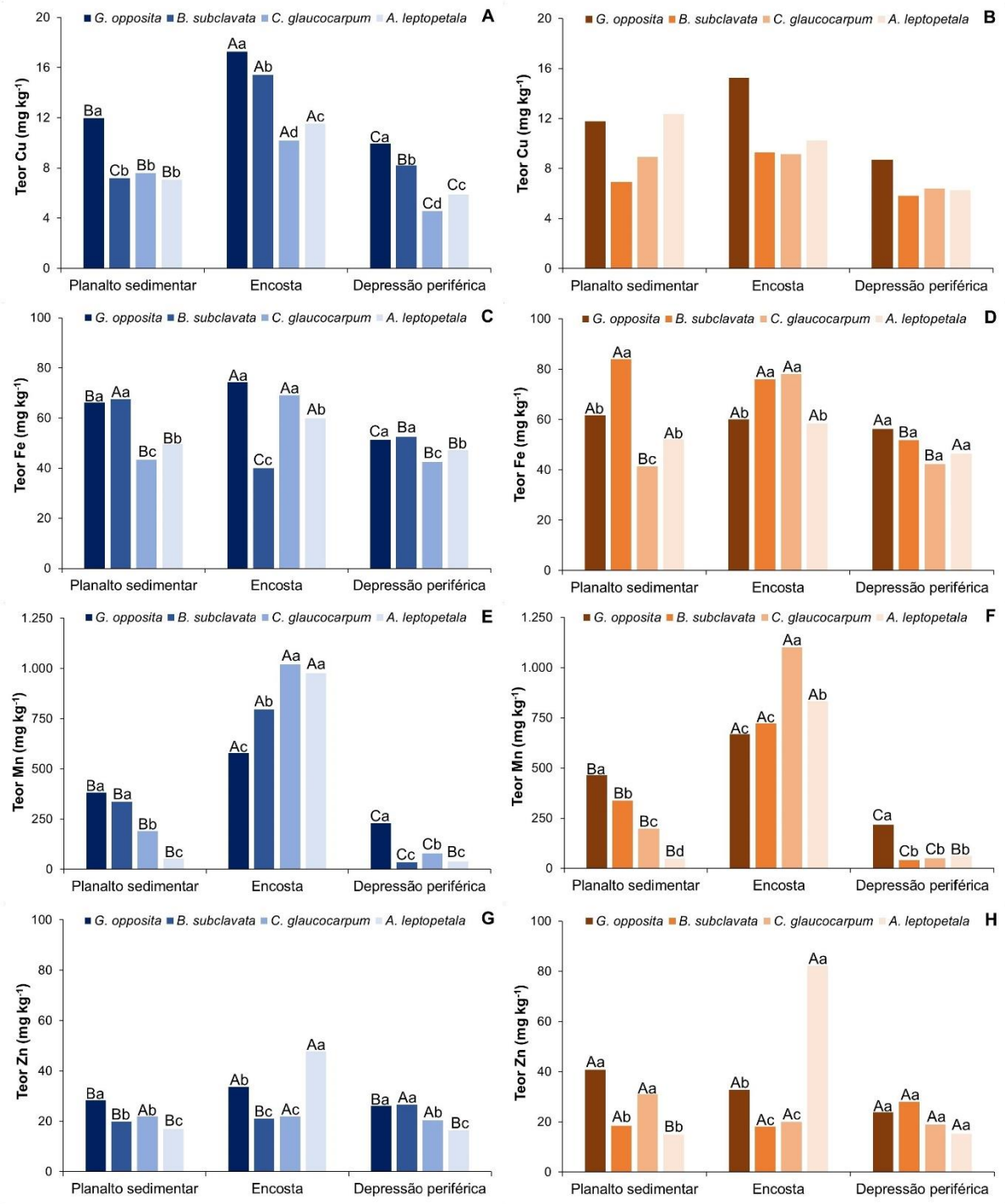

Figura 5. Teor de Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o teor dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o teor dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

Entre os micronutrientes, o Cu apresentou os menores teores em todos os gradientes altimétricos nos dois períodos climáticos (Figura 5A e 5B). No período chuvoso, observou-se um efeito significativo entre as espécies nos gradientes altimétricos, com teores médios de 8,46 mg kg^{-1} no planalto sedimentar, 13,60 mg kg^{-1} na encosta e 7,15 mg kg^{-1} na depressão periférica (Figura 5A). *G. opposita* destacou-se como a espécie com os maiores teores de Cu em todos os gradientes altimétricos no período chuvoso (Figura 5A). Em contrapartida, no período seco, não foram observadas diferenças estatísticas, no entanto, as espécies apresentaram comportamentos semelhantes na encosta e na depressão periférica (Figura 5B).

Em relação ao Fe, as espécies demonstraram comportamento semelhante entre os gradientes altimétricos nos dois períodos climáticos (Figura 5C e 5D). No período chuvoso, *G. opposita* e *B. subclavata* apresentaram os maiores teores de Fe no planalto sedimentar e na depressão periférica, enquanto *G. opposita* e *C. glaucocarpum* na encosta (Figura 5C). No período seco, *B. subclavata* manteve o maior teor de Fe no planalto sedimentar, *B. subclavata* e *C. glaucocarpum* destacaram-se na encosta, enquanto na depressão periférica, as espécies se comportaram de forma semelhante (Figura 5D). *A. leptopetala* não se destacou quanto ao teor de Fe em nenhum dos gradientes altimétricos, nos dois períodos climáticos (Figura 5C e 5D).

O Mn foi o micronutriente com os maiores teores e a maior variação entre as espécies, independente do gradiente altimétrico ou do período climático (Figura 5E e 5F). No período chuvoso, houve uma intensa variação no teor de Mn, com *G. opposita* e *B. subclavata* se destacando no planalto sedimentar, com 382,56 e 335,82 mg kg^{-1}, respectivamente. Na encosta destacaram-se *C. glaucocarpum* com 1.020,84 mg kg^{-1} e *A. leptopetala* com 977,21 mg kg^{-1}. Na depressão periférica, *G. opposita* destacou-se com 229,51 mg kg^{-1} (Figura 5E). No período seco, também ocorreu grande variação nos teores de Mn, com *G. opposita* apresentando os maiores teores no planalto sedimentar e depressão periférica, com 464,34 mg kg^{-1} e 216,74 mg kg^{-1}, respectivamente, enquanto *C. glaucocarpum* se destacou na encosta com 1.101,78 mg kg^{-1} (Figura 5F).

Além disso, foi na encosta que todas as espécies apresentaram os maiores teores de Cu no período chuvoso e de Mn em ambos os períodos climáticos (Figura 5A, 5E e 5F). Esse aumento nos teores de Cu e Mn observado nas espécies na encosta pode ser influenciado pelas condições edafoclimáticas desse gradiente

altimétrico, sugerindo que as espécies nesse ambiente têm uma maior capacidade de acumular esses nutrientes em suas folhas, principalmente *G. opposita* para Cu e *C. glaucocarpum* e *A. leptopetala* para Mn.

Os teores de Zn mostraram o mesmo comportamento entre as espécies nos gradientes altimétricos, independente do período climático (Figura 5G e 5H). No período chuvoso, *G. opposita* destacou-se no planalto sedimentar com 28,32 mg kg^{-1}, enquanto *A. leptopetala* na encosta com 47,69 mg kg^{-1} e, na depressão periférica se destacaram *G. opposita* e *B. subclavata* com 26,14 mg kg^{-1} e 26,59 mg kg^{-1}, respectivamente (Figura 5G). No período seco, houve um aumento significativo no teor de Zn para a *G. opposita* e *C. glaucocarpum* no planalto sedimentar, com 40,83 mg kg^{-1} e 31,08 mg kg^{-1}, respectivamente. *A. leptopetala* apresentou um teor de 82,20 mg kg^{-1} na encosta, enquanto, na depressão periférica, as espécies não diferiram entre si, apresentando o mesmo comportamento (Figura 5H).

Para alguns nutrientes, independentemente do gradiente altimétrico ou do período climático, apenas uma espécie apresentou teores elevados em comparação com as demais. Segundo D'Andrea et al. (2020), esse padrão favorece a coexistência de diferentes espécies no mesmo ambiente por meio do particionamento de nichos, já que essas espécies possuem diferentes necessidades nutricionais nos diferentes períodos do ano.

Os teores dos micronutrientes nos gradientes altimétricos seguiram a ordem: encosta > planalto sedimentar > depressão periférica, tanto no período chuvoso quanto no período seco. O pH do solo na encosta e no planalto sedimentar, onde as espécies estão estabelecidas, é ácido (Tabela 1), e é nos solos ácidos que ocorre maior disponibilidade de micronutrientes catiônicos para as plantas (ALLOWAY, 2013).

G. opposita foi a espécie que apresentou os maiores teores nutricionais ao longo dos períodos climáticos nos gradientes altimétricos (Figuras 4 e 5). A maior absorção de nutrientes observada nessa espécie pode estar relacionada a estratégias de absorção que a espécie desenvolveu quando comparada com as demais, mesmo sob as mesmas condições edafoclimáticas. Outro aspecto importante é que essa espécie apresentou menor biomassa por individuo, exceto na encosta, podendo ter ocorrido efeito de concentração (Tabela 3). Por exemplo, a absorção de Cu pode não ter variado entre as espécies, mas, como não houve uma maior produção de biomassa na *G. opposita*, o Cu se concentrou, elevando seus teores na biomassa (Figura 5A).

Assim, percebe-se que as espécies florestais apresentam comportamento distintos dependendo do gradiente altimétrico ou do período climático em que se encontram. Isso pode ser observado na variação intraespecífica e interespecífica nos teores nutricionais, demostrando que as espécies absorvem e utilizam os nutrientes de maneira diferente, mesmo estando no mesmo local.

4.1.2 Estoque de nutrientes nas espécies florestais

A análise de variância (ANOVA) para os estoques dos nutrientes N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e ZN das espécies florestais nos gradientes altimétricos em dois períodos climáticos mostrou um efeito significativo na interação entre espécie e gradiente para todos os nutrientes (Tabela 5).

Tabela 5. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados do estoque de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

Período chuvoso								
FV	**N**	**K**	**Ca**	**Mg**	**Cu**	**Fe**	**Mn**	**Zn**
G[1]	61,71***	86,36***	196,59***	71,73***	239,62***	13,43***	845,07***	42,38***
E[2]	353,942***	171,18***	524,99***	403,70***	195,83***	296,67***	138,06***	231,96***
E x G	490,99***	522,54***	494,93***	697,96***	742,25***	819,74***	219,54***	489,03***
CV[3] (%)	2,97	2,67	2,52	1,76	1,93	2,92	7,48	2,66
Período seco								
FV	**N**	**K**	**Ca**	**Mg**	**Cu**	**Fe**	**Mn**	**Zn**
G	0,32[ns]	43,12***	55,25***	15,79***	14,16***	12,15***	588,07***	3,52*
E	27,64***	68,25***	97,91***	60,49***	67,25***	56,03***	131,67***	26,02***
E x G	61,08***	137,87***	140,51***	30,43***	97,92***	233,73***	144,86***	46,45***
CV (%)	9,77	4,53	4,70	4,57	5,11	5,41	9,25	9,12

[1]Gradiente altimétrico [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
* e *** significativos a 5 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. [ns] não significativo.

O estoque dos nutrientes das espécies resulta da interação entre a biomassa de cada espécie e seu teor nutricional (ALBUQUERQUE et al., 2018). Essa relação permite identificar o gradiente altimétrico no qual a espécie armazena a maior quantidade de determinado nutriente, considerando os diferentes períodos climáticos.

O estoque nutricional de macronutrientes nas espécies mostrou variações conforme os períodos climáticos. No período chuvoso, a ordem decrescente dos macronutrientes foi N > K > Ca > Mg em todos os gradientes altimétricos. No entanto, no período seco, essa ordem variou entre os gradientes altimétricos: no planalto sedimentar a sequência permaneceu N > K > Ca > Mg, enquanto na encosta e na depressão periférica a ordem foi N > Ca > K > Mg (Figura 6).

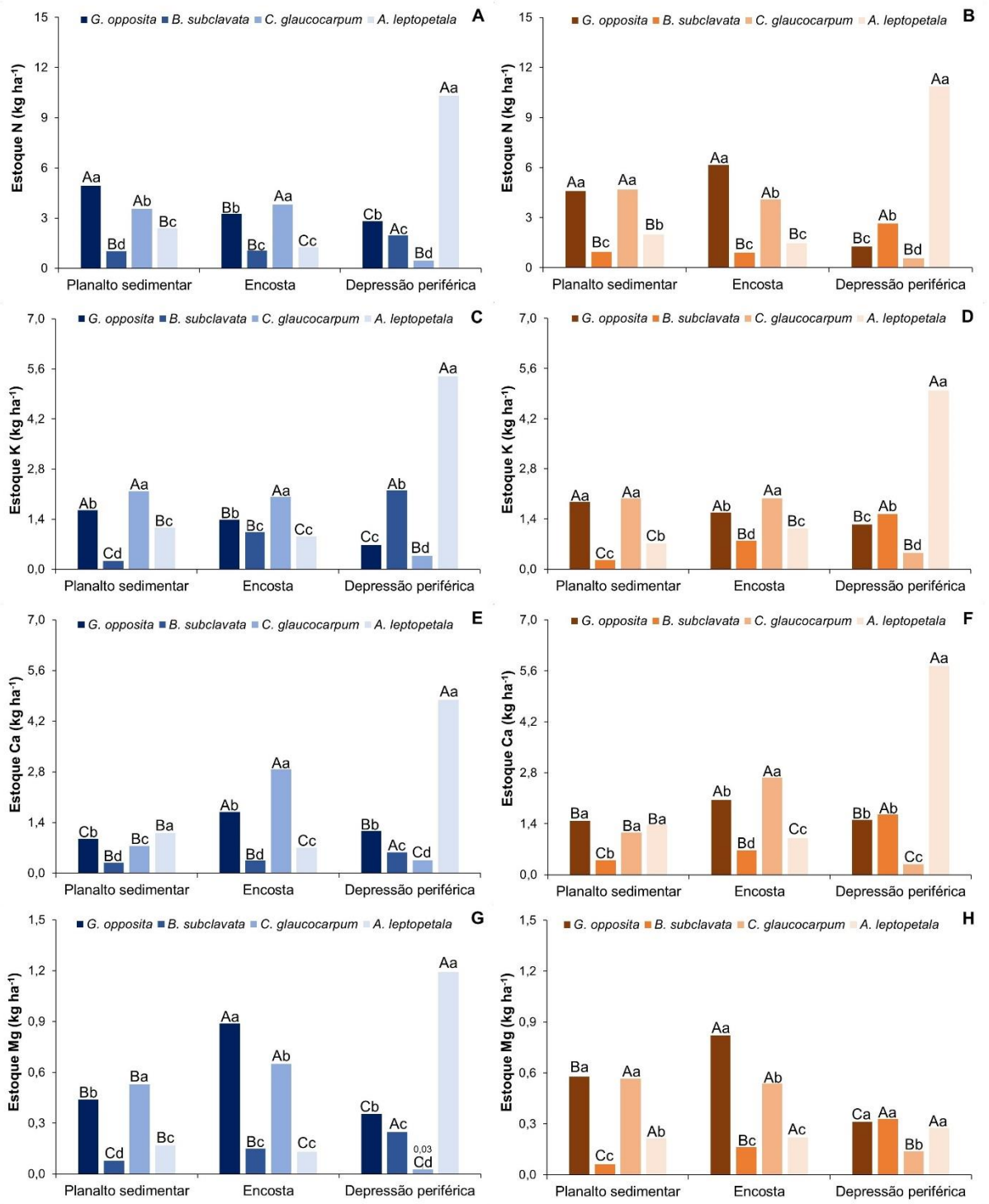

Figura 6. Estoque de N, K, Ca e Mg das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o estoque dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o estoque dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

Para o estoque nutricional de micronutrientes, não foram observadas variações nos gradientes altimétricos durante os dois períodos climáticos, mantendo-se a ordem decrescente: Mn > Fe > Zn > Cu (Figura 7).

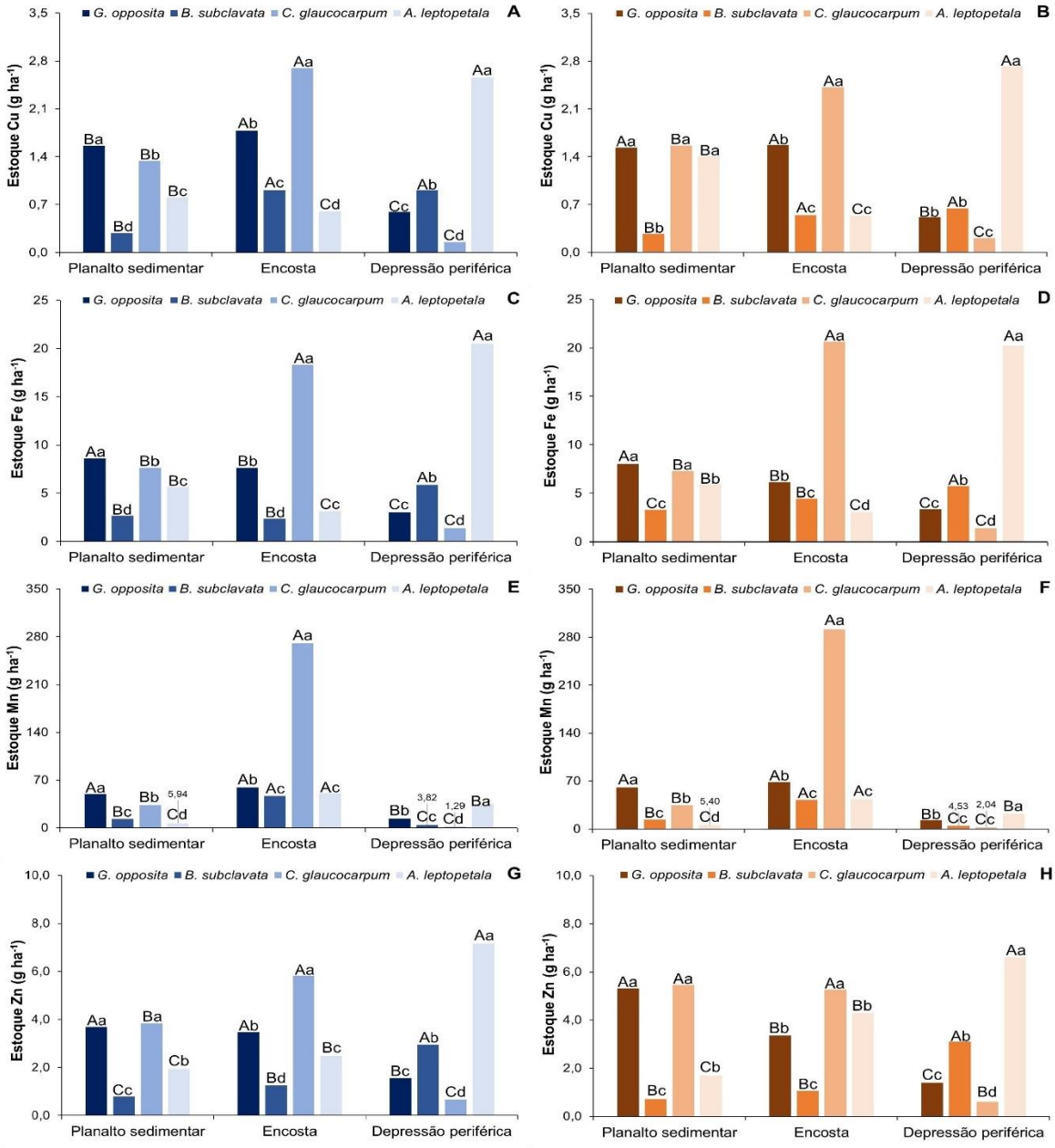

Figura 7. Estoque de Cu, Fe, Mn e Zn das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o estoque dos nutrientes da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o estoque dos nutrientes das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

No planalto sedimentar e na encosta, em ambos os períodos climáticos, as espécies *G. opposita* e *C. glaucocarpum* apresentaram um padrão semelhante em relação ao estoque de macro e micronutrientes, sendo responsáveis por estocar mais de 50% do estoque total desses nutrientes nos gradientes altimétricos (Figuras 6 e 7).

A *B. subclavata* não se destacou em relação ao estoque nutricional nos gradientes altimétricos nos dois períodos climáticos, demonstrando uma menor capacidade de estocagem de nutrientes, especialmente durante o período seco (Figura 6 e 7). Essa menor capacidade de estocagem pode ser explicada pelas características específicas dessa espécie, que permitem sua sobrevivência ou até mesmo tenha limitação na absorção desses nutrientes.

