



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE

LARISSE BIANCA SOARES PEREIRA NUNES

**EFEITOS DA ADIÇÃO DE NUTRIENTES E DA INVASÃO
POR *Megathyrsus maximus*, NA ECOFISIOLOGIA DE
PLANTAS NATIVAS, EM UMA ÁREA DA CAATINGA EM
REGENERAÇÃO NATURAL.**

RECIFE – PE

2024

LARISSE BIANCA SOARES PEREIRA NUNES

**EFEITOS DA ADIÇÃO DE NUTRIENTES E DA INVASÃO
POR *Megathyrsus maximus*, NA ECOFISIOLOGIA DE
PLANTAS NATIVAS, EM UMA ÁREA DA CAATINGA EM
REGENERAÇÃO NATURAL.**

Trabalho de Tese, requisito parcial para
obtenção do grau de Doutora no Programa de
Pós-graduação em Biodiversidade – PPGBio da
Universidade Federal Rural de Pernambuco -
UFRPE.

Orientadora: Dra. Cláudia Ulisses de C. Silva

Coorientador: Marcus Vinícius Loss Sperandio

Coorientadora: Emília Cristina P. de Arruda

RECIFE – PE

2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- N972e Pereira-Nunes, Larisse Bianca Soares
 Efeitos da adição de nutrientes e da invasão por *Megathyrus maximus*, na ecofisiologia de plantas nativas, em uma
 área da caatinga em regeneração natural. / Larisse Bianca Soares Pereira-Nunes. - 2024.
 116 f. : il.
- Orientadora: Claudia Ulisses de Carvalho.
 Coorientador: Marcus Vinicius Loss Sperandio, Emilia Cristina Pereira de Arruda.
 Inclui referências.
- Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade,
 Recife, 2024.
1. Estresse oxidativo. 2. Metabolismo primário. 3. Perturbação antrópica. 4. Planta nativa. 5. Restauração. I. , Claudia
 Ulisses de Carvalho, orient. II. Arruda, Marcus Vinicius Loss Sperandio, Emilia Cristina Pereira de, coorient. III. Título

CDD 333.95

LARISSE BIANCA SOARES PEREIRA NUNES

Efeitos da adição de nutrientes e da invasão por *Megathyrus maximus*, na ecofisiologia de plantas nativas, em uma área da caatinga em regeneração natural.

Trabalho de Tese, requisito parcial para obtenção do grau de Doutora no Programa de Pós-graduação em Biodiversidade - PPGBio - UFRPE.

Data da aprovação: Recife/PE 27/03/2024

BANCA EXAMINADORA:

Cláudia Ulisses de Carvalho Silva (Orientadora)
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE

Cynthia Cavalcanti de Albuquerque (Titular)
Universidade do Estado do Rio Grande do Norte - UERN

Marina Medeiros de Araujo Silva (Titular)
Instituto Federal de Pernambuco - IFPE

Natan Messias de Almeida (Titular)
Universidade Estadual de Alagoas - UNEAL

Elizamar Ciríaco da Silva (Suplente)
Universidade Federal de Sergipe- UFS

Lindomar Maria de Souza (Titular)
Centro Regional de Ciências Nucleares do Nordeste – CRCN - NE

Marcos Vinicius Meiado (Suplente)
Universidade Federal de Sergipe - UFS

Dedico esta Tese a Larisse de 12 anos que sonhava em ser cientista e a minha família, que do jeito mais simples, me mostraram o poder, o fascínio e a importância da Caatinga.

Quando pensar em desistir, aprenda a descansar.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a oportunidade de desenvolvimento deste trabalho ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade (PPGBio – UFRPE) e ao Laboratório de Fisiologia de Plantas -LFP (UFRPE). Pelo financiamento da bolsa Doutorado Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) e da bolsa de Finalização de Doutorado ao Fundo de Apoio a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE), além do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro no trabalho de campo através do projeto NEXUS - 441292/2017 em nome do professor Felipe Melo.

Começo essa sessão com um ar individualista, mesmo reconhecendo que uma tese não se faz sozinha preciso me agradecer para me reconhecer nessa longa caminhada. Agradeço por ter sido forte, persistente, curiosa e dedicada, por procurar ajuda quando necessário mesmo que em muitas situações tentei resolver tudo sozinha. Sei que tudo é um processo e fico feliz por chegar até aqui, por ver o quanto cresci, amadureci e quanto de coisa consegui superar. Para o desenvolvimento dessa tese foram mais 20.000 leituras bioquímicas e tantos quilômetros percorridos que nem consigo quantificar, tudo isso com auxílio de muitas mãos, muitas conversas, músicas, discussão e colaboração nas soluções. Logo, tenho muito a quem agradecer.

Aos professores que me acompanharam nessa jornada acadêmica, meu muito obrigada por tanto conhecimento passado e por proporcionar esse encantamento com cada nova descoberta. Á Profa. Dra. Flávia Lins, que nem sei como retribuir o tanto que faz por mim, muito obrigada princesinha, por ter acreditado no meu potencial assim que me conheceu no segundo ano da graduação, por ser minha mãe científica e grande incentivadora. Muito obrigada por ser essa amiga, professora e grande incentivadora.

Ao meu comitê de orientação é um prazer fazer parte dessa equipe. Muito obrigada a Profa. Dra. Cláudia Ulisses por ter me recebido, me ensinado tanto sobre docência, orientação e por ter incentivado o meu crescimento nesse tempo da UFRPE. Muito obrigada pela confiança deposita e pela amizade conquistada, fico muito feliz em ter essa relação de companheirismo tão incomum na pós-graduação. Tenha certeza de que isso foi crucial para me sentir confiante e capaz de desenvolver um trabalho gigante desse. Ao Prof. Marcus Sperandio que tanto me ajudou nos desesperos em campo e questões de protocolos, muito obrigada pelas conversas nos almoços e pela troca de conhecimento.