Na depressão periférica, *A. leptopetala* foi a espécie responsável pelo maior estoque de macro e micronutrientes em ambos os períodos climáticos (Figura 6 e 7). No que se refere aos macronutrientes, essa espécie foi responsável por cerca de 70% do estoque total de Ca no período chuvoso e 71% de N no período seco (Figura 6B e 6E). Para os micronutrientes, a *A. leptopetala* foi responsável por mais de 60% do estoque total de Cu, Fe e Mn, e mais de 55% para Zn, tanto no período chuvoso quanto no seco (Figura 7). Esse aumento do estoque de nutrientes observado na *A. leptopetala* na depressão periférica nos períodos climáticos, pode ser explicado pela elevada biomassa foliar da espécie nesse gradiente altimétrico (Tabela 3), sugerindo uma adaptação dessa espécie na depressão periférica.

Considerando a expressividade no estoque nutricional das espécies *G. opposita* e *C. glaucocarpum* no planalto sedimentar e na encosta, e de *A. leptopetala* na depressão periférica, pode-se inferir a importância dessas espécies para o equilíbrio nutricional desses gradientes altimétricos, especialmente diante das mudanças climáticas na região. A relação entre o estoque nutricional na biomassa foliar e o retorno desses nutrientes ao solo, por meio da serapilheira, é indispensável no semiárido, tornando essas espécies responsáveis pelo fornecimento de material vegetal com melhor qualidade nutricional. Portanto, em qualquer plano de manejo para essas diferentes altimetrias, é preciso considerar a permanência de *G. opposita* e *C. glaucocarpum* no planalto sedimentar e na encosta, assim como de *A. leptopetala* na depressão periférica.

Assim, a diferença no estoque nutricional e a diversidade das espécies florestais desempenham papel fundamental no equilíbrio da nutrição mineral nos gradientes altimétricos. As espécies que estocam uma maior quantidade de

determinado nutriente em um período climático específico, pode redistribui-lo para as outras espécies com menor capacidade de absorção, por meio da ciclagem de nutrientes, evitando perdas por lixiviação e preservando a integração e estabilidade do sistema (LIMA et al., 2018).

4.1.3 Eficiência nutricional das espécies florestais

A análise de variância (ANOVA) da eficiência nutricional das espécies para os nutrientes N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e ZN nos gradientes altimétricos em dois períodos climáticos mostrou um efeito significativo na interação entre espécie e gradiente para todos os nutrientes no período chuvoso. Entretanto, no período seco apenas a eficiência de utilização de Cu pelas espécies não apresentou efeito significativo na interação (Tabela 6).

Tabela 6. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados da eficiência nutricional de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn pelas espécies florestais nos gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

Período chuvoso								
FV	**N**	**K**	**Ca**	**Mg**	**Cu**	**Fe**	**Mn**	**Zn**
G[1]	11,79***	53,82***	200,65***	127,92***	464,30***	40,30***	4.959,55***	77,92***
E[2]	99,71***	16,68***	269,02***	387,96***	209,89***	31,70***	601,35***	38,88***
E x G	8,94***	77,04***	102,18***	178,17***	30,34***	51,94***	858,36***	62,21***
CV[3] (%)	5,98	5,02	3,71	4,22	3,14	2,86	2,60	3,53
Período seco								
FV	**N**	**K**	**Ca**	**Mg**	**Cu**	**Fe**	**Mn**	**Zn**
G	2,33^{ns}	37,77***	24,30***	17,74***	39,27***	19,61***	505,53***	13,90***
E	12,92***	14,71***	37,85***	42,61***	19,23***	10,95***	102,38***	14,18***
E x G	10,77***	18,11***	3,93**	29,08***	1,16^{ns}	7,01***	63,85***	38,16***
CV (%)	10,12	9,40	9,22	14,04	7,88	6,25	7,86	7,35

[1]Gradiente altimétrico [2] Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
** e *** significativos a 1 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} não significativo.

A eficiência nutricional de macronutrientes das espécies mostrou variações conforme os períodos climáticos. No período chuvoso, a ordem decrescente dos

macronutrientes foi Mg > Ca > K > N em todos os gradientes altimétricos. Já no período seco, essa ordem variou entre os gradientes altimétricos: no planalto sedimentar e na encosta a sequência foi Mg > K > Ca > N, enquanto na depressão periférica a ordem foi Mg > Ca > K > N (Figura 8).

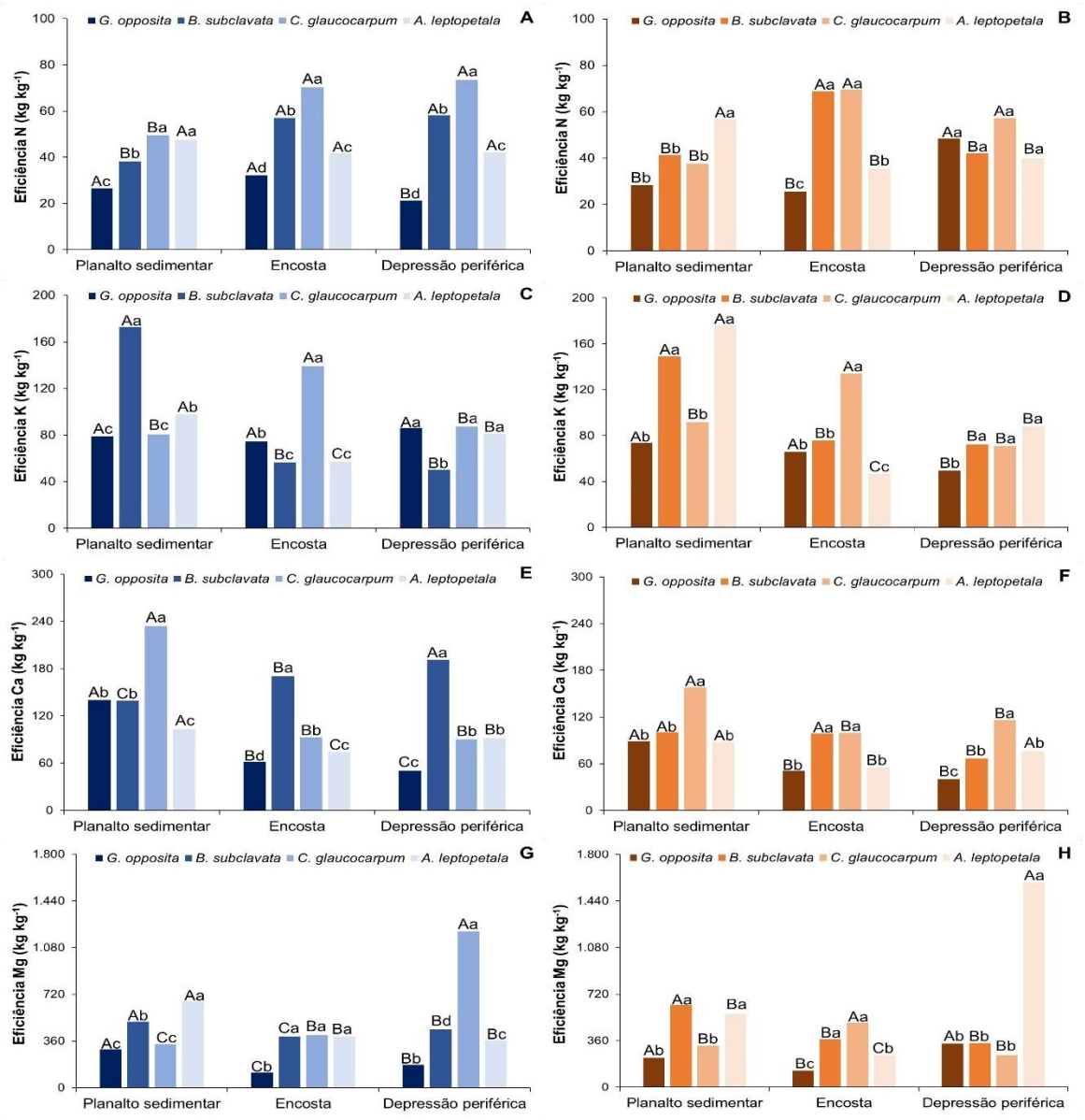

Figura 8. Eficiência de N, K, Ca e Mg pelas espécies florestais nos diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam a eficiência nutricional da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam a eficiência nutricional das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

A depressão periférica foi o ambiente com a maior fertilidade natural (Tabela 1) e apenas duas espécies foram responsáveis pela eficiência nutricional do fragmento durante o período chuvoso, em que *C. glaucocarpum* se destacou na eficiência de utilização de N, K e Mg, e *B. subclavata* pela eficiência na utilização de Ca (Figura 8A, 8C, 8E e 8G).Contudo, no período seco, observou-se um agrupamento na eficiência de utilização de N e K, pois todas as espécies presentes nesse gradiente apresentaram eficiência semelhante. Enquanto *C. glaucocarpum* se destacou pela eficiência de utilização de Ca, e *A. leptopetala* na eficiência de Mg (Figura 8B, 8D, 8F e 8H).

A eficiência nutricional de micronutrientes pelas espécies não apresentou variações nos gradientes altimétricos ao longo dos períodos climáticos, seguindo a mesma ordem decrescente: Cu > Zn > Fe > Mn (Figura 9).

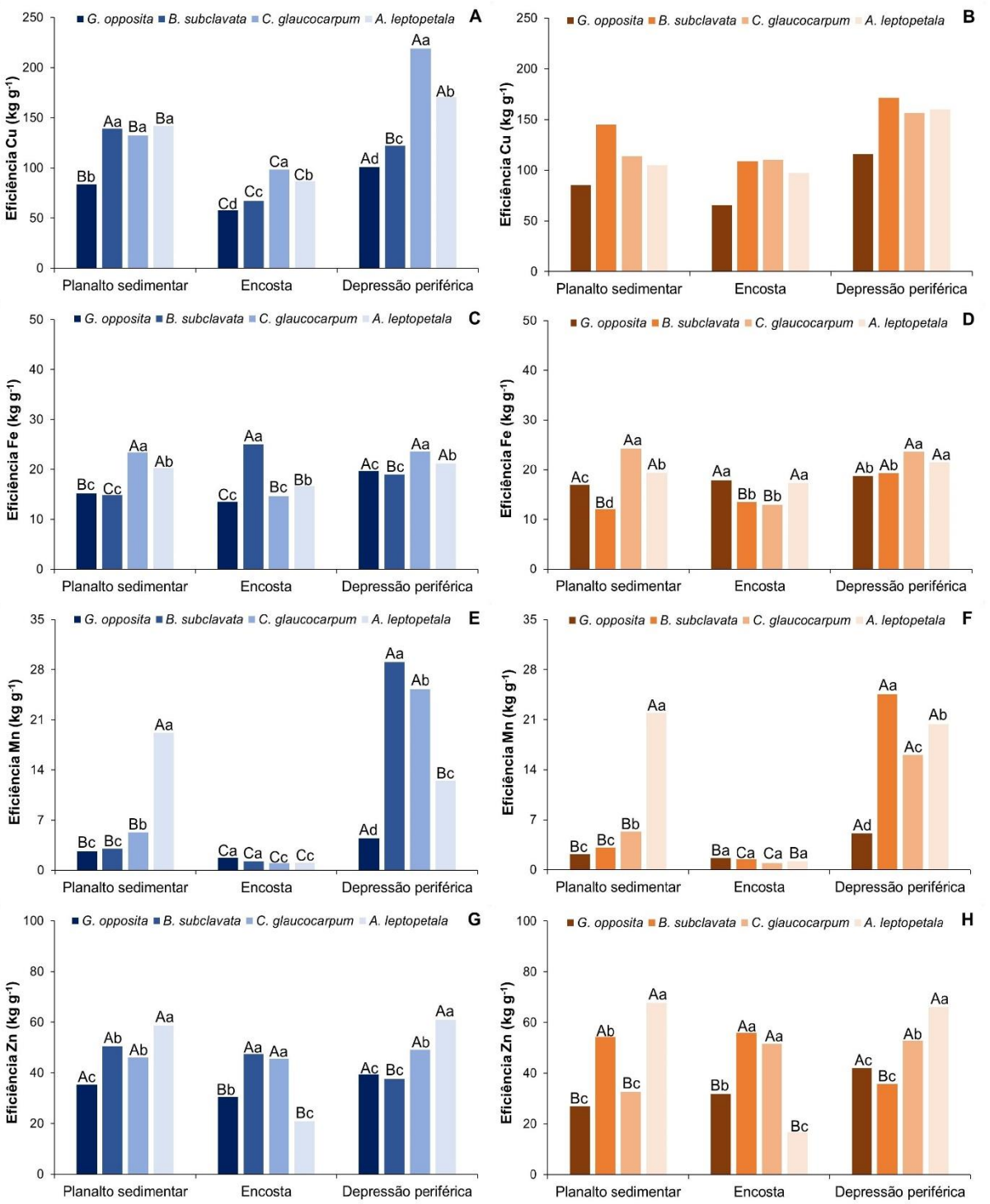

Figura 9. Eficiência de Cu, Fe, Mn e Zn pelas espécies florestais nos diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C, E e G) e período seco (B, D, F e H) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam a eficiência nutricional da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam a eficiência nutricional das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

As espécies na depressão periférica também demonstraram maior eficiência nutricional para os micronutrientes (Figura 9). No período chuvoso, a *C. glaucocarpum* destacou-se na eficiência de utilização de Cu e Fe, a *B. subclavata* na eficiência de utilização de Mn, e a *A. leptopetala* eficiência de utilização de Zn (Figura 9A, 9C, 9E e 9G). Em contrapartida, no período seco, não houve diferença na eficiência de utilização do Cu entre as espécies. Para o Fe, as espécies apresentaram comportamento semelhante, enquanto *B. subclavata* destacou-se na eficiência de Mn e *A. leptopetala* na eficiência de Zn (Figura 9B, 9D, 9F e 9H).

Nos ambientes com menor fertilidade natural, como a encosta (Tabela 1), a eficiência nutricional foi agrupada, tanto para os macronutrientes, quanto para os micronutrientes, especialmente para o Mg e Mn (Figura 8 e 9). O teor de Mg disponível no solo nesse gradiente altimétrico foi muito baixo (Tabela 1), indicando que várias espécies são responsáveis em utilizar esse nutriente de forma mais eficiente. Resultados semelhantes foram encontrados por Freire (2018), destacando que quanto mais limitante o teor do nutriente no solo, mais espécies serão responsáveis por sua eficiência nutricional.

A *G. opposita* apresentou maior exigência nutricional nos gradientes altimétricos nos períodos climáticos, tanto para os macronutrientes, como para micronutrientes (Figura 4 e 5). No entanto, essa espécie não conseguiu converter toda sua exigência nutricional em biomassa, podendo ser considerada pouco eficiente na utilização desses nutrientes, principalmente para Mn (Figura 9E e 9F).

As diferenças na eficiência nutricional podem ser explicadas pela variação na absorção, translocação, armazenamento e a capacidade de utilização desses nutrientes pelas espécies, mostrando que as espécies se comportam de maneira diferente em cada gradiente altimétrico e período climático.

4.2 Características metabólicas das espécies florestais nos gradientes altimétricos

4.2.1 Pigmentos fotossintéticos

Os resultados da ANOVA para os pigmentos fotossintéticos em relação as espécies florestais distribuídas em diferentes gradientes altimétricos, nos dois períodos climáticos mostraram um efeito significativo na interação entre espécie e

gradiente, tanto no período chuvoso quanto no período seco, para clorofila A e clorofila B. Entretanto, para os carotenoides, observou-se efeito significativo na interação, apenas no período seco (Tabela 7).

Tabela 7. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados dos pigmentos fotossintéticos das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

	Período chuvoso			**Período seco**		
FV	Clorofila A	Clorofila B	Carotenoides	Clorofila A	Clorofila B	carotenoides
G[1]	6,76**	4,88*	1,69^{ns}	12,23***	7,22**	2,93^{ns}
E[2]	2,15^{ns}	0,94^{ns}	1,45^{ns}	5,12**	6,02**	14,11***
E x G	4,43***	4,15***	1,09^{ns}	9,63***	2,87*	6,91***
CV[3] (%)	10,09	9,68	8,20	7,96	7,76	3,29

[1]Gradiente altimétrico [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
*, ** e *** significativos a 5, 1 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} não significativo.

Os teores de clorofila A e clorofila B nos períodos chuvoso e seco mostraram um padrão semelhante entre as espécies florestais e gradientes altimétricos (Figuras 10A, 10B, 10C e 10D). Durante o período chuvoso, as espécies *G. opposita* e *A. leptopetala* não diferiram entre os gradientes altimétricos para os teores de clorofila A e B. A *B. subclavata* destacou-se com os maiores teores de ambas as clorofilas no planalto sedimentar, enquanto a *C. glaucocarpum* apresentou maior teor de clorofila A na depressão periférica e clorofila B na encosta (Figura 10A e 10C). No período seco, *G. opposita* e *B. subclavata* não diferiram entre os gradientes altimétricos para os teores de clorofila A e B, enquanto *C. glaucocarpum* e *A. leptopetala* se destacaram na encosta (Figura 10A e 10C).

Especificamente no planalto sedimentar, *B. subclavata* se manteve em destaque nos teores de clorofila A e B no período chuvoso e seco, em comparação com as outras espécies. Na encosta, *C. glaucocarpum* apresentou os maiores teores de clorofila A e B no período chuvoso, no entanto, no período seco, a espécie se destacou apenas para clorofila A. Em relação à clorofila B, as espécies não diferiram entre si. Na depressão periférica, não houve diferença significativa entre as espécies quanto aos teores de clorofila A e B durante o período chuvoso. Já no período seco,

B. subclavata e *A. leptopetala* destacaram-se nos teores de clorofila A, tendo a *B. subclavata* apresentado o maior teor de clorofila B (Figura 10B e 10D).

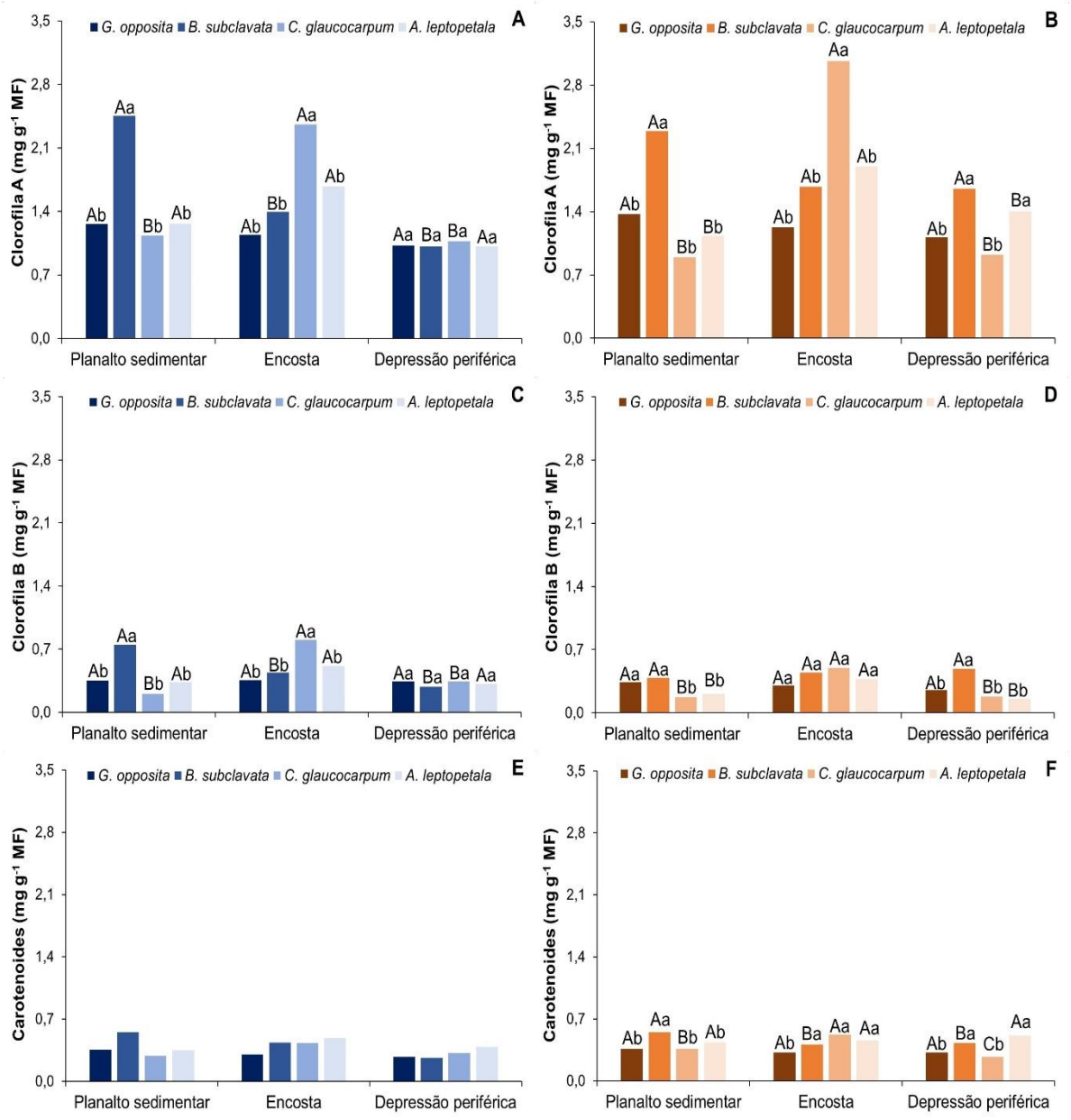

Figura 10. Teor de Clorofila A, Clorofila B e Carotenoides das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os pigmentos fotossintéticos da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam os pigmentos fotossintéticos das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

Os teores de clorofila A e B nas espécies localizadas na depressão periférica durante ambos os períodos climáticos mostraram uma diminuição, especialmente no período chuvoso (Figura 10A, 10B, 10C e 10D). Essa redução pode estar associada com a diminuição da precipitação pluviométrica nesse gradiente altimétrico em comparação com os demais (Figura 2B, 2C e 2D). A manutenção dos teores de clorofila nesse gradiente pode indicar que essas espécies conseguiram preservar a integridade de seu aparato fotossintético, promovendo uma resposta às diferentes condições climáticas ao longo do ano.

As clorofilas são responsáveis pela eficiência fotossintética das plantas, por meio da sua capacidade de captação luminosa utilizada nas reações fotoquímicas, além de auxiliarem no crescimento e adaptação desses indivíduos às condições ambientais (SILVA et al., 2014). A manutenção da síntese de clorofilas em plantas dispostas sob diferentes condições ambientais, como gradientes altimétricos e variações pluviométricas, pode estar associada a eficiência de absorção luminosa (CHEN et al., 2016).

No período seco, observou-se uma diminuição no teor de clorofila B nas espécies ao longo do gradiente altimétrico (Figura 10D). Segundo Aranjuelo et al. (2011), essa redução pode auxiliar na diminuição dos danos causados pelo estresse oxidativo, que ocorre após a inibição da fotossíntese e o acúmulo de energia luminosa. No entanto, é no período chuvoso, que as plantas passam por um processo de manutenção, que auxilia na recuperação do aparato fotossintético.

O teor de carotenoides não apresentou diferença estatística entre as espécies nos gradientes altimétricos durante o período chuvoso (Figura 10E), enquanto, no período seco, foi constatada diferença entre as espécies (Figura 10F). No planalto sedimentar, a *B. subclavata* destacou-se com o maior teor de carotenoides, enquanto na encosta, a *G. opposita* apresentou o menor teor em comparação com as demais espécies. Na depressão periférica, tanto *B. subclavata*, quanto *A. leptopetala* apresentaram os maiores teores (Figura 10F).

Além disso, os teores de carotenoides em *G. opposita* e *A. leptopetala* não diferiram entre os gradientes altimétricos. A *B. subclavata* manteve o maior teor de carotenoides no planalto sedimentar, tendo a *C. glaucocarpum* destacando-se na encosta (Figura 10F).

Os carotenoides são moléculas antioxidativas não enzimáticas que desempenham importante função no processo fotossintético, aumentando a tolerância

ao estresse das plantas, pois atua no controle das espécies reativas de oxigênio (EROs) (BARBOSA et al., 2014; SOUZA et al., 2020).

O aumento do teor de carotenoides no período seco, pode estar relacionado ao estresse hídrico enfrentado pelas plantas. Esse aumento auxilia na conservação da estrutura e funcionamento dos fotossistemas, possibilitando uma rápida recuperação das taxas fotossintéticas, além de neutralizar a ação dos radicais livres, que causam danos celulares, ao atuarem como sinalizadores de estresse (MUCHATE et al., 2016; YI et al., 2016).

A baixa disponibilidade hídrica e altas temperaturas no semiárido nordestino podem comprometer a síntese de clorofilas. Diante disso, as espécies nesses ambientes tendem a apresentar menores teores de clorofilas e carotenoides quando comparadas a outras regiões (CROFT et al., 2020).

4.2.2 Relações hídricas

De acordo com a análise de variância (ANOVA), não houve efeito significativo da interação dos fatores no teor relativo de água (TRA), mas apenas dos fatores isolados, no período chuvoso (Tabela 8).

Tabela 8. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados do teor relativo de água (TRA) das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

	Período chuvoso	**Período seco**
FV	Teor relativo de água (%)	Teor relativo de água (%)
G[1]	3,18*	$1,35^{ns}$
E[2]	29,96***	$2,94^{ns}$
E x G	$1,32^{ns}$	$1,61^{ns}$
CV[3] (%)	8,87	9,21

[1]Gradiente altimétrico [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
*, ** e *** significativos a 5, 1 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} não significativo.

As espécies florestais apresentaram diferença significativa nos períodos climáticos (Figura 11A e 11B). No período chuvoso, as espécies *G. opposita* e *C. glaucocarpum* apresentaram TRA superior a 67% (Figura 11A), enquanto no período

seco, não foi observada diferença estatística entre as espécies, destacando-se a *G. opposita* com TRA superior a 73% (Figura 11B). O TRA é bastante variável modificando-se conforme a espécie, o nível de estresse imposto, além da ocorrência de eventos chuvosos.

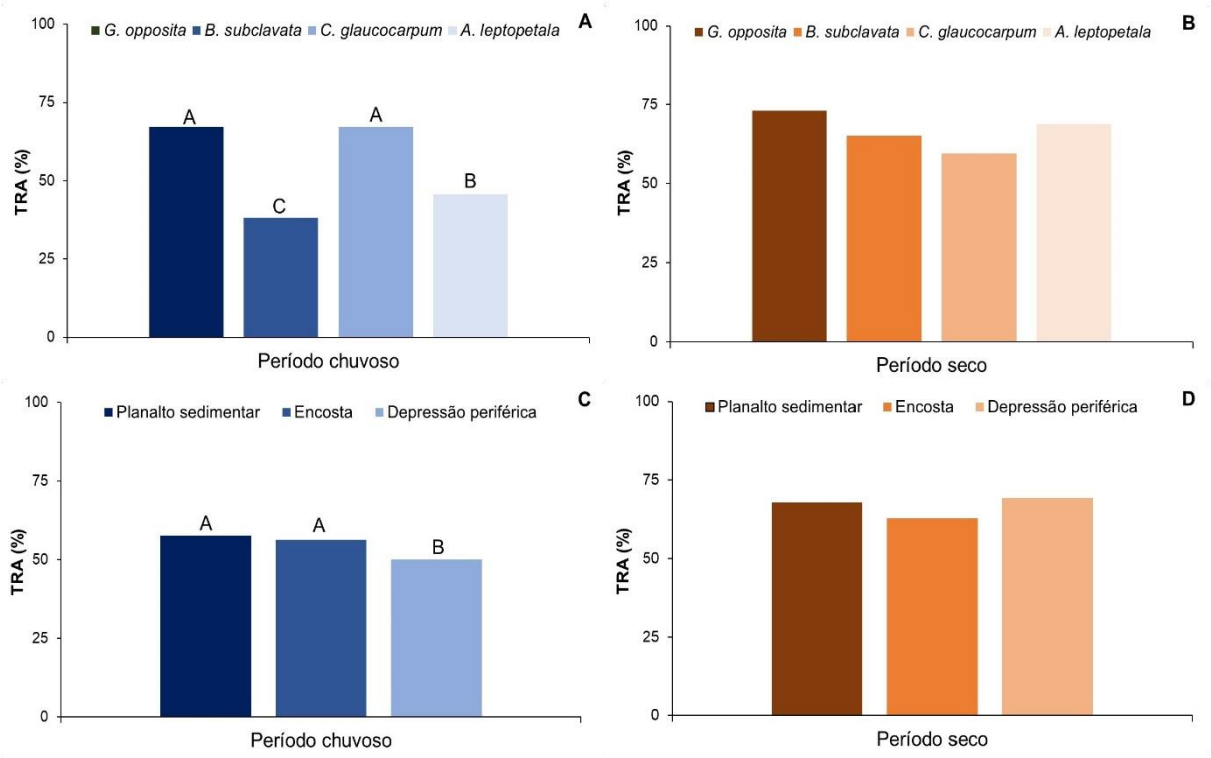

Figura 11. Teor relativo de água (TRA) de espécies florestais (A, B) e gradientes altimétricos (C, D) em diferentes períodos climáticos na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Observou-se que as espécies florestais no período seco apresentaram maior TRA em comparação ao período chuvoso. Esse aumento no TRA está relacionado as chuvas na região, pois este ano ocorreram eventos chuvosos atípicos no período seco (Figura 3), influenciando na turgescência das células foliares e, consequentemente, o aumento do TRA.

As espécies apresentaram um comportamento distinto de um período climático para o outro, com aumento para as espécies *B. subclavata* e *A. leptopetala* no período seco (Figura 11B). O aumento observado no período seco mostra a capacidade dessas espécies em absorver água durante qualquer evento chuvoso, podendo ser

consideradas eficientes na absorção de água e na manutenção hídrica durante períodos de estresse.

A menor disponibilidade hídrica nos solos da Caatinga altera o estado hídrico foliar e os mecanismos de controle de perda de água, como o fechamento estomático. Para sobreviverem em condições adversas, as plantas se ajustam osmoticamente e se preparam para absorver água nos coloides do solo durante os eventos chuvosos, e, assim, continuarem mantendo seus processos metabólicos (MEDINA; MACHADO; PINTO, 1998; SILVA et al., 2013).

Além disso, o aumento do TRA no período seco nas espécies pode indicar que não houve danos irreversíveis à capacidade das raízes em absorver água. Após os eventos chuvosos, as plantas absorvem a água disponível e a transportam para parte aérea (ALBUQUERQUE et al., 2013).

Em relação aos gradientes altimétricos, observou-se variação apenas no período chuvoso, destacando-se o planalto sedimentar e a encosta, com 57,68% e 56,21%, respectivamente (Figura 11C). Embora o período seco tenha apresentado TRA superior, não foi observada diferença entre os gradientes, com destaque para a depressão periférica com 69,27% (Figura 11D).

A depressão periférica apresentou maior TRA no período seco quando comparado ao período chuvoso (Figura 11D), o que pode ser explicado pela maior capacidade de retenção de água das espécies nesse gradiente, visto que, entre os gradientes altimétricos, essa área de estudo é a que apresenta os menores índices pluviométricos (Figura 2D). Dessa forma, as espécies desse ambiente precisam desenvolver mecanismos adaptativos às condições climáticas adversas.

O potencial hídrico foliar (Ψ_f) durante o período seco não apresentou diferença entre as espécies nos gradientes altimétricos (Figura 12), mas as espécies apresentaram comportamento diferente entre os gradientes altimétricos. No planalto sedimentar o maior Ψ_f foi observado na *G. opposita* com -0,32 MPa, ao passo que na encosta foram as espécies *G. opposita* com -0,32 MPa e *A. leptopetala* com -0,39 MPa e na depressão periférica *C. glaucocarpum* com -0,31 MPa (Figura 12).

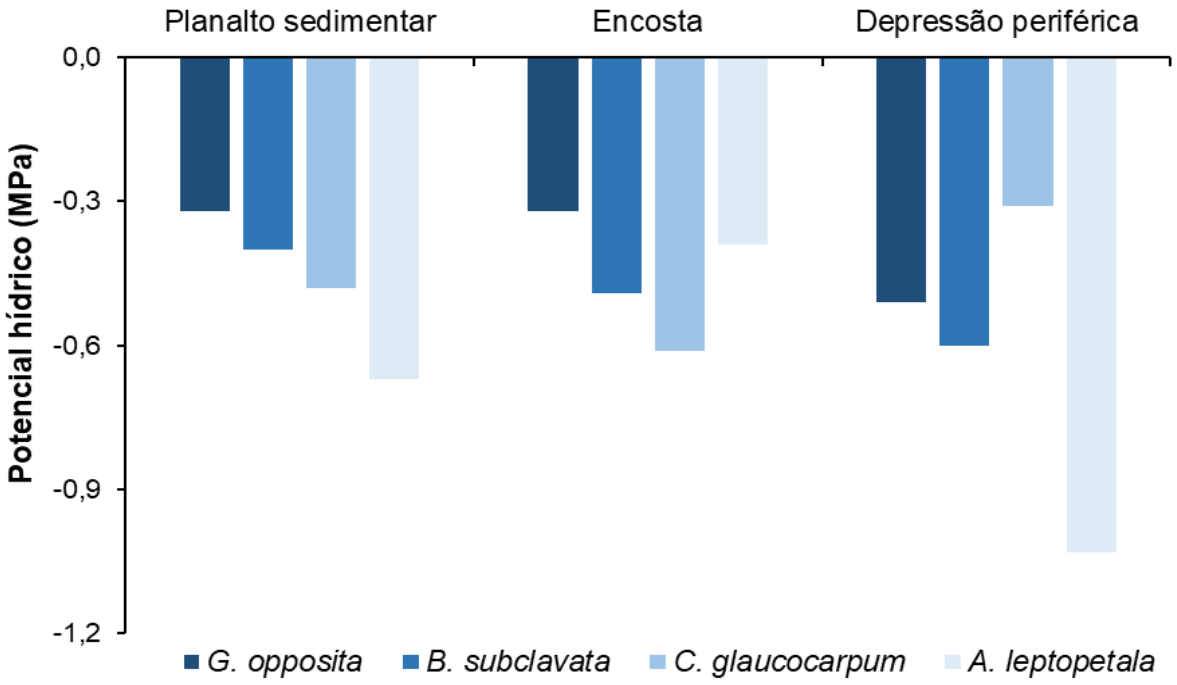

Figura 12. Potencial hídrico foliar das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos durante o período seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

As espécies *G. opposita, B. subclavata* e *A. leptopetala* apresentaram menor Ψ_f na depressão periférica (Figura 12). A capacidade de reduzir o Ψ_f em ambientes com menor disponibilidade hídrica indicou que essas espécies possuem estratégias que possibilitam manter o potencial hídrico necessário para absorção de água nos ambientes com baixa disponibilidade hídrica no solo. Segundo Sheil (2018), espécies com essas características conseguem se estabelecer e desenvolver com sucesso nesses ambientes.

Ademais, a Caatinga por ser um ambiente semiárido, possui alta demanda evaporativa, proveniente das elevadas temperaturas e baixa umidade relativa do ar, com isso, ocorre uma perda acentuada da tensão de água no xilema e, consequentemente, redução do Ψ_f (MARQUES et al., 2011).

4.2.3 Solutos orgânicos

No período chuvoso, a ANOVA revelou efeito significativo na interação gradiente e espécie em relação a proteína e a prolina. No período seco foi observado um efeito significativo na interação entre gradiente e espécie para proteína,

carboidratos e prolina. Os aminoácidos não mostraram interação significativa em nenhum dos períodos climáticos (Tabela 9).

Tabela 9. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados dos solutos orgânicos das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

	Período chuvoso				Período seco			
FV	Proteína	Carboidratos	Prolina	Aminoácidos	Proteína	Carboidratos	Prolina	Aminoácidos
G[1]	0,31[ns]	2,46[ns]	4,16*	1,65[ns]	0,87[ns]	1,23[ns]	0,11[ns]	1,86[ns]
E[2]	5,11**	7,40***	10,97***	1,94[ns]	16,54***	11,51***	18,75***	3,18*
E x G	5,39***	0,87[ns]	2,68*	2,01[ns]	6,91***	4,45***	3,46***	1,42[ns]
CV[3] (%)	5,60	15,01	7,69	18,54	4,18	16,00	7,95	21,09

[1]Gradiente altimétrico [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
*, ** e *** significativos a 5, 1 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. [ns] não significativo.

As proteínas apresentaram diferenças entre as espécies florestais e os gradientes altimétricos nos períodos climáticos (Figura 13A e 13B). Em ambos os períodos, as espécies mostraram comportamento semelhante dentro dos gradientes altimétricos. No planalto sedimentar, *G. opposita* e *C. glaucocarpum* apresentaram os maiores teores de proteínas. *C. glaucocarpum* também se destacou na depressão periférica, enquanto na encosta as espécies não diferiram entre si, exibindo o mesmo comportamento (Figura 13A e 13B).

No período chuvoso, *C. glaucocarpum* apresentou os maiores teores, tanto no planalto sedimentar quanto na depressão periférica, enquanto *A. leptopetala* destacou-se na encosta (Figura 13A). No período seco, *C. glaucocarpum* manteve o comportamento, com destaque no planalto sedimentar e na depressão periférica, enquanto *A. leptopetala* apresentou maior teor na encosta (Figura 13B). Em contrapartida, tanto no período chuvoso, quanto no seco, as espécies *G. opposita* e *B. subclavata* não apresentaram variações no teor de proteínas em relação aos gradientes altimétricos (Figura 13A e 13B).

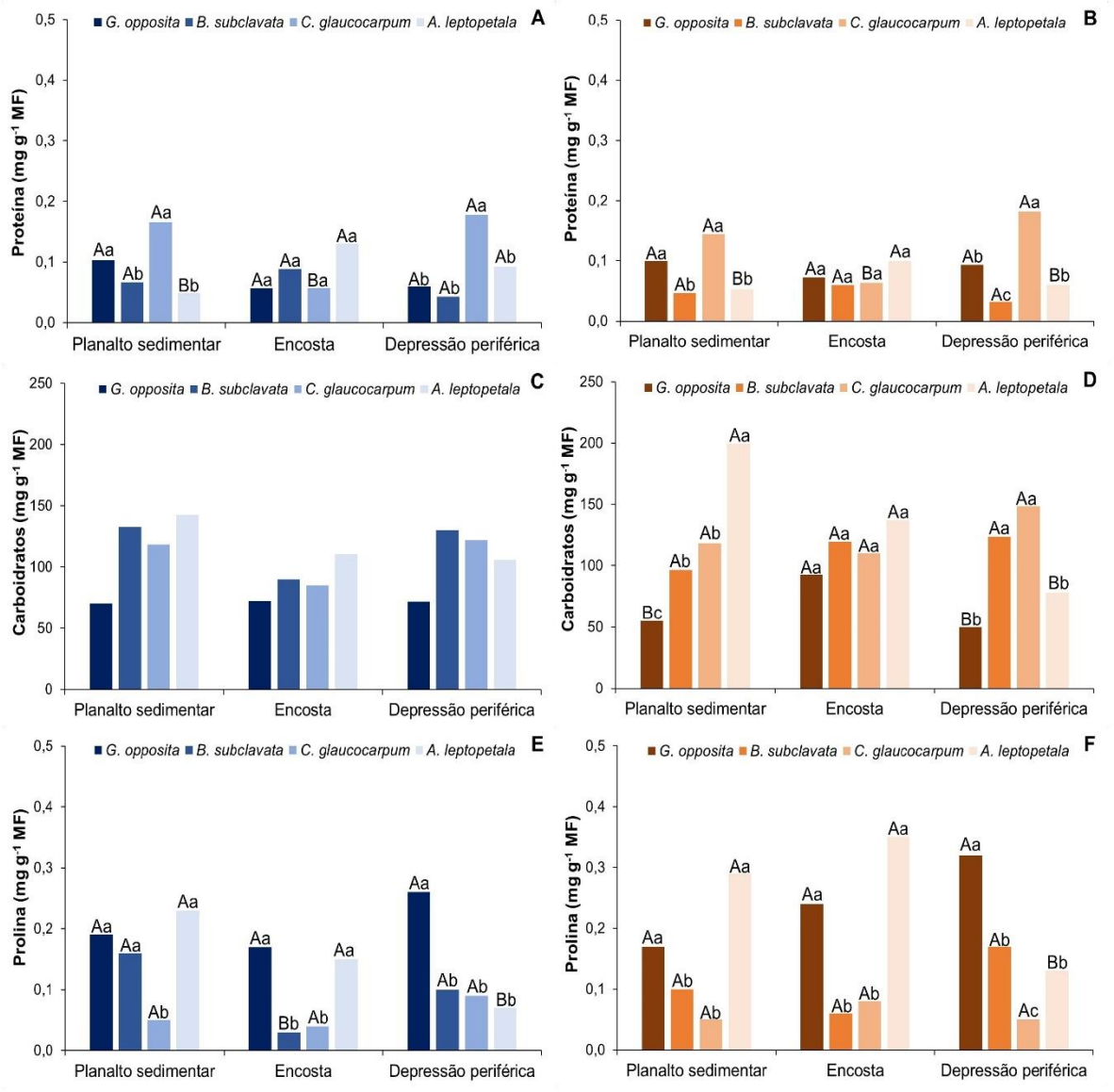

Figura 13. Teor de proteínas, carboidratos solúveis totais e prolina das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o teor dos solutos orgânicos entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam o teor dos solutos orgânicos das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

As situações de estresse podem ocasionar diversos danos às plantas, independente do período climático. A depressão periférica, entre os gradientes altimétricos, é a região com menor disponibilidade hídrica (Figura 2D). Espera-se que ocorra uma redução no teor de proteína nas espécies nesse ambiente devido ao

estresse, como observado para a *B. subclavata.* Essa redução pode ser atribuída à diminuição da síntese de proteínas e ao aumento da proteólise, que atua na degradação das proteínas de reserva (PARIDA; DAS, 2005; LECHINOSKI et al., 2007). Em contrapartida, a *C. glaucocarpum* mostrou os maiores teores de proteína na depressão periférica durante os diferentes períodos climáticos. Isso pode estar relacionado à adaptabilidade da espécie a região semiárida (Figura 13A e 13B).