Agradeço ao querido Well que tanto me ensinou de análises, soluções, equipamentos e cálculos', permeando cafezinhos, lanchinhos, conversas e comemorações. A secretária Cynara, que desde o primeiro dia foi muito simpática, solícita e a quem eu tenho um grande carinho, obrigada pela parceria nos tempos de colegiado e por sempre me acudir nos momentos de esquecimento, muito obrigada.

Agradeço a minha família por me apoiaram sempre. À mainha (Lourdes) agradeço pela vida, pelo cuidado, pelo apoio, imagino o quanto você renunciou a suas escolhas pra que nós (eu e Lorena) chegássemos até aqui, agradeço por nos ensinar a persistir e ser empática com todos, tenha certeza de que a senhora foi e é uma mãe maravilhosa. Logo, peço desculpas pelas minhas ausências e pelas preocupações causadas (principalmente nos dias de campo, sei que eu me empolgo no trabalho que até esqueço de dar notícias). À minha irmã Lorena agradeço por ser força e dedicação, por tantos auxílios, muito obrigada pelos acolhimentos, conselhos e por partilhar experiências vividas, pode ter certeza de que o quanto conversamos nesses 5 anos, mudou muito de mim.

Ao meu esposo Alexandre, imagino o quão difícil foi para você todas as mudanças de rotina, de humor e de endereço nesses 13 anos que estamos juntos. Obrigada por ser meu companheiro

e segurar minha mão, mas me permitindo ser livre nessa jornada. Por conversar e respeitar cada mudança de fase da nossa vida. Agradeço por cada abraço, cada lágrima enxugada, cada gargalhada em horas aleatórias e principalmente cada atitude da nossa rotina que me faz relembrar e a reafirmar do porquê a gente se escolheu e continua dizendo sim para nós.

Agradeço muito aos meus amigos da UFCG que até hoje são inspiração, me acompanham de pertinho e torcem por mim. Muito obrigada Gessica, Whanea, Cris, Max e a minha irmã de vida Jordana, meu muito obrigada pelo incentivo, conversas longas e por ser exemplo de força e por se fazerem presentes mesmo que distante.

Tenho muito a agradecer a tantas pessoas que conheci nesse tempo doutorado e que contribuíram para o meu crescimento (Leo, Neto, Nany, Linda, Fran, Matheus, Pamela, Layla, Jessy, Yasmin, Mirela, Marcus, Josias, Reginho, Ana, Swami, Silmara e Ketley), todos vocês me fizeram pensar e repensar meus caminhos, minhas atitudes e principalmente saber quem eu quero ser e onde quero chegar. Foi maravilhosa a experiência de conviver com tanta gente diferente, tanto em sala de aula, nas disciplinas de campo, nas coletas e no nosso Lab que tem dias que me pergunto como cabe tanta gente. Obrigada aos amigos que a UFRPE me apresentou e que me receberam de braços abertos e me ensinaram a trabalhar com tanta coisa que eu ainda não tinha visto. Obrigada pelas conversas, pelos lanchinhos, por tanto trabalho e principalmente por me desafiarem a ser cada vez melhor.

Ao grupinho das Draguinhas (Nany, Fran e Matheus), o quarteto fantástico de muito trabalho, muita comida, muita conversa, como é que a gente dá conta, heim?? Nunca imaginei que nesse turbilhão de cargas e emoções que é a pós-graduação, encontraria um grupinho tão diverso em personalidade e tão companheiros nessa jornada. Meu muito obrigada por todo auxílio braçal e emocional, vocês devem saber o quanto foram e são importantes para mim nesse momento, quer seja lendo 200 amostras de SOD em uma manhã, quer seja nas conversas

partilhadas. Obrigada por tantos momentos, corridas ao RU, discussões (científicas ou não), gargalhadas, lágrimas partilhadas e abraços sinceros.

Aos amigos Leo e Neto, agradeço por serem inspiração, vocês nem imaginam o quanto me ensinaram e me aperrearam também. Obrigada por tantos momentos divididos nos primeiros anos de doutorado, por tantas conversas, tantos abraços e ligações, mesmo depois que estamos longe. Sou grata por ter encontrado vocês em minha jornada.

Ao amigo e companheiro de campo Reginho tenho que agradecer e parabenizar, por nossa coragem de enfrentar esse projeto gigante e conseguir finalizá-lo com tanta desenvoltura. Quem via de fora nem imaginava que em cada viagem a gente pensava em desistir. Obrigada pela parceria, por tantos quilômetros rodados, conversados e caminhados naquela areia fofa, por todo auxílio em campo comemorados com uma coquinha gelada.

Enfim, finalizo igual como iniciei. Uma tese não se faz sozinha e sou extremamente grata a todas as pessoas que fizeram parte desse meu processo. Foi difícil, foi trabalhoso, foi desafiador, mas foi encantador na mesma proporção. Vivi, aprendi, reaprendi, me desafiei e me superei. E que venham os novos desafios.

Lista de figuras

Figura 1 Vista panorâmica da Trilha do Chapadão, Parque Nacional do Catimbau-PE, Brasil. Fonte: Pereira, LBS 2019.	7
Figura 2 Foto do cDeep no PARNA Catimbau – PE, demonstrando as marcações de parcelas durante o período seco 2021 (A) e chuvoso 2021 (B). Fonte: Pereira, LBS.	8
Figura 3 <i>Conocliniopsis prasiifolia</i> (A) Planta no ambiente natural; (B) detalhe de inflorescências e folhas. Fonte: Pereira, LBS 2021	9
Figura 4 <i>Pavonia varians</i> (A) Planta; (B) Frutos secos; (C) Folha; (D) Flor e botão floral. Fonte: Pereira, LBS 2022.....	11
Figura 5 <i>Sida galheiriensis</i> (A) Ramo florífero com botões; (B) detalhe das folhas; (C) flor. Fonte: Pereira, LBS 2020	12
Figura 6 <i>Ayenia erecta</i> . (A) Indivíduo com ramificações laterais; (B) Detalhe de folhas e frutos; (C) Detalhe de flores. Fonte: Pereira, LBS, 2021.....	13
Figura 7 <i>Megathyrsus maximus</i> (A) Inflorescência; (B) Detalhe foliar; (C) Planta em campo; (D) Inserção do perfilho. Fonte: Pereira, LBS 2021	14
Figura 1-1 Quantification of photosynthetic pigments Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i> , Chl <i>a/b</i> , and Carotenoids in areas with Al ³⁺ and No Al ³⁺ : (a–d) <i>Ayenia erecta</i> ; (e–h) <i>Pavonia varians</i> ; and (i–l) <i>Sida galheirensis</i> . (n = 4).....	50
Figura 1-2 Contents of Total Soluble Proteins (TSP), Total Soluble Carbohydrates (TSC), Sucrose and Proline, in areas with Al ³⁺ and No Al ³⁺ : (a–d) <i>Ayenia erecta</i> ; (e–h) <i>Pavonia varians</i> ; (i–l) <i>Sida galheirensis</i> . (n = 4).....	51

Figura 1-3 Quantification of Hydrogen Peroxide (H ₂ O ₂) and Malondialdehyde (MDA), in areas with Al ³⁺ : (a–b) <i>Ayenia erecta</i> ; (c–d) <i>Pavonia varians</i> ; (e–f) <i>Sida galheirensis</i> . (n = 4).	52
Figura 1-4 Enzymatic activity of Superoxide dismutase – SOD, Catalase – CAT and Ascorbate peroxidase	54
Figura 2-1 Foto da área experimental no Parque Nacional do Catimbau – PE, evidenciando as marcações de parcelas durante o período seco 2019 (A) e chuvoso 2020 (B).	72
Figura 2-2 Comparação do comportamento de cada parcela em relação aos tratamentos aplicados ao longo das semanas avaliadas. A) pH do solo; B.) Umidade do solo (%). Tratamentos: N0 = 0; N1= 1, N2 = 5, N3 =10 g/m ² /ano de NPK; S = sem invasão e C = com invasão por <i>M. maximus</i>	Erro! Indicador não definido.
Figura 2-3 Comparação do comportamento de cada parcela em relação aos tratamentos aplicados ao longo das semanas avaliadas. A) razão C/N. Tratamentos: N0 = 0; N1= 1, N2 = 5, N3 =10 g/m ² /ano de NPK; S = sem e C = com invasão por <i>M. maximus</i>	Erro! Indicador não definido.
Figura 2-4 Avaliação de metabolismo primário em <i>Conocliniopsis prasiifolia</i> e <i>Pavonia varians</i> . A) Carboidratos solúveis totais (g/Kg ⁻¹) B) Clorofila a/b (mg/g ⁻¹) C) Prolina (mmol/g ⁻¹). Letras mostram diferença significativa entre interação (Nutriente x Invasão) pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Tratamentos: N0 = 0; N1= 1, N2 = 5, N3 =10 g/m ² /ano de NPK; S = sem e C = com invasão por <i>M. maximus</i>	78
Figura 2-5 <i>Pavonia varians</i> . A) Atividade da catalase (μmol H ₂ O ₂ mg ⁻¹ PST min ⁻¹); B) Atividade da ascorbato peroxidase (μmol ASA mg ⁻¹ PST min ⁻¹); <i>Sida galheirensis</i> . C) Atividade da ascorbato peroxidase (μmol ASA mg ⁻¹ PST min ⁻¹); D) Malondialdeido (MDA)	

($\mu\text{mol/g-1}$). Letras mostram diferença significativa entre interação (Nutriente x Invasão) pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Tratamentos: N0 = 0; N1= 1, N2 = 5, N3 =10 g/m²/ano de NPK; S = sem e C = com invasão por *M. maximus*. 80

Lista de tabelas

Tabela 1-1. Physical and chemical properties of soils with and without aluminium between 20 and 40 cm depth, in the Caatinga Experimental Module in Catimbau National Park, PE, Brazil. (n = 5).....	49
Tabela 2-1. Tabela de variância com resultados do GLM para análise química do solo a $\pm$ 40 cm de profundidade na área experimental, Parque Nacional do Catimbau, Buíque-PE, Brasil.....	76
Tabela 2-2. Tabela de variância de metabolismo primário das espécies, comparação dos dados do modelo do GLMM.....	80
Tabela 2-3 Tabela de variância com parâmetros de estresse oxidativo das espécies, comparação dos dados do modelo do GLMM.....	83
Tabela 2-1S Resultados de análise GLMM para parâmetros relacionados ao metabolismo primário nas três espécies avaliadas, levando em consideração a interação entre Nutrientes e Invasão.....	93
Tabela 2-2S Resultados de análise GLMM para parâmetros relacionados ao estresse oxidativo nas três espécies avaliadas, levando em consideração a interação entre Nutrientes e Invasão.....	94

Lista de siglas

APX - Ascorbato peroxidase

C.O. – Carbono Orgânico

CAT – Catalase

cDEEP: Caatinga – Dry Ecosystem Ecological Program

CTC- Coeficiente de troca catiônica

DTT - 1,4-ditiotreitol

EDTA – Etilenodiaminotetracético

FAA – Formol, Ácido acético e Álcool

FAO – Food and Agriculture Organizations

FTSS - Florestas Tropicais Sazonalmente Secas

GLM – Modelos Lineares Generalizados

GLMM – Modelos Lineares Generalizados Misto

IPCC – International Panel Climate Change

K - Potássio

M.O. – Matéria Orgânica

N – Nitrogênio

P – Fósforo

PARNA – Parque Nacional

PVPP - Polivinilpolipirrolidona

SDTFs - Seasonally Dry Tropical Forests

SOD - Superóxido Dismutase

TCA - Ácido Tricloroacético

UNPD - United Nations Program Development

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
Lista de figuras	v
Lista de tabelas	viii
Lista de siglas	ix
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERENCIAL TEÓRICO.....	4
Caatinga: Uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca	4
Área de estudo e espécies avaliadas.....	7
Os solos das regiões semiáridas e os distúrbios humanos	15
Mecanismos fisiológicos e bioquímicos mitigadores do estresse abiótico	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
CAPÍTULO 1	34
EFFECTS OF ALUMINIUM ON ANTIOXIDATIVE SYSTEM IN NATIVE SPECIES OF THE BRAZILIAN TROPICAL DRY FOREST (CAATINGA).....	34
Introduction	37
Materials and methods.....	40
Characterisation of the collection area.....	40
Soil collection and species selection	40
Pigments: chlorophylls and carotenoids	41
Sucrose and total soluble carbohydrates.....	42