Os carboidratos solúveis totais apresentaram diferença apenas no período seco (Figura 13C e 13D). A *A. leptopetala* mostrou os maiores teores no planalto sedimentar, com 199,54 mg g^{-1} MF, enquanto na depressão periférica, destacaram-se a *B. subclavata* com 123,59 mg g^{-1} MF e a *C. glaucocarpum* com 148,54 mg g^{-1} MF. Na encosta, as espécies não diferiram entre si, exibindo comportamento semelhante (Figura 13D). Considerando os gradientes altimétricos no período seco, *G. opposita* apresentou maior teor de carboidratos na encosta, com 92,79 mg g^{-1} MF, enquanto *A. leptopetala* mostrou maior teor, tanto no planalto sedimentar, quanto na encosta. As espécies *B. subclavata* e *C. glaucocarpum* não foram influenciadas em relação aos gradientes altimétricos (Figura 13D).

O aumento do teor de carboidratos observado no período seco em relação ao período chuvoso, especialmente na encosta (Figura 13C e 13D), pode caracterizar um possível mecanismo de adaptação ao estresse hídrico nesses gradientes. O aumento dos carboidratos sugere que as plantas mantiveram o nível de água nas folhas e induziram o ajustamento osmótico. Esse acúmulo pode acontecer em decorrência do aumento na biossíntese de carboidratos e/ou pela degradação de moléculas maiores (SANTELIA; LAWSON, 2016).

Em relação à prolina, foram identificadas diferenças entre as espécies florestais e os gradientes altimétricos nos diferentes períodos climáticos (Figura 13E e 13F). Em ambos os períodos, todas as espécies produziram prolina, embora em baixas concentrações. No período chuvoso, *G. opposita* e A*. leptopetala* destacaram-se na encosta, enquanto a *G. opposita* se sobressaiu na depressão periférica. A *C. glaucocarpum* apresentou menor teor de prolina no planalto sedimentar (Figura 13E). No período seco, houve um aumento na concentração de prolina em relação ao período chuvoso, com destaque para *G. opposita* e *A. leptopetala* no planalto sedimentar e na encosta, tendo a *G. opposita* também se destacado na depressão periférica (Figura 13 F).

Quanto aos gradientes altimétricos no período chuvoso, o teor de prolina em *G. opposita* e *C. glaucocarpum* não foi afetado pelas variações altimétricas. Em contrapartida, *B. subclavata* e *A. leptopetala* apresentaram suas menores concentrações na encosta e depressão periférica, respectivamente (Figura 13E). No período seco, *G. opposita, B. subclavata* e *C. glaucocarpum* apresentaram o mesmo comportamento, sem variação significativa no teor de prolina entre os gradientes altimétricos, enquanto *A. leptopetala* mostrou menor teor na depressão periférica (Figura 13F).

O acúmulo de prolina observado entre os períodos climáticos pode estar relacionado a um mecanismo de sobrevivência das espécies durante o período de estresse, provavelmente em decorrência de dois fatores: o aumento de sua síntese ou a inibição do processo de oxidação da prolina (FILIPPOU et al., 2014).

A *G. opposita* é a espécie com maior teor de prolina na depressão periférica em ambos os períodos climáticos (Figura 13E e 13F). Este fato pode indicar uma possível estratégia de tolerância as condições climáticas adversas presentes nesse gradiente altimétrico, visto que, a prolina desempenha inúmeras funções na planta, atuando como osmorregulador, estabilizador de proteínas e membranas, além da eliminação das EROs (KOŹMIŃSKA et al., 2019; MIHALJEVIĆ et al., 2021). Por outro lado, a *C. glaucocarpum* apresentou o menor teor, podendo indicar que a prolina não exerce papel fundamental para que essa espécie lide com os efeitos deletérios causados pelas alterações climáticas, que ocorrem com a mudança do gradiente altimétrico e dos períodos climáticos.

Ademais, o aumento da produção de prolina, em situações de estresse, proporciona a estabilização das membranas, evitando o vazamento de eletrólitos e mantendo a concentração das EROs em níveis normais, atuando como um antioxidativo ativo (ALAGOZ; LAJAYER; GHORBANPOUR, 2023).

Os aminoácidos apresentaram diferença entre as espécies florestais apenas no período seco (Figura 14B). A maior concentração de aminoácidos foi observada em *G. opposita* com 36,10 mg g^{-1} MF e *A. leptopetala* com 33,62 mg g^{-1} MF, seguidos por *B. subclavata* com 24,84 mg g^{-1} MF e *C. glaucocarpum* com 22,71 mg g^{-1} MF (Figura 14B). Embora no período chuvoso não tenha havido diferença, *G. opposita* com 31,09 mg g^{-1} MF e *A. leptopetala* com 33,38 mg g^{-1} MF, foram as espécies que se destacaram (Figura 14A).

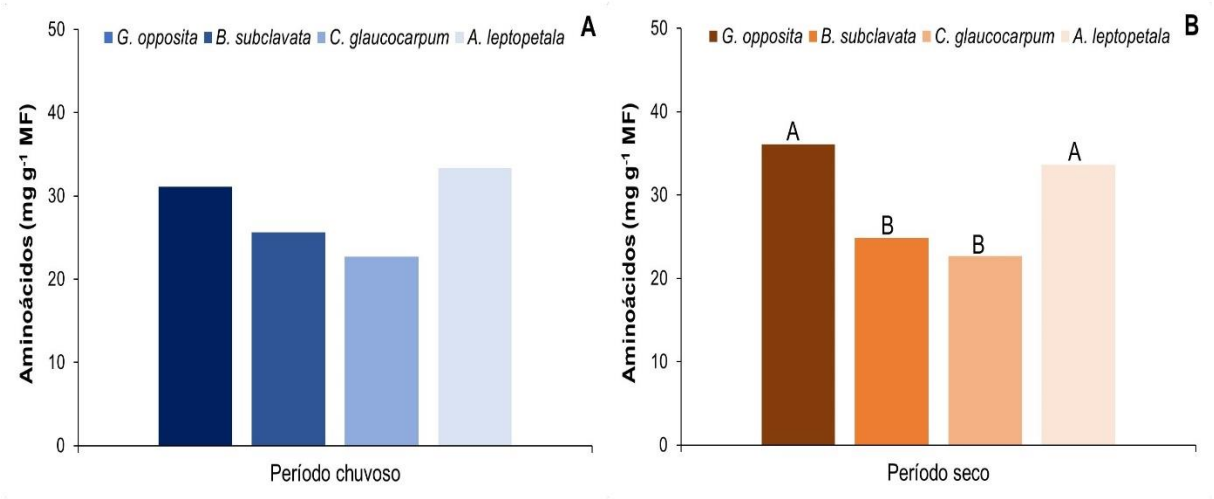

Figura 14. Concentração de aminoácidos livres totais nas espécies florestais no período chuvoso (A) e período seco (B) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

O aumento no teor de aminoácidos observado na *G. opposita* no período seco, em comparação com o período chuvoso (Figura 14B), pode estar relacionado ao aumento da atividade das enzimas proteases nessa espécie. Essas enzimas são responsáveis, tanto pelo ajuste osmótico e degradação de proteínas, quanto pelas alterações provenientes do déficit hídrico nos tecidos do floema, que podem afetar a translocação dos aminoácidos para outros órgãos da planta (SOUSA et al., 2015; KHOYERDI; SHAMSHIRI; ESTAJI, 2016).

Nas regiões semiáridas, onde a disponibilidade hídrica é reduzida, as plantas comumente acumulam aminoácidos como uma estratégia adaptativa, desempenhando papel crucial na regulação osmótica (KAUR; ASTHIR, 2015). Assim, o aumento no acúmulo de aminoácidos observado durante o período seco pode indicar que as espécies possuem uma maior capacidade de tolerar o estresse nesse período.

4.2.4 Acúmulo de malondialdeído (MDA), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e nitrato (NO_3^-)

Os resultados da ANOVA para o MDA, H_2O_2 e nitrato mostraram que os períodos climáticos apresentaram efeito significativo na interação espécie e gradiente para todas as variáveis estudadas (Tabela 10).

Tabela 10. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados do acúmulo de malonaldeído (MDA), peroxido de hidrogênio (H_2O_2) e nitrato (NO_3^-) das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

	Período chuvoso			Período seco		
FV	MDA	H_2O_2	NO_3^-	MDA	H_2O_2	NO_3^-
G[1]	13,62***	12,84***	1,68^{ns}	4,56*	4,18*	0,65^{ns}
E[2]	12,71***	29,93***	2,31^{ns}	7,53***	25,78***	5,74**
E x G	3,61**	4,79***	2,84*	5,08***	5,81***	2,37*
CV[3] (%)	22,68	15,59	19,81	25,29	14,07	19,73

[1]Gradiente altimétrico [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
*, ** e *** significativos a 5, 1 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} não significativo.

Em relação ao MDA, foram constatadas diferenças entre as espécies florestais e os gradientes altimétricos nos diferentes períodos climáticos (Figura 15A e 15B). No período chuvoso, *B.* subclavata e *A. leptopetala* apresentaram maior teor de MDA no planalto sedimentar, enquanto *B. subclavata* e *C. glaucocarpum* destacaram-se na depressão periférica. Na encosta, *G. opposita* foi a espécie com menor teor de MDA (Figura 15A). Já no período seco, *C. glaucocarpum* destacou-se tanto no planalto sedimentar quanto na encosta, enquanto na depressão periférica as espécies não diferiram entre si (Figura 15B).

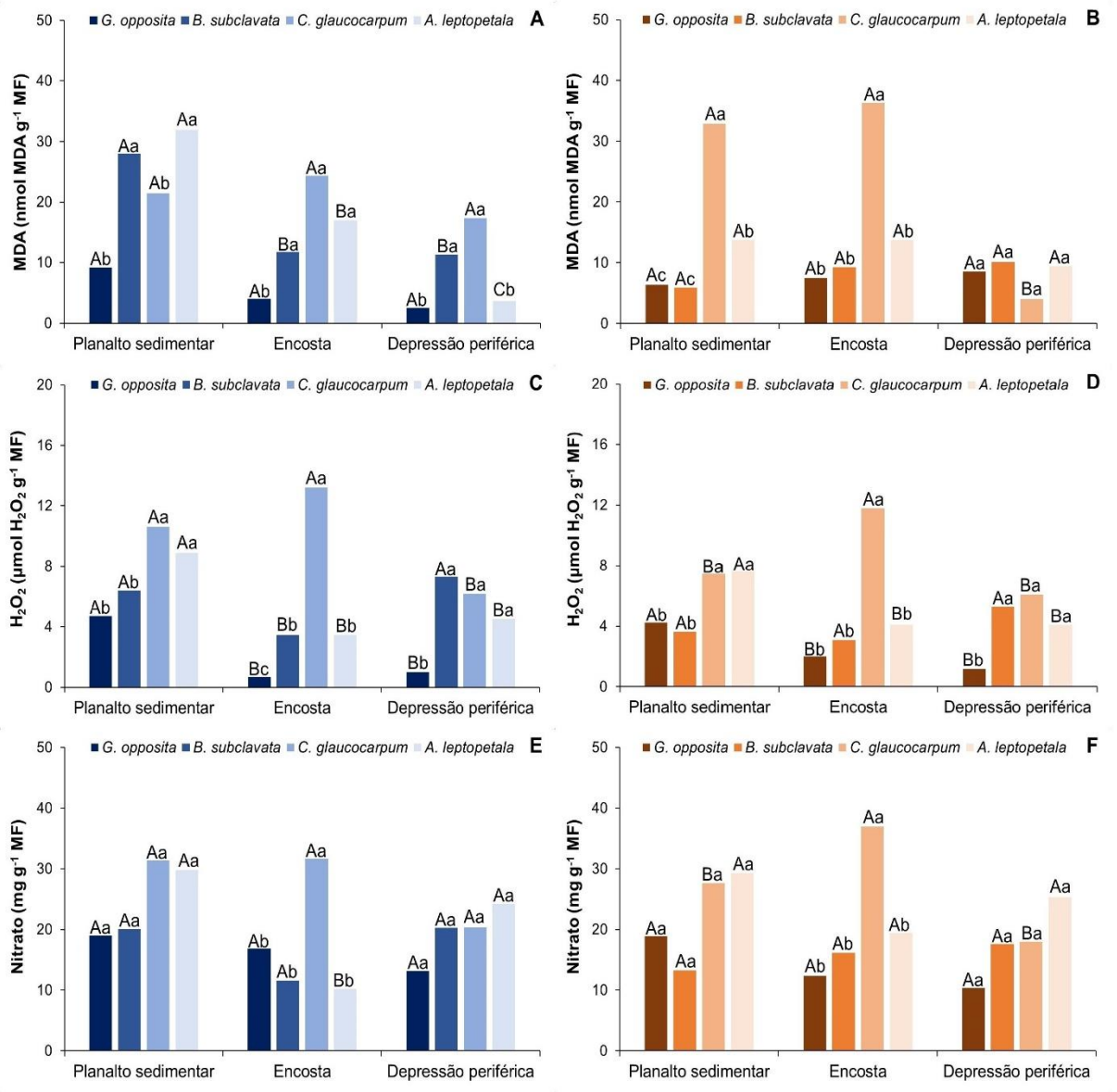

Figura 15. Teor de malondialdeído (MDA), concentração de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e nitrato das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os teores da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas compara os teores das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

Considerando os gradientes altimétricos, durante o período chuvoso, as espécies *B. subclavata* e *A. leptopetala* apresentaram os maiores teores de MDA no planalto sedimentar, com 28,03 MDA g^{-1} MF e 31,94 nmol MDA g^{-1} MF, respectivamente, enquanto o teor de MDA da *G. opposita* e *C. glaucocarpum* não foi

influenciado em relação aos gradientes altimétricos (Figura 15A). No período seco, a mudança de gradiente altimétrico não influenciou o teor de MDA em *G. opposita, B. subclavata* e *A. leptopetala.* No entanto, *C. glaucocarpum* apresentou menor teor na depressão periférica, com 4,02 nmol MDA g^{-1} MF, em comparação com as outras espécies (Figura 15B).

A *G. opposita* demonstrou menor acúmulo de MDA na encosta em comparação com as demais espécies nos dois períodos climáticos (Figura 15A e 15B). Cia et al. (2012) sugerem que esse menor acúmulo pode ser atribuído à tolerância da espécie às condições ambientais desse gradiente altimétrico.

Além disso, os danos na membrana celular são decorrentes da peroxidação lipídica causada pelas EROs. O MDA é um produto citotóxico da peroxidação lipídica, atuando como indicador de danos ao tecido em condições adversas (HALLIWELL; GUTTERIDGE, 2015). Observou-se que a espécie *C. glaucocarpum* apresentou um aumento no teor de MDA entre os períodos climáticos no planalto sedimentar e na encosta, indicando que no período seco houve maior estresse oxidativo dessa espécie nesses ambientes, o que pode ter causado danos às membranas celulares (Figura 15A e 15B).

A concentração de H_2O_2 apresentou diferenças estatísticas entre as espécies nos gradientes altimétricos durante os períodos chuvoso e seco (Figura 15C e 15D). Contudo, em ambos os períodos climáticos, as espécies apresentaram comportamento semelhante dentro dos gradientes altimétricos. *C. glaucocarpum* e *A.* leptopetala apresentaram a maior concentração de H_2O_2 no planalto sedimentar, enquanto, *C. glaucocarpum* também se destacou na encosta e *G. opposita* apresentou menor concentração na depressão periférica (Figura 15C e 15D).

No período chuvoso, *G. opposita* e *A. leptopetala* apresentaram maior concentração de H_2O_2 no planalto sedimentar, enquanto *B. subclavata* apresentou menor concentração na encosta e *C. glaucocarpum* apresentou menor concentração na depressão periférica (Figura 15C). No período seco, *G. opposita* e *A. leptopetala* mantiveram o comportamento observado no período chuvoso, destacando-se no planalto sedimentar. *C. glaucocarpum* destacou-se na encosta, enquanto *B. subclavata* não apresentou variações na concentração de H_2O_2 em relação aos gradientes altimétricos (Figura 15D).

A *C. glaucocarpum* foi a espécie que apresentou maior acúmulo de H_2O_2, especialmente no período seco. Essa alta concentração pode indicar que a espécie

esteja sob estresse devido às condições ambientais, fazendo com que o H_2O_2 atue de forma deletéria ou como mensageiro secundário, sinalizando um possível estresse (BARBOSA et al., 2014). Segundo Laxa et al. (2019), o aumento das EROs como H_2O_2, induz a peroxidação de lipídios, resultando na formação de MDA, que é o principal indicador de danos na membrana.

Em contrapartida, a *G. opposita* apresentou os menores teores de H_2O_2 nos dois períodos climáticos, principalmente na encosta e depressão periférica (Figura 15C e 15D). Em baixas concentrações, o H_2O_2 desempenha papel fundamental na sinalização de processos biológicos e fisiológicos, além de sinalizar o fechamento estomático (SOFO et al., 2015; SIERLA et al., 2016).

O nitrato apresentou diferenças entre as espécies nos gradientes altimétricos durante os períodos climáticos (Figura 15E e 15F). No período chuvoso, as médias variaram entre 10,18 e 31,70 mg g^{-1} MF, enquanto no período seco a variação foi de 10,37 a 36,95 mg g^{-1} MF (Figura 15E e 15F). Em ambos os períodos, as espécies apresentaram comportamento semelhante dentro dos gradientes altimétricos. No planalto sedimentar e na depressão periférica, as espécies não apresentaram diferenças entre si. Entretanto, na encosta, *C. glaucocarpum* apresentou concentração de nitrato superior às demais espécies (Figura 15E e 15F).

Durante o período chuvoso, as espécies *G. opposita*, *B. subclavata* e *C. glaucocarpum* não apresentaram variações na concentração de nitrato nos gradientes altimétricos. *A. leptopetala*, por outro lado, destacou-se no planalto sedimentar e depressão periférica, com 29,76 e 24,20 mg g^{-1} MF, respectivamente (Figura 15E). No período seco, observou-se um padrão semelhante ao período chuvoso. No entanto, *G. opposita*, *B. subclavata* e *A. leptopetala* não apresentaram variações na concentração de nitrato nos gradientes altimétricos, enquanto *C. glaucocarpum* destacou-se na encosta, com 36,95 mg g^{-1} MF (Figura 15F).

O acúmulo de nitrato em grandes quantidades, como observado na *C. glaucocarpum* na encosta em ambos os períodos climáticos, pode ser tóxico. Esse acúmulo pode ter ocorrido devido ao estresse relacionado às condições ambientais impostas nesse ambiente, que inibem a atuação da enzima nitrato redutase (OMENA-GARCIA et al., 2015).

A espécie *B. subclavata* apresentou um baixo teor de nitrato na encosta, no período chuvoso e seco (Figura 15E e 15F). O teor de N também foi baixo para essa espécie nesse gradiente altimétrico nos dois períodos climáticos (Figura 4A e 4B).

Sabe-se que o N é responsável pela regulação da transpiração e do fluxo de massa dos nutrientes. Uma fração do NO_3^- absorvido é assimilado nas raízes e o restante segue o fluxo transpiratório, sendo transportado via xilema até a parte aérea. A redução do NO_3^- observado nas plantas pode ter ocorrido devido à diminuição do fluxo de água na corrente transpiratória, possivelmente resultando na diminuição da transpiração e fluxo de NO_3^- para as folhas (ALVES, 2010; MATIMATI; VERBOOM; CRAMER, 2014).