Hydrogen peroxide (H ₂ O ₂) and malondialdehyde (MDA) content	42
Proline content	42
Soluble protein content and enzymatic activity	43
Statistical analysis	44
Results and discussion	44
Physical and chemical characterisation of the soil in the experimental area	45
Biochemical variables	47
Conclusion	56
Disclosure statement	56
Funding	57
Notes on contributors	57
ORCID	58
Reference	58
CAPÍTULO 2	64
O ENRIQUECIMENTO NUTRICIONAL E A INVASÃO POR MEGATHYRSUS MAXIMUS INTERFEREM NO METABOLISMO DE ESPÉCIES PIONEIRAS EM ÁREAS DE PASTAGENS NEGLIGENCIADAS NA FLORESTA ESTACIONAL SECA DO BRASIL?	64
RESUMO GRÁFICO	66
RESUMO	66
ABSTRACT	67

1. Introdução.....	68
2. Materiais e métodos	71
Área de estudo.....	71
Coleta e análise do solo.....	72
Seleção de espécies e coleta do material vegetal	72
Conteúdo de proteínas solúveis totais e atividades enzimáticas	73
Conteúdo de Malondialdeído (MDA) e H ₂ O ₂	74
Pigmentos fotossintéticos e carotenoides.....	74
Sacarose e carboidratos solúveis totais	74
Análise estatística.....	75
3. Resultados	75
4. Discussão.....	81
5. Conclusão	86
6. Financiamento	87
7. Referências.....	87
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	94

RESUMO

Caatinga, a maior e mais populosa Floresta Tropical Sazonalmente Seca do mundo, localiza-se predominantemente no Nordeste do Brasil. Este ecossistema único é caracterizado por uma vegetação altamente endêmica, adaptada às condições climáticas semiáridas e a solos com baixas concentrações de nutrientes. No entanto, enfrenta diversas ameaças, incluindo o uso insustentável de recursos pela população, a intensificação da seca devido às mudanças climáticas e a invasão de espécies exóticas. Tais ameaças comprometem a biodiversidade local e favorecem processos de desertificação. Este estudo tem como objetivo, avaliar o comportamento bioquímico de plantas nativas pioneiras em resposta às alterações do solo e à competição crescente devido à invasão por *Megathyrsus maximus*. Observamos que plantas com raízes mais curtas tendem a reagir de forma mais eficiente às mudanças de acidez e ao acúmulo de Al^{3+} em solos arenosos da Caatinga. Embora a adição de NPK antes da estação de crescimento, juntamente com a invasão de *M. maximus*, não tenha causado alterações significativas no solo ao longo de um ano, sugerimos que esses nutrientes possam ter sido lixiviados ou que as condições iniciais do solo tenham sido restauradas devido à alta atividade do solo e à absorção pela planta invasora. Mesmo sem mudanças detectáveis nos solos, as plantas nativas exibiram sinais de redução de nitrogênio, principalmente em áreas invadidas por espécies exóticas, indicando um aumento na competição por recursos. Esses resultados fornecem *insights* importantes sobre as respostas das plantas nativas às alterações antrópicas, que podem ser exacerbadas pelas mudanças climáticas, ameaçando a regeneração natural da Caatinga e a sobrevivência de espécies endêmicas pioneiras. Para uma compreensão mais completa dos efeitos das flutuações ambientais sobre essas espécies, recomendamos estudos de longo prazo, dada a natureza lenta das respostas à adubação e à invasão de plantas exóticas.

Palavras-chave: Adubação, Estresse oxidativo, Metabolismo primário, Perturbação antrópica, Planta nativa, Restauração.

ABSTRACT

Caatinga, the largest and most populous Seasonally Dry Tropical Forest in the world, is located predominantly in the Northeast of Brazil. This unique ecosystem is characterized by highly endemic vegetation, adapted to semi-arid climatic conditions and soils with low nutrient concentrations. However, it faces several threats, including the unsustainable use of resources by the population, the intensification of drought due to climate change and the invasion of exotic species. Such threats compromise local biodiversity and favor desertification processes. This study aims to evaluate the biochemical behavior of pioneer native plants in response to soil changes and increasing competition due to invasion by *Megathyrsus maximus*. We observed that plants with shorter roots tend to react more efficiently to changes in acidity and the accumulation of Al^{3+} in sandy soils in the Caatinga. Although the addition of NPK prior to the growing season, coupled with the invasion of *M. maximus*, did not cause significant changes to the soil over the course of a year, we suggest that these nutrients may have been leached or that the initial soil conditions may have been altered. restored due to high soil activity and absorption by the invasive plant. Even without detectable changes in soils, native plants showed signs of nitrogen reduction, especially in areas invaded by exotic species, indicating an increase in competition for resources. These results provide important insights into the responses of native plants to anthropogenic changes, which can be exacerbated by climate change, threatening the natural regeneration of the Caatinga and the survival of pioneering endemic species. For a more complete understanding of the effects of environmental fluctuations on these species, we recommend long-term studies, given the slow nature of responses to fertilization and invasion by exotic plants.

Keywords: Fertilization, Oxidative stress, Primary metabolism, Anthropogenic disturbance, Native plant, Restoration.

INTRODUÇÃO GERAL

As plantas por serem indivíduos sésseis, dependem diretamente de recursos bióticos e abióticos do local onde estão inseridas. Pequenas variações no solo podem afetar seu crescimento e desenvolvimento de forma positiva ou negativa, alterando aspectos bioquímicos e morfofisiológicos a nível de indivíduo, até atingir níveis ecológicos como variações na dinâmica e na biodiversidade local, e consequentemente afetar funções e serviços ecossistêmicos (Oliveira *et al.*, 2021; Santana *et al.*, 2022).

Variações climáticas, como o aumento de temperatura (Basso *et al.*, 2021), irregularidades de chuva e empobrecimento do solo (IPCC, 2022), expõem essas plantas em condições adversas, demandando delas um maior esforço para sua sobrevivência. Em regiões de terras secas, onde é comum um alto endemismo, devido às particularidades edafoclimáticas (Dryflor *et al.*, 2016), as espécies de plantas se tornam mais sensíveis a mudanças a curto prazo, já que demandam relações ecológicas mais especializadas tornando-as suscetíveis a eventos de extinção. Por isso, regiões de clima semiárido tendem a ser áreas vulneráveis aos efeitos das mudanças climáticas e/ou ações antrópicas (Marengo; Torres; Alves, 2017; Puritty *et al.*, 2019; Torres-Ruiz *et al.*, 2017).

No Brasil a FTSS – Floresta Tropical Sazonalmente Seca é uma região semiárida vasta, com aproximadamente 900 km² (Oliveira *et al.*, 2019), formada por diferentes fitofisionomias e com solos em sua maioria arenosos, pedregosos a rochosos (Marinho *et al.*, 2019), ocasionando baixa retenção de água, consequentemente pouca disponibilidade de nutrientes (Menezes *et al.*, 2012; Santana *et al.*, 2022), além do acúmulo de metais influenciados pelo intemperismo, composição do solo (Herrero Fernández *et al.*, 2022) e pelo mau uso da terra (Gualberto *et al.*, 2021; Santana *et al.*, 2022).

A região semiárida da Caatinga é também uma área de pecuária e agricultura, devido à grande população residente e dependente dos recursos florestais, o que tem impacto direto na capacidade de nutrição e retenção do solo (Santana *et al.*, 2022). Além de favorecer a inserção, o desenvolvimento e invasão, por espécies exóticas (Han *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2019) principalmente aquelas para suplementar a alimentação animal como *Megathyrus maximus*, um fator a mais sobre a conservação da flora nativa (Kuebbing; Nuñez, 2016).

A sazonalidade climática, o solo arenoso, a umidade e a fertilidade do solo, são os principais fatores que moldam a flora local (Rito *et al.*, 2017). Segundo Oliveira *et al.* (2019), a soma dos parâmetros climáticos e usos do solo, são atributos que ajudam a prever e entender a diversidade das FTSS. A maior diversidade é representada pelo extrato herbáceo com maior riqueza e diversidade durante o período chuvoso (Oliveira *et al.*, 2019) e morte ou estágio de dormência no período seco, época de maior diversidade de bancos de sementes no solo (Harrison; Laforgia, 2019; Tomlinson *et al.*, 2018).

Devido a sazonalidade local (seco-chuvoso) e o alto índice populacional, é comum nas FTSS a criação de caprinos e bovinos, e a retirada de madeira para diversos fins, o que se torna um fator a mais no comprometimento da sobrevivência da flora lenhosa e pouco palatável para grandes herbívoros (Pinho *et al.*, 2019; Sfair *et al.*, 2018), apresentando então diferentes cenários entre o período chuvoso e seco, e entre áreas de floresta conservada, em uso ou em restauração natural (Santana *et al.*, 2022). O extrato arbustivo arbóreo, é marcado por espécies perenes (Athiê-Souza *et al.*, 2019) com característica e adaptações que permitem sobreviver aos períodos de seca mais longos do que os chuvosos (Figueiredo *et al.*, 2015; Holanda *et al.*, 2019; Shirke; Pathre, 2004).

Estudos sobre estratégias de restauração e mitigação das ações antrópicas ou mudanças climáticas, são comuns em todo o mundo. Ao avaliar paisagens naturais, reflorestadas e utilizadas na agricultura sob o uso de fertilizantes, consegue-se perceber as variações na qualidade do solo e como essas alterações podem afetar a vegetação nativa (Gransee; Fühns, 2013; Holland; Thomas; Soti, 2022; Santana *et al.*, 2022; Tognetti *et al.*, 2021).

Compreendendo a grande importância das plantas dentro de ecossistemas, expostas, dependentes e susceptíveis aos recursos bióticos e abióticos do ambiente, este estudo visa explorar as complexas interações entre fatores ambientais e a fisiologia vegetal. As mudanças climáticas, notadamente ocasionadas por mudanças na temperatura, nos ciclos das chuvas e na degradação do solo, estão impactando severamente as plantas, especialmente em regiões semiáridas como a Caatinga. Onde a sazonalidade é determinante na estruturação da vegetação, é essencial entender como esses elementos influenciam a diversidade e a sobrevivência das espécies.

Nesses ambientes, a flora nativa, muitas vezes endêmica, enfrenta desafios ainda maiores devido às suas especializações ecológicas e à pressão crescente das atividades humanas, como agricultura e pecuária. Além disso, a invasão por espécies exóticas e a extração de recursos vegetais contribuem para a alteração da dinâmica e da biodiversidade locais. Diante desse contexto, este estudo se propõe a investigar os efeitos dos parâmetros sazonais do solo e diferenças nutricionais no solo (de forma artificial), em conjunto com a invasão biológica por *M. maximus*, sobre as respostas bioquímicas de quatro espécies dominantes em uma área de regeneração natural na Caatinga. Ao compreender como esses fatores interagem e afetam as plantas dominantes nesse ecossistema, este trabalho contribuirá para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação e restauração, além de fornecer insights sobre as relações complexas entre vegetação e ambiente.

Quando eu li sua introdução não consegui perceber a importância de testar diferentes doses de NPK. Imagino que você tenha estudado a influência da adubação para averiguar a hipótese de que a fertilização em excesso pode ser prejudicial ao solo (acidificação, desbalanço nutricional, toxicidade, etc) e favorece o desenvolvimento de espécies exóticas que acabam comprometendo a fisiologia da flora nativa visto que há competição por recursos além de possibilidades de patógenos.