4.2.5 Enzimas antioxidantes

A análise de variância (ANOVA) para as enzimas antioxidantes das espécies florestais nos diferentes gradientes altimétricos nos dois períodos climáticos mostrou efeito significativo para APX, CAT e SOD em função da interação entre espécie e gradiente, tanto no período chuvoso, quanto no período seco (Tabela 11).

Tabela 11. Valores de F da análise da variância (ANOVA) e coeficiente de variação dos dados das enzimas antioxidantes das espécies florestais e gradientes altimétricos nos períodos chuvoso e seco na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil.

	Período chuvoso			**Período seco**		
FV	APX	CAT	SOD	APX	CAT	SOD
G[1]	13,55***	19,08***	1,74^{ns}	8,16***	6,19**	0,78^{ns}
E[2]	4,36**	1,02^{ns}	12,01***	13,54***	2,67^{ns}	13,44***
E x G	6,09***	8,08***	5,39***	5,68***	3,93**	2,77*
CV[3] (%)	19,60	18,47	28,33	20,05	26,00	26,87

[1]Gradiente altimétrico [2]Espécie florestal; [3]Coeficiente de variação.
*, ** e *** significativos a 5, 1 e 0,1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} não significativo.

As enzimas antioxidantes possuem papel fundamental na homeostase do H_2O_2, prevenindo as células dos danos oxidativos. A variação na atividade enzimática é o principal mecanismo de tolerância ao estresse nas plantas (REN et al., 2020; DENAXA; DAMVAKARIS; ROUSSOS, 2020).

As enzimas antioxidantes apresentaram comportamento diferente entre as espécies nos gradientes altimétricos ao longo dos períodos climáticos (Figura 16). A atividade da APX das espécies se comportou de forma semelhante nos dois períodos

climáticos (Figura 16A e 16B). Em *G. opposita*, a atividade da APX não foi influenciada pelos gradientes altimétricos. Já *B. subclavata* mostrou maior atividade na depressão periférica, enquanto *C. glaucocarpum* teve sua maior atividade no planalto sedimentar. *A. leptopetala* apresentou menor atividade na encosta, tanto no período seco, quanto no período chuvoso (Figura 16A e 16B).

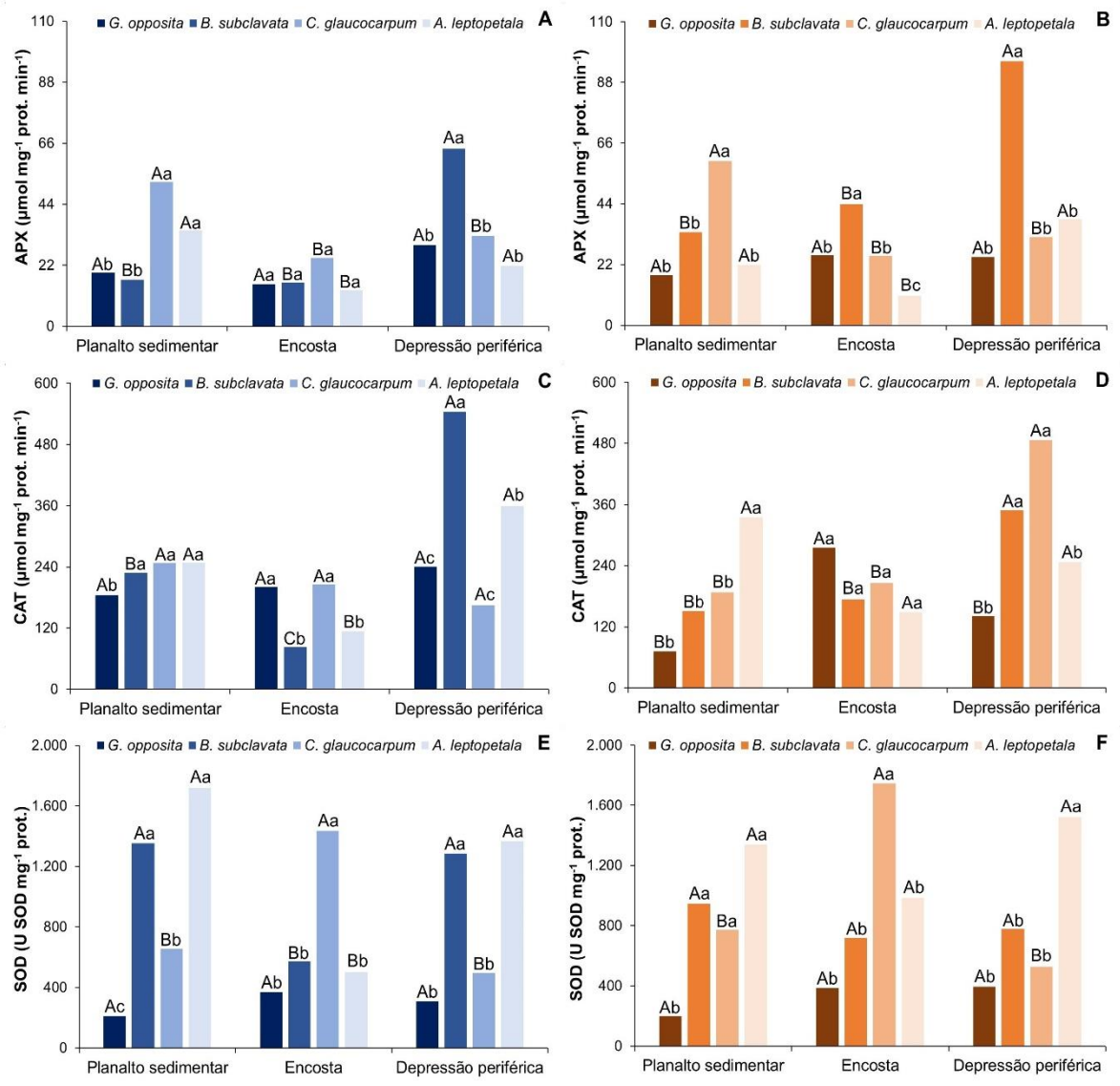

Figura 16. Atividade enzimática da APX, CAT e SOD das espécies florestais em diferentes gradientes altimétricos no período chuvoso (A, C e E) e período seco (B, D e F) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Médias representadas por letras maiúsculas ou minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam a atividade enzimática da espécie entre os gradientes altimétricos e letras minúsculas comparam a atividade enzimática das espécies dentro de cada gradiente altimétrico.

No período chuvoso, considerando os gradientes altimétricos, as espécies *C. glaucocarpum* e *A. leptopetala* destacaram-se no planalto sedimentar, com 51,94 µmol mg^{-1} prot. min^{-1} e 34,49 µmol mg^{-1} prot. min^{-1}, respectivamente. Na encosta, as espécies apresentaram comportamento semelhante, enquanto na depressão periférica, *B. subclavata* foi a que se destacou (Figura 16A). Já no período seco, *C. glaucocarpum* manteve-se em destaque no planalto sedimentar, enquanto *B. subclavata* apresentou maior atividade, tanto na encosta, quanto na depressão periférica, com 43,88 µmol mg^{-1} prot. min^{-1} e 95,68 µmol mg^{-1} prot. min^{-1}, respectivamente (Figura 16B). Observou-se, ainda, que as espécies aumentaram sua atividade enzimática no período seco, em comparação ao período chuvoso.

A APX é responsável pela rápida eliminação do H_2O_2, devido sua alta afinidade com o composto, possibilitando sua eliminação, mesmo que esteja em baixas concentrações (BARBOSA; SOUZA; NASCIMENTO, 2023). Embora a atividade de APX das espécies tenha sido baixa na encosta, em ambos os períodos climáticos (Figura 16A e 16B), pode ter sido suficiente na eliminação do H_2O_2, evitando a ocorrência de danos fotoquímicos decorrentes do aumento no teor de H_2O_2. Isso é evidenciado pela menor concentração de H_2O_2 observada nesse gradiente altimétrico, exceto para a *C. glaucocarpum* (Figura 15C e 15D).

Além disso, o aumento da atividade de APX observado em *B. subclavata* na depressão periférica no período seco (Figura 16B), possivelmente ocorreu como um mecanismo de defesa da espécie contra o estresse oxidativo induzido pelas EROs, desencadeado pelas mudanças climáticas na região (NAING; KIM, 2021). A APX desempenha papel fundamental na desintoxicação do H_2O_2 e esse aumento sugere a capacidade dessa espécie em combater os radicais livres, prevenindo-a de danos mais graves (OLIVEIRA NETO et al., 2018).

A atividade da CAT, entre as espécies, nos gradientes altimétricos durante o período chuvoso, mostrou que, no planalto sedimentar a *G. opposita* apresentou menor atividade. Na encosta, *G. opposita* e *C. glaucocarpum* apresentaram maior atividade, com 200,56 e 205,27 µmol mg^{-1} prot. min^{-1}, respectivamente. Na depressão periférica, *B. subclavata* destacou-se com 544,54 µmol mg^{-1} prot. min^{-1} (Figura 16C). No período seco, observou-se um aumento na atividade da CAT em algumas espécies, como *A. leptopetala* no planalto sedimentar, com 335,37 µmol mg^{-1} prot. min^{-1}. Na encosta, as espécies não apresentaram diferença, enquanto na depressão periférica, *B. subclavata* e *C. glaucocarpum* exibiram maior atividade enzimática, com

349,04 µmol mg^{-1} prot. min^{-1} e 486,44 µmol mg^{-1} prot. min^{-1}, respectivamente (Figura 16D).

Por outro lado, a atividade de CAT das espécies variou entre os gradientes altimétricos. No período chuvoso, *G. opposita* e *A. leptopetala* mantiveram comportamento constante, sem variações em sua atividade enzimática, conforme a mudança altimétrica. Já *B. subclavata* apresentou maior atividade na depressão periférica e *A. leptopetala* menor atividade na encosta (Figura 16C). No período seco, *B. subclavata* e *C. glaucocarpum* apresentaram maior atividade na depressão periférica, enquanto *G. opposita* na encosta. *A. leptopetala* não apresentou comportamento diferente com a mudança de gradiente altimétrico (Figura 16D).

Em ambientes sob déficit hídrico, como a Caatinga, a CAT é uma enzima fundamental para as espécies, especialmente no período seco, pois é eficaz na decomposição do H_2O_2, convertendo-o em H_2O e O_2. Dessa forma, a CAT remove as EROS, evitando o dano oxidativo resultante do estresse nas plantas (SOFO et al., 2015; IGHODARO; AKINLOYE, 2018).

O aumento da atividade da CAT nas espécies no período seco (Figura 16B), indica um possível aumento na fotorrespiração, atuando como mecanismo de defesa na prevenção de danos fotoxidativos ao aparato fotossintético, resultando na redução do H_2O_2 (CATOLA et al., 2016). Contudo, observou-se que em algumas espécies ocorreu o inverso, uma diminuição da atividade da CAT no período seco e um aumento da concentração de H_2O_2, indicando que essa enzima não foi suficiente na remoção do H_2O_2.

Ademais, a eficiência da atividade enzimática da APX e CAT desempenha papel fundamental na avaliação da suscetibilidade das plantas à peroxidação lipídica. A diminuição dessas atividades pode resultar no aumento da peroxidação lipídica, causada por radicais livres (KAHLI et al., 2021).

A atividade da SOD apresentou diferenças estatísticas entre as espécies ao longo dos gradientes altimétricos nos diferentes períodos climáticos (Figura 16E e 16F). No período chuvoso, as espécies *B. subclavata* e *A. leptopetala* atingiram o pico de atividade no planalto sedimentar e na depressão periférica, enquanto *C. glaucocarpum* se destacou na encosta. (Figura 16E). No período seco, *G.* opposita apresentou menor atividade enzimática no planalto sedimentar, enquanto *C. glaucocarpum* teve maior atividade na encosta, com 1.745,33 U SOD mg^{-1} proteína, e

A. leptopetala na depressão periférica, com 1.520,78 U SOD mg^{-1} proteína (Figura 16F).

As espécies mostraram comportamentos diferentes entre os gradientes altimétricos e os períodos climáticos. No período chuvoso, a atividade de SOD na *G. opposita* não foi influenciada pela variação altimétrica. A espécie *C. glaucocarpum* apresentou maior atividade na encosta, enquanto *B. subclavata* e *A. leptopetala* tiveram sua menor atividade nesse gradiente altimétrico (Figura 16E). Já no período seco, *C. glaucocarpum* manteve sua maior atividade na encosta, e as demais espécies não apresentaram diferença na atividade enzimática ao longo dos gradientes altimétricos (Figura 16F).

C. glaucocarpum apresentou um aumento na atividade da SOD na encosta durante o período seco (Figura 16F), não sendo acompanhado pela atividade de APX e CAT (Figura 16B e 16D), resultando em um maior acúmulo de H_2O_2 (Figura 15D). A SOD atua na dismutação do radical superóxido ($^{\cdot}O_2^-$), gerando o H_2O_2. O aumento na SOD observado nessa espécie pode ter causado o acúmulo de H_2O_2, que não foi controlado pelas enzimas APX e CAT, ocasionando à formação de outras EROs (SEWELAM; KAZAN; SCHENK, 2016; DU et al., 2019).

A *B. subclavata* apresentou um aumento da atividade das enzimas antioxidantes na encosta nos períodos chuvoso e seco (Figura 16), classificando-a como uma espécie resiliente, adaptada às condições climáticas que ocorrem nesse gradiente altimétrico. A alta produção dessas enzimas refletiram em menores níveis de MDA e H_2O_2 (Figura 15), indicando que o sistema antioxidante dessa espécie atua de forma eficiente, independentemente do período climático.

As espécies apresentaram comportamentos distintos das enzimas antioxidantes em relação aos gradientes altimétricos nos períodos climáticos. Para as plantas, é de fundamental importância a disponibilidade dos mecanismos que controlem os níveis de EROS em seus compartimentos celulares, pois o estresse hídrico ativa os mecanismos de proteção, como o sistema antioxidativo, formado pelas enzimas APX, CAT e SOD (TIAN et al., 2016).

4.3 Interações nutricionais e metabólicas

Os coeficientes de correlação de Pearson (r) obtidos entre variáveis nutricionais e as variáveis metabólicas das espécies florestais nos gradientes altimétricos,

apresentaram correlações significativas (p ≤ 0,05), indicando a existência de uma relação linear entre as variáveis estudadas (Figura 17).

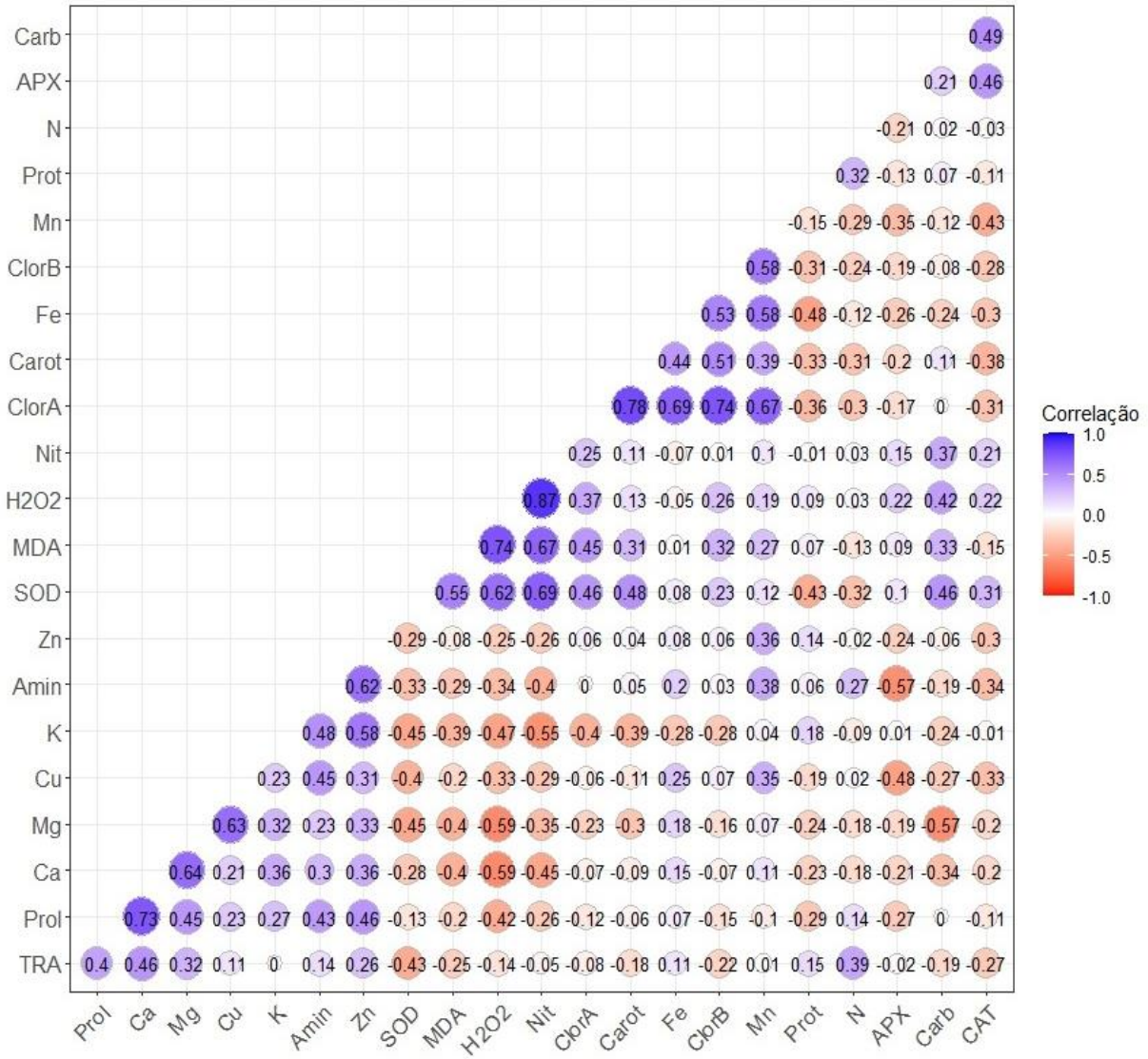

Figura 17. Coeficiente de correlação de Pearson (r) entre variáveis nutricionais e variáveis metabólicas das espécies florestais nos gradientes altimétricos na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Em que: Carb.: Carboidratos; Prot.: Proteínas; ClorA: Clorofila A; ClorB: Clorofila B; Carot.: Carotenoides; Nit.: Nitrato; H_2O_2: Peróxido de hidrogênio; MDA: Malondialdeído; Amin.: Aminoácidos; Prol.: Prolina; TRA: Teor relativo de água; APX: Enzima ascorbato peroxidase; CAT: Enzima catalase; SOD: Enzima superóxido dismutase; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio; N: Nitrogênio; K: Potássio; Cu: Cobre; Fe: Ferro; Mn: Manganês; Zn: Zinco.

As variáveis nutricionais apresentaram correlações positivas e negativas com as variáveis metabólicas, com exceção do N que não apresentou correlação com nenhuma variável metabólica. As correlações entre os macronutrientes e variáveis metabólicas foram moderadas positivas para Ca e TRA (0,46), Mg e prolina (0,45), K e aminoácidos (0,48), exceto para Ca e prolina (0,73) que obteve uma correlação forte. As correlações moderadas negativas foram observadas para Ca e MDA (-0,40), Ca e H_2O_2 (-0,59), Ca e nitrato (-0,45), Mg e SOD (-0,45), Mg e carboidratos (-0,57), Mg e MDA (-0,40), Mg e H_2O_2 (-0,59), K e clorofila A (-0,40), K e SOD (-0,45), K e H_2O_2 (-0,47), K e nitrato (-0,55) (Figura 17).

Os micronutrientes apresentaram correlação com alguma variável metabólica, seja ela positiva ou negativa. Destacando-se as seguintes correlações: Cu e aminoácidos (0,45), Cu e APX (-0,48), Cu e SOD (-0,40), Zn e aminoácidos (0,62), Zn e prolina (0,46), Fe e clorofila A (0,69), Fe e clorofila B (0,53), Fe e carotenoides (0,44), Fe e proteína (-0,48), Mn e clorofila A (0,67), Mn e clorofila B (0,58) e Mn e CAT (-0,43) (Figura 17).

Os nutrientes, seja macro ou micronutriente, são essenciais para as plantas desempenharem múltiplas funções no metabolismo vegetal, atuando na estrutura vegetal e na osmorregulação celular, tornando-se indispensáveis no seu crescimento e desenvolvimento, além de sua adaptação as condições adversas encontradas nos ecossistemas florestais (TAIZ et al., 2021).