Sugiro que nessa introdução geral, inter-relacione mais os seus artigos. Não há menção a contaminação por AL, por ex. O que de fato levou você a investigar o alumínio e a influência deste elemento nas plantas nativas?

REFERENCIAL TEÓRICO

Caatinga: Uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca

A Caatinga (do Tupi: *ka'a* = mata + *tinga* = branco) assim chamada no Brasil, é a vegetação que recobre a maior área de clima semiárido do país, fazendo parte das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas - FTSS (Souza *et al.*, 2019), é a segunda região de terra seca mais diversa do mundo (Dryflor *et al.*, 2016), com aproximadamente 900 km²(Moro *et al.*, 2016) (Velloso, *et al.*, 2002), abrangendo os estados do nordeste brasileiro e parte norte de Minas Gerais. Formada por um mosaico de solos e fitofisionomias, com clima sazonal, baixa precipitação, longos períodos de seca e alta taxa de evapotranspiração (Moro *et al.*, 2016).

É descrita como umas das FTSS mais densamente habitadas do mundo, onde cerca de 50% de suas terras são utilizadas intensamente pela população para agricultura e pecuária extensiva (Marengo; Torres; Alves, 2017). Segundo Rito *et al.* (2017) a chuva é o principal fator que modula a distribuição de espécies e sua irregularidade, somada aos efeitos antrópicos agudos

(desmatamento), crônicos (uso intensivo de fertilizantes e defensores agrícolas, pastoreio, extração de madeira), tendem a reduzir a heterogeneidade e produtividade local, podendo gerar eventos de desertificação (Marinho *et al.*, 2019).

Devido à grande população vivente e dependente da FTSS, a cultura de bovinos e caprinos, a utilização de fertilizantes, irrigação (Sfair *et al.*, 2018) e o mau uso do solo, tem proporcionado modificações na umidade, concentrações nutricionais no solo (Santana *et al.*, 2022), além do aumento da acidificação por contaminação de rejeitos químicos (Herrero Fernández *et al.*, 2022) e consequentemente invasão por espécies exóticas mais tolerantes (Holland; Thomas; Soti, 2022), dificultando a resiliência e conservação da biodiversidade local, tornando a Caatinga umas das áreas vulneráveis aos efeitos das mudanças climáticas (Marengo; Torres; Alves, 2017; Puritty *et al.*, 2019).

A vegetação da FTSS apresenta alto índice de endemismo, com diferentes estratégias adaptativas como xeromorfismo, caducifolia e estruturas morfoanatômicas que favorecem seu desenvolvimento frente as características locais (Souza *et al.*, 2010). Mesmo adaptadas a tais condições, as plantas podem sofrer com estresse hídrico, temperaturas elevadas, toxidez, levando a má formação, alterações no crescimento, desenvolvimento (Costa *et al.*, 2021; Kledson *et al.*, 2019) e nos processos reprodutivos, frente a intensificação e/ou irregularidade dos fenômenos naturais de seca e chuva (Domingos-Melo *et al.*, 2020; Hu *et al.*, 2020).

A desregulação dos fenômenos naturais pelas mudanças climáticas ou ações antrópicas diretas, tem se intensificado a cada ano. De forma geral, os ecossistemas florestais sofrem constantes transformações, como a intensificação de seca, irregularidades de chuva, aumento do intemperismo e alterações no solo (Santana *et al.*, 2022), as quais tendem a favorecer a extinção local e gradual de espécies, e a substituição por espécies mais tolerantes, que em sua

maioria são exóticas (Holland; Thomas; Soti, 2022; Rhodes *et al.*, 2021), modificando totalmente a estrutura vegetacional (Allen *et al.*, 2010; O'Brien *et al.*, 2017) e consequentemente a paisagem e a dinâmica do ambiente (Rito *et al.*, 2017).

Essa redução da diversidade, aumenta ainda mais o empobrecimento do solo (Santana *et al.*, 2022), efeito atrelado também as mudanças climáticas segundo o IPCC, (2022). Que pode ser intensificado pelo uso indiscriminado do solo, monocultura, cultivo de espécies exóticas como forrageira e a transformação de ambientes naturais em pasto ou áreas agricultáveis (Williams; Baruch, 2000).

A redução da biodiversidade é um problema que afeta diretamente a conservação florestal e a segurança alimentar, hídrica e energética da população mundial e sendo a garantia desses, um dos Objetivos de Desenvolvimento Sustentável ¹ (ODS 15.1) propostos pelo Programa das Nações Unidas pelo Desenvolvimento-PNUD (UNDP, 2022) até o ano de 2020, com o intuito de amenizar os efeitos das mudanças climáticas, mudanças de diversidade e aumento da poluição. Porém, segundo a FAO-Food and Agriculture Organization esta meta não foi atingida, havendo um aumento na perda de diversidade através do desmatamento e da desertificação em ecossistemas florestais principalmente durante o período da pandemia por Covid-19 (FAO, 2022).

A soma das peculiaridades edafoclimáticas, endemismos, aumento populacional e os efeitos das mudanças climáticas (IPCC, 2022), nos leva a buscar mais informações de como as plantas nativas da região podem se comportar frente as rápidas modificações da paisagem, intensificação das ações antrópica, com o intuito de compreender o comportamento individual de plantas nativas e como isso influencia na dinâmica da comunidade vegetal em terras secas.

Área de estudo e espécies avaliadas

O Parque Nacional do Catimbau – PE, ou PARNA Catimbau, trata-se de uma unidade de conservação integral fundada em 2002, com aproximadamente 62.294,14 ha, localizado no agreste de Pernambuco ($8^{\circ}23'17''$ – $8^{\circ}36'35''$ S; $37^{\circ}11'00''$ – $37^{\circ}33'32''$ W), que compreende os municípios de Ibirimir, Tupanatinga e Buíque (IBAMA, 2002). É dominado pela vegetação de Caatinga (Athiê-Souza *et al.*, 2019) com clima predominante do tipo BSH's (semiárido), segundo a classificação Köppen-Geiger e média anual de precipitação de aproximadamente 700mm, e chuvas concentradas no primeiro semestre do ano (Alvares *et al.*, 2014).

Mesmo sendo uma área protegida, o PARNA Catimbau ainda é o lar de mais de 400 famílias, cuja a vida depende da agricultura de subsistência, criação de caprinos e coleta de produtos florestais, como lenha, madeira e forragem (Rito *et al.*, 2017) gerando grande impacto na diversidade local (Figura 1).



Figura 1 Vista panorâmica da Trilha do Chapadão, Parque Nacional do Catimbau-PE, Brasil. Fonte: Pereira, LBS 2019.

A constituição da flora do parque é dominada pelas famílias Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Myrtaceae, Apocynaceae, Malpighiaceae e Cyperaceae. Apesar do baixo índice de espécies endêmicas no estudo de Athiê-Souza *et al.* (2019), a região apresenta várias espécies raras ou ameaçadas, reforçando a necessidade de conservação da diversidade do parque.

A área selecionada para o desenvolvimento do experimento foi intitulada de cDEEP: Caatinga – Dry Ecosystem Ecological Program, localizada (08°34'10.259435" S e 37°14'20.853678" W), cobre cerca 6,7 ha (Figura. 2). Trata-se de uma área em processo de regeneração natural desde meados de 2002, após uso para pastoreio segundo populares. O solo da área é arenoso, ácido e com baixa retenção hídrica, e consequentemente a redução da quantidade de nutrientes (Pereira *et al.*, 2024). Devido à grande clareira e suas peculiaridades a área apresenta maior domínio de espécies ruderais e lenhosas de porte arbustivo, algumas destas endêmicas com restrição de distribuição dentro do próprio parque e em outras áreas da Caatinga.



Figura 2 Foto do cDeep no PARNA Catimbau – PE, demonstrando as marcações de parcelas durante o período seco 2021 (A) e chuvoso 2021 (B). Fonte: Pereira, LBS.

As espécies nativas são dominantes na área, e as de maior ocorrência, inclusive no período seco foram: *Conocliniopsis prasiifolia* (DC.) R. M. King & H. Rob. – Asteraceae,

Pavonia varians Moric. – Malvaceae, *Sida galheirensis* L. – Malvaceae. Além de *Ayenia erecta* Mart. ex K. Schum. – Malvaceae, que domina a área apenas durante o período chuvoso, não sendo citada no trabalho de Athiê-Souza *et al.* (2019).

Conocliniopsis prasiifolia (Asteraceae) é aquela com maior restrição de distribuição no Brasil. Representante única do gênero *Conocliniopsis* no Brasil, é nativa e endêmica, encontrada em áreas de Caatinga, Cerrado e Restinga nos estados de Alagoas, Bahia e Pernambuco (Nakajima, 2015). É um arbusto com até 1 m de altura, possui folhas alternas, membranáceas com ápice agudo, margem crenada, base truncada e inflorescência do tipo capítulo corimbiforme, com corolas glabras e lilás (Nakajima, 2015).

Apesar das suas restrições territoriais *C. prasiifolia* é estudada em função dos seus constituintes químicos com ação anti-inflamatória e analgésica (Almeida *et al.*, 2006) e ecologicamente, pela sua função como flora apícola (Viana; Silva; Kleinert, 2006).



Figura 3 *Conocliniopsis prasiifolia* (A) Planta no ambiente natural; (B) detalhe de inflorescências e folhas. Fonte: Pereira, LBS 2021

Pavonia varians (Figura 4) é a espécie de maior dominância no cDeep, sendo encontrada em áreas de maior incidência solar e solo arenoso, pertencente ao terceiro maior gênero da

família Malvaceae, classificado como um subarbusto a arbusto, medindo de 1 - 2,5 m de altura, com ramos que decaem radialmente e indumento velutino, verde-acinzentado, que se torna ríspido no período de seca. As folhas são 5-7 bilobadas, palmadas e velutinas, e suas flores possuem pétalas amarelas com base vinácea (Esteves, G., 2015), com floração dependente da chuva, onde a umidade nas pétalas dificulta a completa antese, levando-a a autopolinização (Domingos-Melo *et al.*, 2020).

É nativa e endêmica da Caatinga, com ocorrência nos estados da Bahia, Ceará, Pernambuco e Piauí. Apresenta ampla distribuição em solos arenosos e as margens do Rio São Francisco, e é popularmente conhecida por malva-grande, malvão e malva-cabeça-de-veado devido o formato do seu fruto (Esteves, 2015). Poucos trabalhos abordam informações além da taxonomia de *P. varians*. No Brasil as folhas são utilizadas para infecções na boca, garganta e aparelho digestivo, descrevendo-se para a espécie a presença de flavonoides, xantonas, saponinas, leucoantocianidinas e taninos, sendo considerada uma espécie com potencial antioxidante como descrito para muitas espécies da família Malvaceae (Leal *et al.*, 2007).