As variáveis metabólicas apresentaram correlações fortes e moderadas entre si (Figura 17). A clorofila A apresentou forte correlação com a clorofila B (0,74) e carotenoides (0,78), além disso, observou-se que os carotenoides apresentaram correlação apenas com a clorofila B (0,51). Com isso, podemos inferir que o aumento dos pigmentos de uma clorofila está associado ao aumento da outra e, consequentemente, dos carotenoides, no entanto, para os carotenoides ocorre principalmente com o aumento da clorofila B (Figura 17).

Observou-se correlação positiva e forte entre H_2O_2 e MDA (0,74) e entre H_2O_2 e nitrato (0,87), além disso, o MDA apresentou correlação positiva e moderada com o nitrato (0,67), indicando que eles atuam em conjunto e conforme há o aumento de uma das variáveis a outra, consequentemente, irá aumentar (Figura 17). A forte correlação entre o H_2O_2 e MDA pode ser explicada pelas alterações que ocorrem no sistema redox das plantas devido ao estresse oxidativo. Esse estresse promove o

aumento do H_2O_2, o que, por sua vez, aumenta a peroxidação lipídica, em que seu principal produto é o MDA (DEMIDCHIK, 2015).

As enzimas antioxidantes se correlacionaram com outras variáveis metabólicas. A SOD apresentou correlação moderada e positiva para o MDA (0,55), H_2O_2 (0,62) e Nitrato (0,69), indicando que o aumento da SOD acarreta o aumento dessas variáveis. A SOD é uma enzima importante para que as plantas possam tolerar condições deletérias, responsável pela eliminação de radicais livres, atuando na decomposição do superóxido em H_2O_2. Portanto, quando aumenta a atividade da SOD há aumento na produção de H_2O_2 (NUNES; VIANA; MACHADO NETO, 2015). A SOD também apresentou correlação positiva e moderada com a clorofila A (0,46), os carotenoides (0,48) e carboidratos (0,46), além de correlação negativa e moderada com as proteínas (-0,43) (Figura 17).

A APX e CAT apresentaram uma correlação moderada e positiva (0,46), ou seja, conforme a APX aumenta ocorre o aumento da CAT. Essas enzimas atuam em conjunto na redução de danos fotoxidativos, desempenhando importante papel na diminuição da peroxidação lipídica. Além disso, a CAT apresentou correlação positiva e moderada nos carboidratos (0,49) e a APX correlação negativa e moderada nos aminoácidos (-0,57) (Figura 17).

A análise de componentes principais (PCA), forneceu uma visão clara das associações que ocorrem entre os grupos estudados (gradientes altimétricos e espécies florestais) baseada nas variáveis nutricionais e metabólicas, destacando as diferenças significativas nas características desses grupos, explicando conjuntamente 53,4% da variação dos dados. O primeiro eixo (PCA 1) explicou 32,5% da variância, enquanto o segundo eixo (PCA 2) foi responsável por 20,9% da variância (Figura 18).

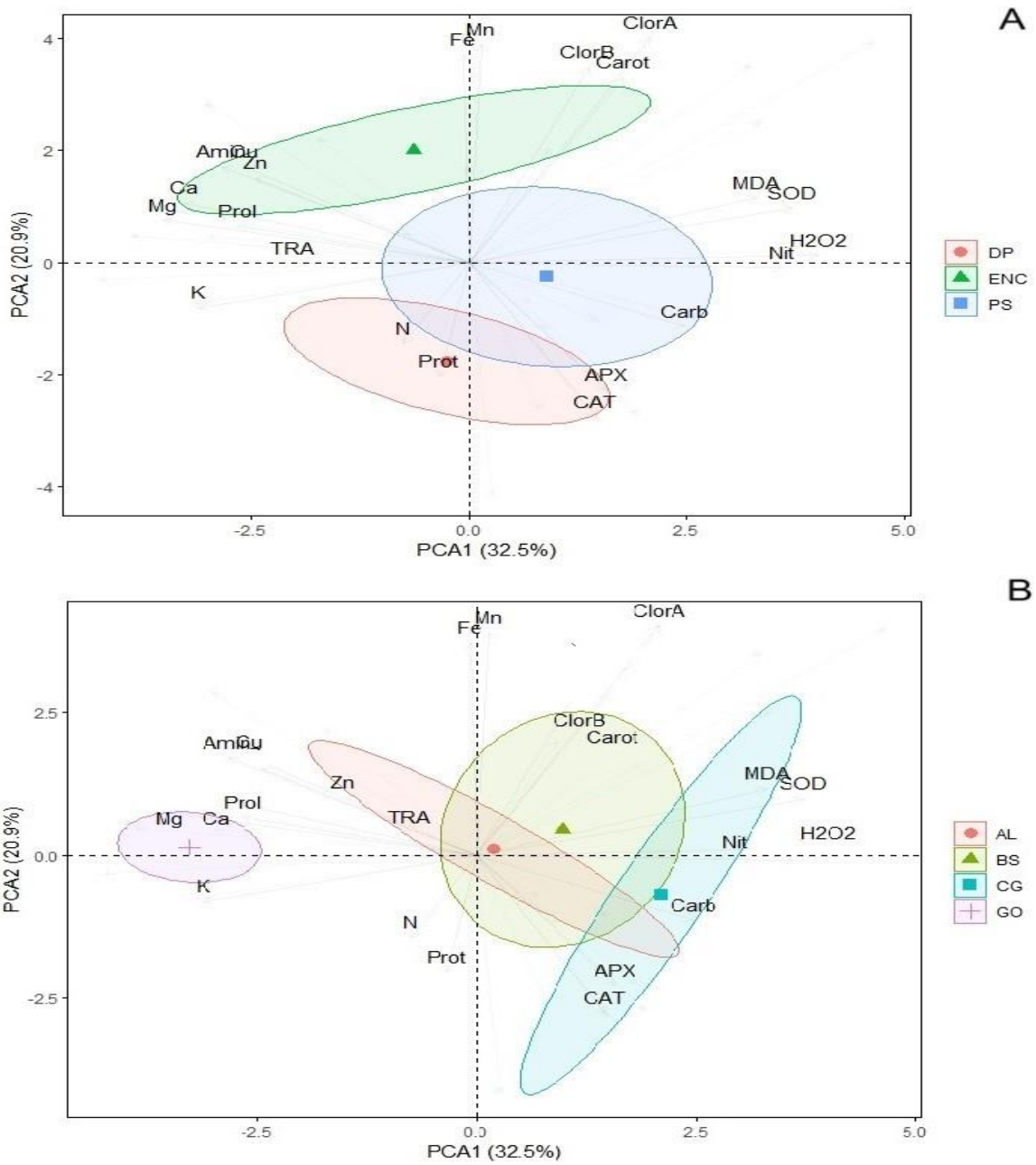

Figura 18. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis nutricionais e variáveis metabólicas em resposta aos gradientes altimétricos (a) e as espécies florestais (b) na Chapada do Araripe, Pernambuco, Brasil. Em que: DP: Depressão periférica; ENC: Encosta; PS: Planalto sedimentar; AL: *A. leptopetala*; BS: *B. subclavata*; CG: *C. glaucocarpum*; GO: *G. opposita*; Carb.: Carboidratos; Prot.: Proteínas; ClorA: Clorofila A; ClorB: Clorofila B; Carot.: Carotenoides; Nit.: Nitrato; H_2O_2: Peróxido de hidrogênio; MDA: Malondialdeído; Amin.: Aminoácidos; Prol.: Prolina; TRA: Teor relativo de água; APX: Enzima ascorbato peroxidase; CAT: Enzima catalase; SOD: Enzima superóxido dismutase; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio; N: Nitrogênio; K: Potássio; Cu: Cobre; Fe: Ferro; Mn: Manganês; Zn: Zinco.

A interpretação dos eixos da PCA permite uma melhor compreensão dos processos metabólicos e nutricionais subjacentes entre os gradientes altimétricos. No primeiro eixo, o planalto sedimentar mostrou uma forte associação com os carboidratos, sugerindo que os indivíduos encontrados nesse gradiente altimétrico podem estar envolvidos em processos que exigem alta disponibilidade de energia rápida que é fornecida pelos carboidratos (Figura 18A).

No segundo eixo, a depressão periférica está correlacionada com o N e proteínas, além das enzimas antioxidantes APX e CAT. A encosta, por sua vez, é o gradiente altimétrico que dispõe de maior correlação com as variáveis nutricionais, caracterizada por níveis elevados de Ca, Mg, Cu, Zn e variáveis metabólicas como aminoácidos e prolina (Figura 18A).

Observando a PCA para as espécies florestais (Figura 18B), no primeiro eixo, a espécie *B. subclavata* foi caracterizada por altos níveis de clorofila A, clorofila B e carotenoides, indicando que essa espécie apresenta uma forte associação com os processos fotossintéticos. A espécie *C. glaucocarpum* está associada as enzimas antioxidantes, como a APX e CAT, além de carboidratos, nitrato e MDA. A maior associação observada com o MDA e as enzimas antioxidantes, sugere que essa espécie aciona seus mecanismos de defesa quando ocorre algum estresse, para evitar danos na membrana.

No segundo eixo, a espécie *G. opposita* está associada a presença de K, Mg e Ca, elementos essenciais para a fotossíntese e sinalização celular, indicando um papel fundamental no crescimento e desenvolvimento dessa espécie. Já a *A. leptopetala* está associada ao Zn e TRA. A maior associação com o TRA sugere a tolerância dessa espécie em ambientes com condições adversas, demonstrando uma maior capacidade de absorção de água nos eventos chuvosos, mantendo, assim, suas células turgidas (Figura 18B).

As espécies *G. opposita* e *A. leptopetala* mostraram uma associação com os nutrientes, não observado nas demais espécies (Figura 18B). Isso sugere que essas duas espécies possuem características nutricionais distintas, como maior capacidade de absorção desses nutrientes, resultando em um maior teor nutricional.

Os resultados da PCA revelam uma complexa interação entre as diferentes espécies florestais e suas necessidades nutricionais e metabólicas. Cada espécie parece ter se adaptado e desenvolvido funções específicas, desde a fotossíntese intensiva com a *B. subclavata* até a gestão do estresse oxidativo, através das enzimas

antioxidantes com a *C. glaucocarpum* e o suporte ao crescimento e desenvolvimento celular observado nas espécies *G. opposita* e *A. leptopetala*. Esta análise ajuda a compreender melhor como as espécies florestais otimizam seu metabolismo e nutrição para prosperar em seus ambientes específicos.

5. CONCLUSÕES

A dinâmica nutricional variou entre os gradientes altimétricos nos períodos climáticos, mostrando que as espécies apresentam comportamento distinto em relação ao ambiente em que está inserida.

Dentre os gradientes altimétricos, as espécies locadas no planalto sedimentar e na depressão periférica apresentaram maior eficiência nutricional quando comparadas com as espécies locadas na encosta nos dois períodos climáticos, exceto para o N. As espécies *B. subclavata*, *C. glaucocarpum* e *A. leptopetala* mostraram-se eficientes nutricionalmente em todos os gradientes altimétricos. Dessa forma, essas espécies desempenham papel fundamental no equilíbrio e na ciclagem de nutrientes nos gradientes altimétricos, podendo ser utilizadas em projetos de reflorestamento de áreas que dispõem das mesmas características nutricionais.

As espécies desenvolveram estratégias metabólicas que lhes permitiram tolerar e sobreviver as condições adversas que ocorrem nesses ambientes, independente do gradiente altimétrico, durante todo o ano.

Diferentes mecanismos de adaptação das espécies aos gradientes altimétricos foram observados durante os períodos climáticos, incluindo a manutenção do TRA, dos pigmentos fotossintéticos e solutos orgânicos. O aumento do TRA no período seco proveniente das chuvas atípicas na região, mostra a capacidade das espécies em ajustar o TRA e potencial hídrico refletindo em estratégias adaptativas na região semiárida. Além disso, constatou-se uma variação na atividade das enzimas antioxidantes, sugerindo que as espécies apresentam sensibilidade ao estresse.

A depressão periférica apresentou condições meteorológicas mais severas dentre os gradientes altimétricos. Portanto, observou-se uma maior retenção de água e atividade enzimática nesse gradiente, mostrando que as espécies foram mais eficientes nas estratégias de defesa antioxidante, mantendo os níveis das EROs e do MDA mais baixos, além de destacar a importância dos mecanismos adaptativos em condições adversas.

Ademais, percebeu-se que as variáveis nutricionais influenciaram diretamente os processos metabólicos das espécies florestais, independente do gradiente altimétrico e período climático, mostrando o quão indispensáveis são os nutrientes para o crescimento e desenvolvimento, além da adaptabilidade das espécies aos diferentes ambientes.

REFERÊNCIAS

AFIYANTI, M.; CHEN, H. J. Catalase activity is modulated by calcium and calmodulin in detached mature leaves of sweet potato. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 171, n. 1, p. 35 – 47, 2014.

AHRAR, M. et al. Phenotypic differences determine drought stress responses in ecotypes of *Arundo donax* adapted to different environments. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 68, n. 9, p. 2439 – 2451, 2017.

ALAGOZ, S. M.; LAJAYER, B. A.; GHORBANPOUR, M. Proline and soluble carbohydrates biosynthesis and their roles in plants under abiotic stresses. **Plant Stress Mitigators**, [S. l.], v. 1, n. 1, p. 169 – 185, 2023.

ALBUQUERQUE, M. P. F et al. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 48, n. 1, p. 9 – 16, 2013.

ALBUQUERQUE, A. S. et al. Efficiency of biological utilization of micronutrients by forests species in Hypoxerophytic Caatinga**. Floresta e Ambiente**, Seropédica, v. 25, n. 4, p. 1 – 10, 2018.

ALCÂNTARA, M. C. et al. Ethnobotany and managment of *Dimorphandra gardneriana* in a protected area of Chapada do Araripe semiarid Ceará, Northeastern Brazil. **Environmental Management**, [S. l.], v. 65, n. 3, p. 420 – 432, 2020.

ALEXANDRE, J. R. et al. Zinco e ferro: de micronutrientes a contaminantes do solo. **Natureza Online**, Santa Teresa, v. 10, n. 1, p. 23 – 28, 2012.

ALEXIEVA, V. et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 24, n. 12, p. 1337 – 1344, 2001.

ALLOWAY, B. J. **Heavy metals in soils:** Trace metals and metalloids in soils and their bioavailability. 3 e. Springer Science & Business Media, 2013. 614 p.

ALMEIDA, C. L.; CARVALHO, T. R. A.; ARAÚJO, J. C. Leaf area index of Caatinga biome and its relationship with hydrological and spectral variables. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 279, n. 1, p. 1 – 9, 2019.

ALVARES, C. A. et al. Gerd Sparovek. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 22, n. 6, p.711 – 728, 2013.

ALVES, G. A. R. **Aspectos ecofisiológicos, bioquímicos e crescimento de plantas jovens de ipê-amarelo (*Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nicholson) em condições de déficit hídrico e alagamento**. 2010. 73 f. Tese (Doutorado em Ciências Agrárias/Agroecossistemas da Amazônia) – Universidade Federal Rural da Amazônia, 2010.

ALVES, A. R. et al. Conteúdo de nutrientes na biomassa e eficiência nutricional de espécies da Caatinga. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 2, p. 377 – 390, 2017.

ALVES, A. R. et al. Nutrientes na biomassa aérea e na serapilheira em áreas de caatinga em Floresta, PE. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 37, n. 92, p. 413 – 420, 2017.

AMORIM, L. D. M. et al. Fabaceae na Floresta Nacional (FLONA) de Assú, semiárido potiguar, nordeste do Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 67, n. 1, p. 105 – 123, 2016.

ANJUM, S. A. et al. Effect of progressive drought stress on growth, leaf gas exchange, and production in two maize cultivars. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 23, n.1, p. 17132 – 17141, 2016.

APAC – AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA. **Boletim do clima: síntese climática.** 2023. Disponível em: <http://old.apac.pe.gov.br/meteorologia/monitoramento-pluvio.php>**.** Acesso em: 05 ago. 2023.

ARANJUELO, I et al. Plant physiology and proteomics reveals the leaf response to drought in alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 62, n. 1, p. 111 – 123, 2011.

ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R.; SHEPHERD, G. J.; Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 59, n. 4, p. 663 – 678, 1999.

ARAÚJO, S. D. A região semiárida do nordeste do Brasil: questões ambientais e possibilidades de uso sustentável dos recursos. **Revista Rios Eletrônica**, Paulo Afonso, v. 5, n. 5, p. 89 – 98, 2011.

ARAÚJO, F. S. et al. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, n. 2, p. 341 – 366, 2011.

ARAÚJO, S. M. S.; MARTINS, L. A. M. A indústria extrativa mineral do polo gesseiro do Araripe e seus impactos socioambientais. **Revista de Geografia**, Recife, v. 29, n. 1, p. 91 – 112, 2012.

ARAÚJO JÚNIOR, G. N et al. Estresse hídrico em plantas forrageiras: uma revisão. **Pubvet**, Londrina, v. 13, n. 1, p. 1 – 10, 2019.

ARBONA, V. et al. Metabolomics as a tool to investigate abiotic stress tolerance in plants. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 14, n. 3, p. 4885 – 4911, 2013.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. **Plant Physiology**, Rockville, v.24, n.1, p.1 – 15, 1949.

ARRUDA, D. M. et al. Landforms and soil attributes determine the vegetation structure in the Brazilian semiarid. **Folia Geobotanica**, Praha, v. 50, n. 3, p. 175 – 184, 2015.

ARVE, L. E. et al. Stomatal responses to drought stress and air humidity. In: SHANKER, A. K.; VENKATESWARLU, B. (Eds.). **Abiotic stress in plants – mechanisms and adaptations.** Rijeka: In Tech, 2011. 267 – 280 p.

ASHRAFI-DEHKORDI, E. et al. Meta-analysis of transcriptomic responses to biotic and abiotic stress in tomato. **PeerJ – Life & Environment**, [S. l.], v. 6, e. 4631, p. 1 – 22, 2018.

AZEVEDO, R. A. et al. Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 104, n. 2, p. 280 – 292, 1998.

BARBOSA, M. R. et al. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, n. 3, p. 453 – 460, 2014.

BARBOSA, M. D. et al. Nutrient stock and nutritional efficiency of woody species in dry tropical forest as reforestation indicators. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 66, n. 5, p. 387 – 394, 2019.

BARBOSA, M. R.; SOUZA, L. M.; NASCIMENTO, K. R. P. ROS e o estresse oxidativo por seca em plantas. **Multidisciplinary Sciences Reports**, Rio de Janeiro, v. 3, n. 3, p. 1 – 17, 2023.

BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 44, n. 1, p. 192 – 198, 2013.

BARROS, J. P. A. et al. Partitioning and modeling of biomass in caatinga legume seedlings in different water conditions. **Floresta e Ambiente**, Seropédica, v. 26, n. 4, p. 1 – 10, 2019.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, Hague, v. 39, n. 1, p. 205 – 207, 1973.

BATTIE-LACLAU, P. et al. Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in *Eucalyptus grandis* trees. **Plant and soil**, Hague, v. 371, n. 1, p. 19 – 35, 2013.

BEGARA-MORALES, J. C. et al. Dual regulation of cytosolic ascorbate peroxidase (APX) by tyrosine nitration and S-nitrosylation. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 65, n. 2, p. 527 – 538, 2013.

BELLO, F. et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. **Ecography**, Copenhagen, v. 36, n. 3, p. 393 – 402, 2013.

BEZERRA NETO, E.; BARRETO, L. P. **Métodos de análises químicas em plantas**. Recife – PE: Imprensa Universitária da UFRPE, 2004. 149 p.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, San Diego, v. 72, n. 1, p. 248 – 254, 1976.

BRAGA, R. A. P. As águas invisíveis nos rios intermitentes. In: BRAGA, R. A. P. (Org.). **Águas de areia**. Recife: Clã, 2016. 144 p.

BRAND, M. A. Potencial de uso da biomassa florestal da caatinga, sob manejo sustentável, para geração de energia. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 1, p. 117 – 127, 2017.

BRILLI, F. et al. Root colonization by *Pseudomonas chlororaphis* primes tomato (*Lycopersicum esculentum*) plants for enhanced tolerance to water stress. **Journal of Plant Physiology,** Jena, v. 232, n. 1, p. 82 – 93, 2019.

BRITO, N. D. S. et al. Drought response strategies for deciduous species in the semiarid Caatinga derived from the interdependence of anatomical, phenological and bio-hydraulic attributes. **Flora**, [S. l.], v. 288, n. 1, p. 1 – 11, 2022.

BRODIBB, T. J.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant Physiology**, Rockville, v. 149, n. 1, p. 575 – 584, 2009.

BÜNDCHEN, M. et al. Status nutricional e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas da floresta subtropical no sul do Brasil. **Scientia Florestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 98, p. 227 – 236, 2013.

BUTZ, P. et al. Tree responses to moisture fluctuations in a neotropical dry forest as potential climate change indicators. **Ecological indicators**, Amsterdã, v. 83, n. 1, p. 559 – 571, 2017.

CAPELARI, É. F. et al. Transcriptional profiling and physiological responses reveal new insights into drought tolerance in a semiarid adapted species, *Anacardium occidentale*. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 23, n. 3, p. 1074 – 1085, 2021.

CARLIN, S. D.; RHEIN, A. F. L.; SANTOS, D. M. M. Efeito simultâneo da deficiência hídrica e do alumínio toxico no solo na cultivar IAC91-5155 de cana-de-açúcar. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 33, n. 2, p. 553 – 564, 2012.

CARMODY, M. et al. ROS signaling in a destabilized world: a molecular understanding of climate change. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 203, n. 1, p. 69 – 83, 2016.

CASARETTO, J. A. et al. Expression of OsMYB55 in maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance. **BMC Genomics,** [S. l.], v. 17, n. 1, p. 1 – 15, 2016.

CATALDO, D. A. et al. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Athens, v. 6, n. 1, p. 71 – 80, 1975.

CATOLA, S. et al. Physiological and metabolomic analysis of *Punica granatum* (L.) under drought stress. **Planta**, New York, v. 243, n. 1, p. 441 – 449, 2016.

CAVERZAN, A.; CASASSOLA, A.; BRAMMER, S. P. Reactive oxygen species and antioxidant enzymes involved in plant tolerance to stress. In: SHANKER, A.; SHANKER, C. (Eds.). **Abiotic and biotic Stress in Plants - Recent Advances and Future Perspectives**, v. 17, n. 1, p. 463 – 480, 2016.

ČERNÝ, M. et al., Hydrogen peroxide: its role in plant biology and crosstalk with signaling networks. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 19, n. 9, p. 1 – 30, 2018.

CHANG, L. W. et al. Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. **Ecology**, Washington, v. 94, n. 10, p. 2145 – 2151, 2013.

CHAVES, M. M. et al. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions – The dilemma of saving water or being cool? **Plant Science**, Clare, v. 251, n. 1, p. 54 – 64, 2016.

CHEN, D. et al. Genotypic variation in growth and physiological response to drought stress and re-watering reveals the critical role of recovery in drought adaptation in maize seedlings. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 6, n. 1, p. 1 – 16, 2016.

CHOI, W. F. et al. Orchestrating rapid long-distance signaling in plants with Ca^{2+}, ROS and electrical signals. **The Plant Journal**, [S. l.], v. 90, n. 4, p. 698 – 707, 2017.

CHRISTINA, M. et al. Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in Eucalyptus grandis plantations. **Global Change Biology**, Oxford, v. 21, n. 5, p. 2022-2039, 2015.

CIA, M. C. et al. Antioxidant responses to water deficit by drought-tolerant and -sensitive sugarcane varieties. **Annals of Applied Biology**, Hoboken, v. 161, n. 3, p. 313 – 324, 2012.

CNCFlora – CENTRO NACIONAL DE CONSERVAÇÃO DA FLORA. ***Annona leptopetala* (R. E. Fr) H. Rainer in lista vermelha da flora brasileira versão 2012.2.** Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2012. Disponível em: <http://www.cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Annona%20leptopetala>. Acesso em: 21 mar. 2024.

COCHRAN, W. G. The distribution of the largest of a set of estimated variances as a fraction of their total. **Annals of Eugenics**, London, v. 11, n. 1, p. 47 – 52, 1941.

CORCIOLI, G.; BORGES, J. D.; JESUS, R. P. Deficiência de macro e micronutrientes em mudas maduras de *Khaya ivorensis* estudadas em viveiro. **Cerne**, Lavras, v. 22, n. 1, p. 121 – 128, 2016.

CORREIA, B. et al. Combined drought and heat activates protective responses in *Eucalyptus globulus* that are not activated when subjected to drought or heat stress alone. **Fronties in Plant Science,** [S. l.], v. 9, n. 1, p. 1 – 14, 2018.

COSTA, R. S. et al. Physiological responses of cowpea genotypes cultivated in rainfed on different phenological stages. **Revista Agro@mbiental On-line**, Boa Vista, v. 14, n. 1, p. 1 – 14, 2020.

CROFT, H. et al. The global distribution of leaf chlorophyll content. **Remote Sensing of Environmental**, [S. l.], v. 236, n. 1, p. 1 – 15, 2020.

CUNHA, J. S. A. et al. Landscape structure at different altitudes in dry areas. **Journal of Agricultural Science**, Ontario, v. 10, n. 12, p. 279 – 286, 2018.

D'ANDREA, R. et al. Couting niches: abundance by trait patterns reveal niche partitioning in a Neotropical Forest. **Ecology**, Washington, v. 101, n. 6, p. 1 – 9, 2020.

DANQUAH, A. et al. The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. **Biotechnology Advances,** [S. l.], v. 32, n. 1, p. 40 – 52, 2014.

DARMANTI, S.; DEWI, K.; NUGROHO, H. Antioxidative defenses of soybean [*Glycine max* (L.) Merr. cv. Grobogan] against purple nutsedge (C*yperus rotundus* L.) interference during drought stress. **Journal of Animal & Plant Sciences**, Lahore, v. 26, n. 1, p, 225 – 232, 2016.

DAS, K.; ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, Lausanne, v. 2, n. 53, p. 1 – 13, 2014.

DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 109, n. 1, p. 212 – 228, 2015.

DENAXA, N. K.; DAMVAKARIS, T.; ROUSSOS, P. A. Antioxidant defense system in young olive plants against drought stress and mitigation of adverse effects through external application of alleviating products. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 259, n. 1, p. 1 – 11, 2020.

DODD, A. N. et al. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. **Science**, Washington, v. 309, n. 5734, p. 630 – 633, 2005.

DONOHUE, R. J. et al. Impact of CO_2 fertilization on maximum foliage cover across the globe's warm, arid environments. **Geophysical Research Letters**, [S. l.], v. 40, n. 12, p. 3031 – 3035, 2013.

DU, Q. et al. Effects of potassium deficiency on photosynthesis, chloroplast ultrastructure, ROS, and antioxidant activities in maize (*Zea mays* L.). **Journal of Integrative Agriculture**, [S. l.], v. 18, n. 2, p. 395 – 406, 2019.

EITEN, G. The Cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, New York, v. 38, n. 2, p. 201 – 341, 1972.

EL YAMANI, M. et al. Leaf water status, physiological behavior and biochemical mechanism involved in young olive plants under water deficit. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 261, n. 1, p. 1 – 10, 2020.

EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Manual de análises químicas em solos, plantas e fertilizantes.** 2ª ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2009. 627 p.

EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 5ª. ed. Brasília: Embrapa, 2018. 356 p.

ESPIG, S. A. et al. Composição e eficiência da utilização biológica de nutrientes em fragmento de Mata Atlântica em Pernambuco. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 18, n. 3, p. 307 – 314, 2008.

EVELAND, A. L.; JACKSON, D. P. Sugars, signalling, and plant development. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 63, n. 9, p. 3367 – 3377, 2012.

FANG, Y.; XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cellular and Molecular Life Sciences**, Basel, v. 72, n. 4, p. 673 – 689, 2015.

FELLER, U. Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: reversible and irreversible impacts. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 203, n. 1, p. 84 – 94, 2016.

FERRAZ, E. M. N.; RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, Stuttgart, v. 33, n. 1, p. 71 – 92, 2003.

FERREIRA, D. F. **SISVAR – Sistema de análise de variância.** Versão 5.6. Lavras: UFLA, 2014. Disponível em: <https://des.ufla.br/~danielff/programas/sisvar.html>. Acesso em: 09 ago. 2023.

FERREIRA, P. S. et al. Variabilidade espaço-temporal das tendências de precipitação na mesorregião sul cearense e sua relação com as anomalias de TSM. **Revista Brasileira de Meteorologia**, São José dos Campos v. 33, n. 1, p. 141 – 152, 2018.

FERREIRA-SILVA, C. et al. Natural history of the rare and endangered snake *Atractus ronnie* (serpentes: Colubridae) in northeastern Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, Piracicaba, v. 18, n. 1, p. 77 – 87, 2019.

FICHTLER, E.; WORBES, M.; BLANCHART, S. Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tress species from a tropical dry forest in Costa Rica a multifactorial study. **Tree Physiology**, [S. l], v. 33, n. 1, p. 527 – 536, 2013.

FIGUEIREDO, K. V. et al. Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semiarid conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warszawa, v. 37, n. 108, p. 1 – 11, 2015.

FILIPPOU, P. et al. Proline and reactive oxygen/nitrogen species metabolism is involved in the tolerant response of the invasive plant species *Ailanthus altissima* to drought and salinity. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 97, n. 1, p. 1 – 10, 2014.

FIORENTIN, L. D. et al. Quantificação e modelagem da biomassa e carbono da regeneração natural em área de floresta ombrófila mista. **Revista Brasileira de Biometria**, São Paulo, v. 33, n. 2, p. 251 – 267, 2015.

FLEXAS, J. et al. Diffusional conductances to CO_2 as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. **Photosynthesis Research**, v. 117, n. 1, p. 45 – 59, 2013.

FONTES, A. G.; RODRIGUES, A. C. G.; RODRIGUES, E. F. G. Eficiência nutricional de espécies arbóreas em função da fertilização fosfatada. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 33, n. 73, p. 9 – 18, 2013.

FREIRE, C. S. **Ciclagem de nutrientes em função da sazonalidade climática e do gradiente de altitude em Floresta Tropical Seca.** 2018. 159 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2018.

FREITAS, A. D. S. et al. Nodulação e fixação de nitrogênio por forrageiras da caatinga cultivadas em solos do semiárido paraibano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 40, n. 9, p. 1856 – 1861, 2011.

FROSI, G. et al. Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species form seasonal dry tropical forest. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 207, n. 1, p. 84 – 93, 2016.

FROSI, G. et al. Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. **Acta Botânica Brasílica**, São Paulo, v. 31, n. 2, p. 153 – 160, 2017.

FUPEF – FUNDAÇÃO DE PESQUISAS FLORESTAIS DO PARANÁ. **Apoio técnico e institucional para o desenvolvimento do programa florestal da Chapada do Araripe em Pernambuco: Produto 2 – Diagnóstico.** Curitiba, 2007. 223 p.

GADELHA, F. H. L. **Desempenho silvicultural e avaliação econômica de clones híbridos de eucaliptos plantados em diferentes regimes de manejo para fins**

energéticos. 2014. 147 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2014.

GADELHA, C. G. et al. Exogenous nitric oxide improves salt tolerance during establishment of *Jatropha curcas* seedlings by ameliorating oxidative damage and toxic ion accumulation. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 212, n. 1, p. 69 – 79, 2017.

GALVINCIO, J. D. et al. Avaliação do estágio de regeneração do bioma caatinga na microrregião do Araripe, com sensoriamento remoto. **Revista Brasileira de Geografia Física,** Recife, v. 9, n. 4, p. 985 – 996, 2016.

GARIGLIO, F. H. L. **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga.** Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010. 368 p.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 59, n. 2, p. 309 – 314, 1977.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry,** Paris, v. 48, n. 1, p. 105 – 114, 2010.

GILROY, S. et al. A tidal wave of signals: calcium and ROS at the forefront of rapid systemic signaling. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v. 19, n. 10, p. 623 – 630, 2014.

GLENN, E. P. et al. Comparison of salinity tolerance of three Atriplex spp. in well-watered and drying soils. **Environmental and Experimental Botany**, v. 83, n. 1, p. 62 – 72, 2012.

GOMES, A. P. S.; RODAL, M. J. N.; MELO, A. L. Florística e fitogeografia da vegetação arbustiva subcaducifólia da Chapada de São José, Buíque, PE, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, São Paulo, v. 20, n. 1, p. 37 – 48, 2006.

GRANJA, C. V. A. et al. Degradação ambiental: exploração de gipsita no Polo Gesseiro do Araripe. **Revista Multidisciplinar de Psicologia**, Jaboatão dos Guararapes, v. 11, n. 36, p. 239 – 267, 2017.

GREENWOOD, S. et al. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 20, n. 4, p. 539 – 553, 2017.

GUERRA, M. D. F.; SOUZA, M. J. N.; SILVA, E. V. Veredas da Chapada do Araripe: subespaços de exceção no semiárido do estado do Ceará, Brasil. **Ateliê Geográfico**, Goiânia, v. 14, n. 2, p. 51 – 66, 2020.

GUERZONI, J. T. S. et al. Stress-induced Δ1-pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS) gene confers tolerance to salt stress in transgenic sugarcane. **Acta Physiologiae Plantarum**, [S. l.], v. 36, n. 1, p. 2309 – 2319, 2014.

HALLIWELL, B.; GUTTERIDGE, J. M. **Free radicals in biology and medicine**. 5ª ed. New York: Oxford University Press, 2015. 905 p.

HAVIR, E.; McHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalases in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 84, n. 1, p. 450 – 455, 1987.

HAWTHORNE, S.; MINIAT, C. F. Topography may mitigate drought effects on vegetation along a hillslope gradient. **Ecohydrology**, [S. l.], v. 11, n. 1, p. 1 – 11, 2017.

HEATH, R. L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and Stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, New York, v. 125, n. 1, p. 189-198, 1968.

HLAVÁČOVÁ, M. et al. Interactive effects of high temperature and drought stress during stem elongation, anthesis and early grain filling on the yield formation and photosynthesis of winter wheat. **Field Crops Research**, [S. l.], v. 221, n. 2, p. 182 – 195, 2018.

HOU, P. et al. Antioxidant enzymatic activity and osmotic adjustment as components of the drought tolerance mechanism in *Carex duriuscula*. **Plants**, Basel, v. 10, n. 3, p. 1 – 20, 2021.

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual técnico da vegetação brasileira**. 2ª ed. Rio de Janeiro: IBGE, 2012. 271 p.

IGHODARO, O. M.; AKINLOYE, O. A. First line defence antioxidants-superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and glutathione peroxidase (GPX): Their fundamental role in the entire antioxidant defence grid. **Alexandria Journal of Medicine**, [S. l.], v. 54, n. 4, p. 287 – 293, 2018.

IHUOMA, S. O.; MADRAMOOTOO, C. A. Recent advances in crop water stress detection. **Computers and Electronics in Agriculture**, [S. l.], v. 141, n. 1, p. 267 – 275, 2017.

INMET – INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. **Banco de dados meteorológicos.** 2023. Disponível em: <https://bdmep.inmet.gov.br/>. Acesso em: 05 ago. 2023.

INUPAKUTIKA, M. A. et al. The evolution of reactive oxygen species metabolism. **Journal of Experimental Botany,** Lancaster, v. 67, n. 21, p. 5933 – 5943, 2016.

KADKHODAIE, A. et al. Changes in some anti-oxidative enzymes and physiological indices among sesame genotypes (*Sesamum indicum* L.) in response to soil water deficits under field conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, [S. l.], v. 36, n. 3, p. 641 – 650, 2014.

KAHLI, H. et al. Characterization of cadmium accumulation and phytoextraction in three species of the genus *Atriplex* (*canescens*, *halimus* and *nummularia*) in the

presence or absence of salt. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 166, n. 1, p. 902 – 911, 2021.

KAUR, G.; ASTHIR, B. Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. **Biologia Plantarum**, Praha, v. 59, n. 1, p. 609 – 619, 2015.

KHOYERDI, F. F.; SHAMSHIRI, M. H.; ESTAJI, A. Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 198, n. 1, p. 44 – 51, 2016.

KNOKE, T. et al. Afforestation or intense pasturing improve theecological and economic value of abandoned tropical farmlands. **Nature Communications**, [S. l.], v. 5, n. 1, p. 1 – 12, 2014.

KOŹMIŃSKA, A. et al. A. et al. Responses of succulents to drought: comparative analysis of four Sedum (Crassulaceae) species. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 243, n. 1, p. 235 – 242, 2019.

KRÜGER, I.; SCHMITZ, A.; SANDERS, T. G. M. Climate condition affects foliar nutrition in main European tree species. **Ecological Indicators**, [S. l.], v. 130, n. 1, p. 1 – 15, 2021.

KUMAR, M. et al. Differential behavior of the antioxidant system in response to salinity induced oxidative stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of *Brassica juncea* L. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, [S. l.], v. 13, n. 1, p. 12 – 19, 2018.

ŁABANOWSKA, M. et al. The mechanism of thermal activated radical formation in potato starch by electron paramagnetic resonance and Raman spectroscopies. **Carbohydrate Polymers**, [S. l.], v. 91, n. 1, p. 339 – 347, 2013.

LARCHER, H. **Ecofisiologia vegetal**. 3ª ed. São Carlos: Editora Rima, 2006. 531 p.

LAXA, M. et al. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. **Antioxidants**, [S. l.], v. 8, n. 4, p. 1 – 31, 2019.

LECHINOSKI, A. et al. Influência do estresse hídrico nos teores de proteínas e aminoácidos solúveis totais em folhas de teca (*Tectona grandis* L. f.). **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, n. 2, p 927 – 929, 2007.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. **Current Protocols in Food Analytical Chemistry**, [S. l.], v. 1, n. 1, p. F4.3.1 – F4.3.8, 2001.

LIMA, A. L. A. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil?. **Trees**, [S. l.], v. 26, n. 1, p. 1605 – 1616, 2012.

LIMA, F. J. **Evolução geomorfológica e reconstrução paleoambiental do setor subúmido do planalto sedimentar do Araripe: um estudo a partir dos depósitos**

coluviais localizados nos municípios de Crato e Barbalha – Ceará. 2015. 192 f. Tese (Doutorado em Geografia) – Universidade Federal de Pernambuco, 2015.

LIMA, C. S. et al. Antioxidant protection and PSII regulation mitigate photo-oxidative stress induced by drought followed by high light in cashew plants. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 149, n. 1, p. 59 – 69, 2018.

LIMA, R. B. A. et al. Nutritional efficiency of plants as an indicator of forest species for the restoration of forests, Brazil. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 46, n. 119, p. 415 – 426, 2018.

LIU, C. et al. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. **Environmental and Experimental Botany,** Oxford, v. 71, n. 1, p. 174 – 183, 2011.

LIU, Y. et al. Complex gene regulation between young and old soybean leaves in responses to manganese toxicity. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 155, n. 1, p. 231 – 242, 2020.

LOIOLA, M. I. B. et al. Flora da Paraíba, Brasil: Combretaceae. **Acta Botânica Brasílica**, São Paulo, v. 23, n. 2, p. 330 – 342, 2009.

LOIOLA, M. I. B. et al. Flora da Chapada do Araripe. In: ALBUQUERQUE, U. P.; MEIADO, M. V. (Eds.). **Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe.** Recife: NUPEEA, 2015. 103 – 148 p.

LOPES, H. L. **Modelagem de parâmetros biofísicos para avaliação de risco à desertificação**. 2005. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Geodésicas e Tecnologia da Geoinformação) – Universidade Federal de Pernambuco, 2005.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil.** 6ª ed. Vol. 2. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2022. 384 p.

LOURENÇO, V. R.; RAMOS, N. N. L. A.; COSTA, C. A. G. Distribuição espaço-temporal do NDVI sob condições de caatinga preservada. **Espaço Aberto**, Rio de Janeiro, v. 6, n. 2, p. 101 – 110, 2017.

MAIA, J. M. et al. Motivações socioeconômicas para a conservação e exploração sustentável do bioma Caatinga. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, Curitiba, v. 41, n. 1, p. 295 – 310, 2017.

MANTRI, N. et al. Abiotic stress responses in plants: present and future. In: AHMAD, P.; PRASAD, M. N. V. (Eds.). **Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability**. Dordrecht: Springer, 2012. 1 – 19 p.

MARENGO, J. A.; CUNHA, A. P.; ALVES, L. M. A seca de 2012-15 no semiárido do Nordeste do Brasil no contexto histórico. **Revista Climanálise**, [S. l.], v. 3, n. 1, p. 49 – 54, 2016.

MARINHO, F. P. et al. Efeitos do uso passado e presente da terra na cobertura vegetal e regeneração em uma floresta tropical de sequeiro. **Journal of Arid Environments**, [S. l.], v. 132, n. 1, p. 26 – 33, 2016.

MARQUES, R. P. et al. Relações hídricas e produção de pigmentos fotossintéticos em mudas de *Eugenia uniflora* l. sob condições de salinidade. **Revista Brasileira de Geografia Física**, Recife, v. 4, n. 3, p. 497 – 509, 2011.

MATIMATI, I.; VERBOOM, G. A.; CRAMER, M. D. Nitrogen regulation of transpiration controls mass-flow acquisition of nutrients. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 65, n. 1, p. 159 – 168, 2014.

MEDEIROS, M. L. D.; SANTOS, R. V.; TERTULIANO, S. S. X. Avaliação do estado nutricional de dez espécies arbóreas ocorrentes no semi-árido paraibano. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 21, n. 3, p. 31 – 39, 2008.

MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C.; PINTO, J. M. Fotossíntese de laranjeira “Valência” enxertada sobre quatro porta-enxertos e submetida à deficiência hídrica. **Revista Bragantia**, Campinas, v. 57, n. 1, p. 1 – 14, 1998.

MENDES, K. R. et al. Seasonal variation in net ecosystem CO_2 exchange of a Brazilian seasonally dry tropical forest. **Scientific Reports**, Londres, v. 10, n. 1, p. 1–16, 2020.

MENDIVELSO, H. A. et al. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radical stem changes at hourly to Monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 216, n. 1, p. 20 – 36, 2017.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles f plant nutrition.** Bern: International Potash Institute, 1982. 655 p.

MIHALJEVIĆ, I. et al. Comparative study of drought stress effects on traditional and modern apple cultivars. **Plants**, Basel, v. 10, n. 3, p. 1 – 17, 2021.

MMA – MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Potencial florestal da região do Araripe. In: TONIOLO, E. R.; BRITO, E. G. (Org.). **Região do Araripe, Pernambuco: diagnóstico florestal**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2007. 17 – 36 p.

MOURA, F. B. P.; SAMPAIO, E. V. S. B. Fora lenhosa de uma mata serrana semidecídua em Jataúba, Pernambuco. **Revista Nordestina de Biologia**, João Pessoa, v. 15, n. 1, p. 77 – 89, 2001.

MOURA, P. M. **Ciclagem de biomassa e nutrientes em estádios sucessionais de Caatinga**. 2010. 100 f. Tese (Doutorado em Tecnologias Energéticas e Nucleares) – Universidade Federal de Pernambuco, 2010.

MUCHATE, N. S. et al. Plant salt stress: adaptive responses, tolerance mechanism and bioengineering for salt tolerance. **The Botanical Review**, [S. l.], v. 82, n. 1, p. 371 – 406, 2016.

MUNNS, R.; GILLIHAM, M. Salinity tolerance of crops – what is the cost? **New Phytologist**, Hoboken, v. 208, n. 1, p. 668 – 673, 2015.

NAING, A. H.; KIM, C. K. Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: their role in tolerance to abiotic stress. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 172, n. 3, p. 1711 – 1723, 2021.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 22, n. 5, p. 867 – 880, 1981.

NASCIMENTO, H. H. C. et al. Análise do crescimento de mudas de Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água do solo. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, n. 3, p. 617 – 626, 2011.

NELSON, D. L.; COX, M. M. **Lehninger, Princípios de bioquímica**. 3ª ed. São Paulo: Editora Sarvier, 2002. 975 p.

NICHOLS, W. F. *et al.* The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity II. A landscape perspective. **Conservation Biology**, Washington, v. 12, n. 2, p. 371 – 379, 1998.

NOVAES, R. L. M.; LAURINDO, R. S. Morcegos da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 54, n. 1, p. 315 – 328, 2014.

NUNES, R. C. A.; VIANA, R. S.; MACHADO NETO, N. B. Atividade enzimática da superóxido dismutase em resposta aos fitorreguladores em *Gerbera jamensonii*. **Comunicata Scientiae**, Bom Jesus, v. 6, n. 1, p. 83 – 89, 2015.

O'HARA, L. E.; PAUL, M. J.; WINGLER, A. How do sugars regulate plant growth and development? New insight into the role of trehalose-6-phosphate. **Molecular Plant Advanced**, Cambridge, v. 6, n. 2, p. 261 – 274, 2013.

OLIVEIRA, M. T. et al. Different mechanisms drive the performance of native and invasive woody species in response to leaf phosphorus supply during periods of drought stress and recovery. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 82, n. 1, p. 66 – 75, 2014.

OLIVEIRA NETO, C. F. et al. Antioxidant enzymes activity in the *Elaeis guineensis* Jacq. submitted to drought. **Journal of Agricultural Science**, Ontario, v. 10, n. 8, p. 245 – 252, 2018.

OLIVEIRA, G. C. et al. Climate and soils at the Brazilian semiarid and the forest-Caatinga problem: new insights and implications for conservation. **Environmental Research Letters**, Tokyo, v. 14, n. 10, p. 1 – 10, 2019.

OMENA-GARCIA, R. P. et al. Mineral nitrogen associated changes in growth and xylem-N compounds in Amazonian legume tree. **Journal of Plant Nutrition**, [S. l.], v. 38, n. 4, p. 584 – 595, 2015.

PANDEY, P.; RAMEGOWDA, V.; SENTHIL-KUMAR, M. Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 6, n. 1, p. 1 – 14, 2015.

PANDY, P. et al. Water deficit and aluminum interactive effects on generation of reactive oxygen species and responses of antioxidative enzymes in the seedlings of two rice cultivars differing in stress tolerance. **Environmental Science and Pollution Research,** [S. l.], v. 23, n. 1, p. 1516 – 1528, 2016.

PASQUALETTI, C. B. et al. Fructans, ascorbate peroxidase, and hydrogem peroxide in ryegrass exposed to ozone under contrasting meteorological conditions. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 22, n. 6, p. 4771 – 4779, 2015.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [S. l.], v. 60, n. 3, p. 324 – 349, 2005.

POURGHAYOUMI, M. et al. Responses of pomegranate cultivars to severe water stress and recovery: changes on antioxidant enzyme activities, gene expression patterns and water stress responsive metabolites. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, [S. l.], v. 23, n. 2, p. 321 – 330, 2017.

PÖYRY, J. et al. The effects of soil eutrophication propagate to higher trophic levels. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 26, n. 1, p. 18 – 30, 2017.

PRADO, D. E. As caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária - UFRPE, 2003. 337 – 365 p.

R CORE TEAM. **R A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3- 900051-07-0. 2021. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 15 nov. 2023.

RADIĆ, S. Salt tolerance of *Centaurea ragusina* L. Is associated with efficient osmotic adjustment and increased antioxidative capacity. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 87, n. 1, p. 39 – 48, 2013.

RAHMAN, I. U. et al. Response of plant physiological attributes to altitudinal gradient: Plant adaptation to temperature variation in the Himalayan region. **Science of The Total Environment**, [S. l.], v. 706, n. 1, p. 1 – 29, 2020.

RAJKUMAR, M.; BRUNO, L. B.; BANU, J. R. Alleviation of environmental stress in plants: the role of beneficial *Pseudomonas* spp. **Critical Reviews in Environmental Science and Technology,** [S. l.], v. 47, n. 6, p. 372 – 407, 2017.

RAMOS, A. L. C. C. et al. An integrative approach to the flavonoid profile in some plants parts of the *Annnona* genus. **Plants**, Basel, v. 11, n. 21, p. 1 – 18, 2022.

RAULINO, W. N. C. et al. Nutrition of tree species in tropical dry forest and rainforest environments. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 67, n. 1, p. 70 – 80, 2020.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal.** 8ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014. 876 p.

RATUCHNE, L. C. et al. Estado da arte na quantificação de biomassa em raízes de formações florestais. **Floresta e Ambiente**, Seropédica, v. 23, n. 3, p. 450 – 462, 2016.

REN, R. et al. Enzymatic and nonenzymatic antioxidant systems impact the viability of cryopreserved Paeonia suffruticosa pollen. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PC TOC),** [S. l.], v. 144, n. 1, p. 233 – 246, 2020.

RENNENBERG, H. et al. Physiological responses of forest trees to heat and drought. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 8, n. 5, p. 556 – 571, 2006.

REZENDE, J. S. **Qualidade de latossolos na chapada do Araripe sob diferentes coberturas vegetais.** 2017. 116 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2017.

RIVAS, R.; OLIVEIRA, M. T.; SANTOS, M. G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. **Plant Physiology and Biochemistry,** Paris, v. 63, n. 1, p. 200 – 208, 2013.

ROCHA, C. T. V. et al. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 2, p. 203 – 218, 2005.

ROCHA, J. H. T.; DU TOIT, B.; GONÇALVES, J. L. M. Ca and Mg nutrition and its application in *Eucalyptus* and *Pinus* plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdã, v. 442, n. 1, p. 63 – 78, 2019.

ROHNER, B. et al. Predicting individual-tree growth of central European tree species as a function of site, stand, management, nutrient, and climate effects. **European Journal of Forest Research**, [S. l.], v. 137, n. 1, p. 29 – 44, 2018.

SALVADOR, S. M. et al. Biomassa e estoque de nutrientes em plantios clonais de *Eucalyptus saligna* Smith. em diferentes idades. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 44, n. 110, p. 311 – 321, 2016.

SAMPAIO, E. V. S. B. Características e potencialidades. In: GARIGLIO et al. (Eds.). **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010. 29 – 42p.

SANDERS, N. J.; MOSS, J.; WAGNER, D. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. **Global Ecology Biogeography**, New York, v. 12, n. 2, p. 93 – 102, 2003.

SANTELIA, D.; LAWSON, T. Rethinking Guard Cell Metabolism. **Plant Physiology**, [S. l.], v. 172, n. 3, p. 1371 – 1392, 2016.

SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, [S. l.], v. 26, n. 1, p. 83 – 89, 2014.

SANTOS, F. L. A.; NASCIMENTO, F. R. Dinâmica hidroclimática do Planalto da Ibiapaba e sua depressão periférica circunjacente: estudo de caso nos municípios de Tianguá e Ubajara – Noroeste do Ceará. **Revista Ra' e Ga**, Curitiba, v. 39, n. 1, p. 57 – 75, 2017.

SANTOS, W. B. **Vegetação lenhosa em altitudes no semiárido pernambucano: estrutura, potencial energético e fatores ambientais.** 2019. 182 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2019.

SANTOS JÚNIOR, K. L.; OLIVEIRA, M. F. C.; SILVA, E. C. Acúmulo de solutos orgânicos em mudas de *Ceiba glaziovii* (Kutze) Kum. em resposta à seca intermitente. **Scientia Plena**, [S. l.], v. 16, n. 1, p. 1 – 12, 2020.

SCALON, S. P. Q. et al. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 21, n. 1, p. 655 – 662, 2011.

SCHOLANDER, P. F. et al. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of National Academy Science**, Washington, v. 52, n. 1, p. 119 – 125, 1965.

SCHWACHTJE, J. et al. Induced, imprinted, and primed responses to changing environments: does metabolism store and process information?, **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 10, n. 106, p. 1 – 13, 2019.

SEWELAM, N.; KAZAN, K.; SCHENK, P. M. Global plant stress signaling: reactive oxygen species at the cross-road. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 7, n. 187, p. 1 – 21, 2016.

SFAIR, J. C. et al. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. **Environmental Research Letters**, [S. l.], v. 13, n. 2, p. 1 – 12, 2018.

SHARMA, S.; VILLAMOR, J. G.; VERSLUES, P. E. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential. **Plant Physiology**, Rockville, v. 157, n. 1, p. 292 – 304, 2011.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, [S. l.], v. 2012, n. 1, p. 1 – 26, 2012.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, Oxford, v. 52, n, 3/4, p. 591 – 611, 1965.

SHEIL, D. Forests, atmospheric water and an uncertain future: the new biology of th global water cycle. **Forest Ecosystems**, [S. l.], v. 5, n. 19, p. 1 – 22, 2018.

SHINDE, S. et al. Proline coordination with fatty acid synthesis and redox metabolism of chloroplast and mitochondria. **Plant Physiology**, Rockville, v. 172, n. 2, p. 1074 – 1088, 2016.

SHRIVASTAVA, P.; KUMAR, R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. **Saudi Journal of Biological Sciences,** [S. l.], v. 22, n. 2, p. 123 – 131, 2014.

SHU, S. et al. Effects of exogenous spermine on chlorophyll fluorescence, antioxidant system and ultrastructure of chloroplasts in Cucumis sativus L. under salt stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 63, n. 1, p. 209 – 216, 2013.

SI, T. et al. The role of hydrogen peroxide in mediating the mechanical wounding-induced freezing tolerance in wheat. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 9, n. 327, p. 1 – 15, 2018.

SIERLA, M. et al. Reactive oxygen species in the regulation of stomatal movements. **Plant Physiology**, Rockville, v. 171, n. 3, p. 1569 – 1580, 2016.

SIES, H. Hydrogen peroxide as a central redox signaling molecule in physiological oxidative stress: oxidative eustress. **Redox Biology**, [S. l.], v. 11, n. 1, p. 613 – 619, 2017.

SILVA, G. C.; SAMPAIO, E. V. S. B. Biomassas de partes aéreas em plantas da caatinga. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 65, n. 3, p. 567 – 575, 2008.

SILVA, E. C. et al. Growth evaluation and water relations of *Erythrina velutina* seedlings in response to drought stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 22, n. 4 p. 225 – 233, 2010.

SILVA, F. O. et al. Evaluation of central nervous system effects of iso-6-cassine isolated from *Senna spectabilis* var. *excelsa* (Schrad) in mice. **Fitoterapia**, [S. l.], v. 82, n. 2, p. 255 – 259, 2011.

SILVA, N. E. et al. Coordinate changes in photosynthesis; sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. **Biomass and Bioenergy**, [S. l.], v. 45, n. 1, p. 270 – 279, 2012.

SILVA, M. A. et al. Respostas fisiológicas de cultivares de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica e a reidratação. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 26, n. 3, p. 28 – 35, 2013.

SILVA, M. A. et al. Pigmentos fotossintéticos e índice de SPAD como descritores de intensidade de estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 30, n. 1, p. 173 – 181, 2014.

SILVA, A. R. A. et al. Pigmentos fotossintéticos e potencial hídrico foliar em plantas jovens de coqueiro sob estresses hídricos e salino. **Revista Agro@mbiente**, Boa Vista, v. 10, n. 4, p. 317 – 325, 2016.

SILVA, R. K. S. et al. Soil fertility as a predictor of geospatial distribution of forest species in natural regeneration in Brazil. **Journal of Experimental Agriculture International**, West Bengal, v. 19, n. 1, p. 1 – 18, 2017.

SILVA, A. C.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical subregions in the caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **PLoS One**, San Francisco, v. 13, n. 4, p. 1 – 22, 2018.

SILVA, A. M. O. et al. Compartmentalization and efficiency biological of nitrogen utilization in dry tropical forest. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, Recife, v. 13, n. 2, p. 1 – 8, 2018.

SINDUSGESSO – SINDICATO DA INDÚSTRIA DO GESSO DO ESTADO DE PERNAMBUCO. **Simpósio do Polo Gesseiro do Araripe: potencialidades, problemas e soluções.** 2014. 22 f. Disponível em: <http://www.ipa.br/publicacoes/Relat%C3%B3rio%20apresenta%C3%A7%C3%B5es.pdf>. Acesso em: 05 jul. 2024.

SLABBERT, M.; KRÜGER, G. Antioxidant enzyme activity, proline accumulation, leaf area and cell membrane stability in water stressed *Amaranthus* leaves. **South African Journal of Botany**, Pietermaritzburg, v. 95, n. 1, p. 123 – 128, 2014.

SOARES NETO, R. L.; CORDEIRO, L. S.; LOIOLA, M. I. B. Flora do Ceará, Brasil: Combretaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 65, n. 3, p. 685 – 700, 2014.

SOFO, A. et al. Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 16, n. 6, p. 13561 – 13578, 2015.

SOUSA, C. C. M. et al. Crescimento e respostas enzimáticas do feijoeiro caupi sob estresse hídrico e nematoide de galhas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 19, n. 2, p. 113 – 118, 2015.

SOUZA, C. et al. Disponibilidade e valor nutritivo da vegetação de caatinga no Semiárido Norte Riograndense do Brasil. **Holos**, Natal, v. 3, n. 1, p. 196 – 204, 2013.

SOUZA, L. M et al. Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. **Biologia Plantarum**, Praha, v. 64, n. 1, p. 20 – 31, 2020.

SZÁBADOS, L. et al. Plants in extreme environments: importance of protective compounds in stress tolerance. TURKAN, I. (Ed.). **Plant responses to drought and salinity stress**: developments in a postgenomic Era. London: Elsevier, 2011. 105 – 150 p.

TABOT, P. T.; ADAMS, J. B. Early responses of *Bassia diffusa* (Thunb.) Kuntze to submergence for different salinity treatments. **South African Journal of Botany**, Pietermaritzburg v. 84, n. 1, p. 19 – 29, 2013.

TAGHADOSI, M. M.; HASANLOU, M. Trend analysis of soil salinity in different land cover types using Landsat time series data (Case study Bakhtegan Salt Lake). **The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences**, Hanôver, v. 42, n. 1, p. 251 – 257, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal.** 6ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888 p.

TAIZ, L. et al. **Fundamentos da fisiologia vegetal.** 1ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2021. 558 p.

TAVARES FILHO, G. A. et al. Qualidade do solo em áreas nativas e cultivadas na Chapada do Araripe no semiárido do nordeste brasileiro. **Research, Society and Development**, Vargem Grande Paulista, v. 9, n. 10, p. 1 – 19, 2020.

TEIXEIRA, P. C. et al. **Manual de métodos de análises de solos.** 3ª ed. Brasília: Embrapa Solos, 2017. 574 p.

TIAN, S. et al. Plant aquaporin AtPIP1;4 links apoplastic H2O2 induction to disease immunity pathways. **Plant Physiology**, Rockville, v. 171, n. 3, p. 1635 – 1650, 2016.

TROVÃO, D. M. B. M. et al. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 11, n. 3, p. 307 – 311, 2007.

TURPAULT, M. P. et al. Exchanges of major elements in a deciduous forest canopy. **Biogeochemistry**, [S. l.], v. 152, n. 1, p. 51 – 71, 2021.

VAZ, A. M. S. F.; TOZZI, A. M. G. A. *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinoideae) no Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 54, n. 83, p. 55 – 143, 2003.

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids,** [S. l.], v. 35, n. 1, p. 753 – 759, 2008.

VIEIRA, E. A. et al. Carbon-nitrogen metabolism and oxidative stress in young plants of *Dipteryx alata* Vog. Subjected to seasonal water regimes in the Cerrado. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 183, n. 1, p. 1 – 11, 2021.

WAGNER, F. H. et al. Climate seasonality limits leaf carbon assimilation and wood productivity in tropical forest. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 13, n. 1, p. 2537 – 2562, 2016.

WEATHERLEY, P.E. Studies in water relations of cotton plant. In: The field measurament of water deficits in leaves. **New Phytology**, Lancaster, v. 49, n. 1, p. 81 – 97, 1950.

WIN, K. T. et al. The ACC deaminase expressing endophyte *Pseudomonas* spp. enhances NaCl stress tolerance by reducing stress-related ethylene production, resulting in improved growth photosynthetic performance, and ionic balance in tomato plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 127, n. 1, p. 599 – 607, 2018.

WMO – WORLD METEOROLOGICAL ORGANIZATION. **Statement on the state of the global climate in 2018**. Geneva: World Meteorological Organization, 2019. 44 p. Disponível em: <https://library.wmo.int/doc_num.php?explnum_id=5789>. Acesso em: 05 set. 2022.

WU, Y. et al. *Pseudomonas fluorescens* promote photosynthesis, carbono fixation and cádmium phytoremediation of hyperaccumulator *Sedum alfredii*. **Science of the Total Environment**, [S. l.], v. 726, n. 1, p. 1 – 10, 2020.

XU, Q. et al. Effects of water stress on fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of drip irrigation in rice. **Water**, Basel, v. 12, n. 1, p. 1 – 19, 2020.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**, Londres, v. 57, n. 3, p. 508 – 514, 1954.

YI, X.-P., et al. Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 194, n. 1, p. 23 – 34, 2016.

ZANDALINAS, S. I. et al. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 162, n. 1, p. 2 – 12, 2017.

ZHANG, W. B. et al. Isolation and expression analysis of Cu/Zn superoxide dismutase genes from three *Caragana* species. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v. 61, n. 5, p. 656 – 663, 2014.

ZHANG, M. et al. Physiological and biochemical responses to drought stress in cultivated and Tibetan wild barley. **Plant Growth Regulation**, [S. l.], v. 75, n. 1, p. 567 – 574, 2015.

ZHU, Z. X. et al. Tree abundance, richness, and phylogenetic diversity along an elevation gradient in the tropical forest of Diaoluo Mountain in Hainan, China. **Acta Oecologica**, Paris, v. 101, n. 1, p. 1 – 8, 2019.