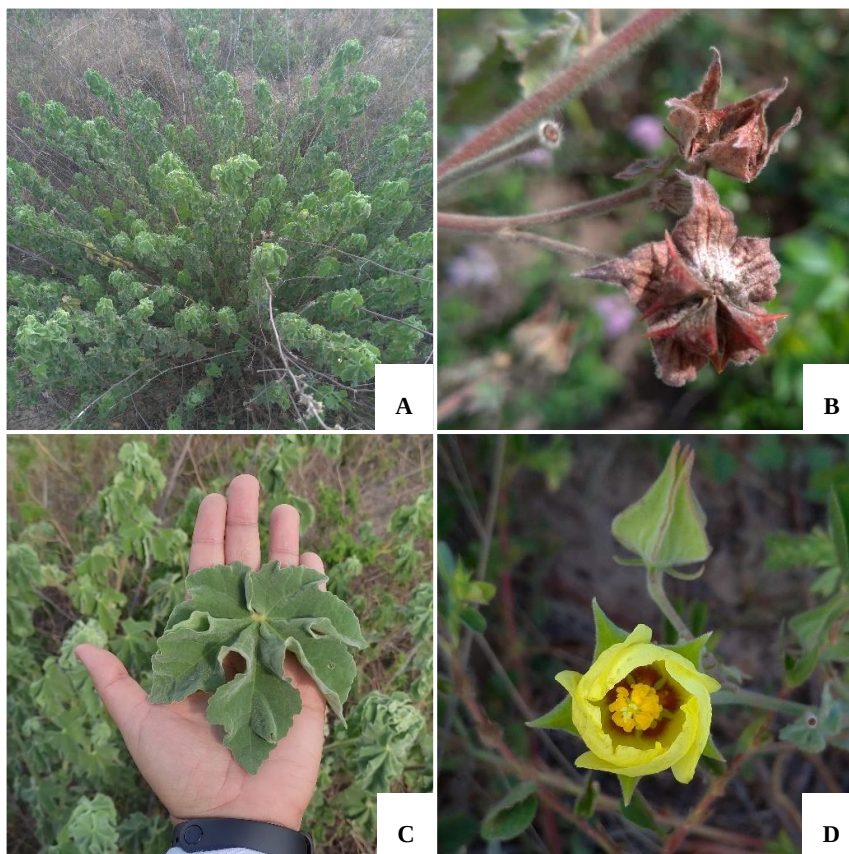


Figura 4 *Pavonia varians* (A) Planta; (B) Frutos secos; (C) Folha; (D) Flor e botão floral. Fonte: Pereira, LBS 2022.

Potencial medicinal também reconhecido e confirmado em *Sida galheirensis* (Silva *et al.*, 2006), pertencente ao segundo maior gênero da família Malvaceae *S. galheirensis* (Figura 4) é um subarbusto lenhoso, nativo e endêmico do Brasil, popularmente conhecido como malva branca. Possui distribuição nos domínios de Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica – Restinga e principalmente em áreas antrópicas (Bovini, 2015).

As espécies do gênero *Sida* são amplamente estudadas devido seu uso na medicina popular em vários países. No nordeste do Brasil espécies deste gênero são utilizadas para combater tosse, problemas estomacais, febre, reumatismo e dores articulares (Agra *et al.*, 2007) sendo considerado promissor quando se fala de biomoléculas ativas, com cerca de 89 novas moléculas com potencial fitoquímico encontradas nos últimos cinco anos (Rodrigues *et al.*, 2022). Porém *S. galheirensis* ainda é uma espécie com poucas informações, sendo identificado

ácidos fenólicos, cumarinas, esteroides e flavonoides associados a capacidade antioxidante (Silva *et al.*, 2006).

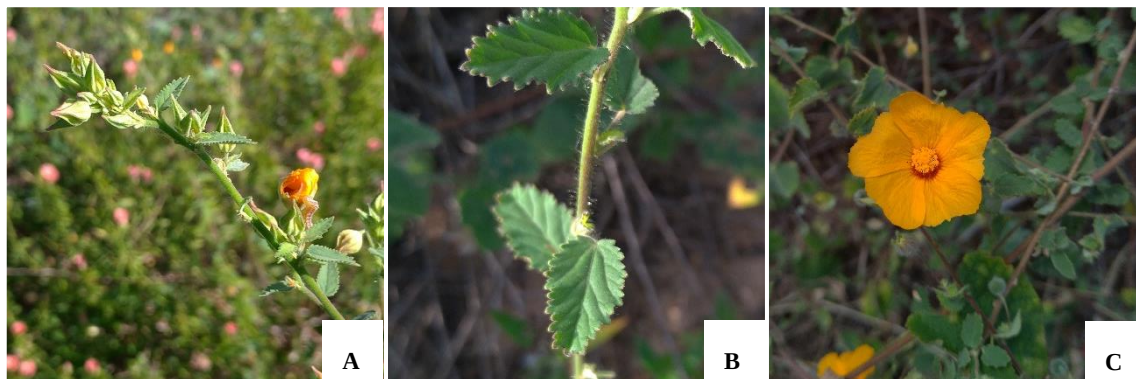


Figura 5 *Sida galheiriensis* (A) Ramo florífero com botões; (B) detalhe das folhas; (C) flor. Fonte: Pereira, LBS 2020

Mesmo com diversos compostos químicos com potencial farmacológico, *S. galheiriensis*, não apresenta compostos alelopáticos, sendo considerada uma boa espécie para áreas em restauração, já que se desenvolve bem em áreas abertas e bordas de estradas, demonstrando uma rusticidade e potencial de desenvolvimento em áreas abandonadas (Castro; Fabricante; Araújo, 2016).

Tanto para espécies de *Pavonia*, quanto para *Sida* é descrita a presença de mucilagem, que pode favorecer o desenvolvimento destas espécies em áreas abertas, com maior incidência solar e alta evapotranspiração. A mucilagem juntamente com outras características descritas para as espécies da família Malvaceae, como a alta quantidade de tricomas que reduz a perda de água excessiva para o ambiente (Pimentel; Machado; Rocha, 2011).

Além destas espécies *A. erecta* (Figura 5) também pertencente à família Malvaceae, sendo nativa e endêmica do Brasil, mostrou-se representativa na área do experimento (Figura 2). Devido ao porte herbáceo/subarbustivo e um ciclo de vida mais curto, *A. erecta* apresenta-se de forma abundante durante o período chuvoso. Medindo até 40 cm de altura, *A. erecta*

encontra-se distribuída na região nordeste do Brasil em áreas de Caatinga e Mata atlântica (Esteves, 2015).

Os estudos a respeito da *A. erecta* estão ligados a distribuição e informações taxonômicas, conhecendo-se pouco da sua fisiologia, anatomia e ecologia (Andrade *et al.*, 2009; Silva; Araújo; Ferraz, 2009). Dentro da área de coleta possui alta dominância no período chuvoso, principalmente em bordas e espaços com maior incidência solar.

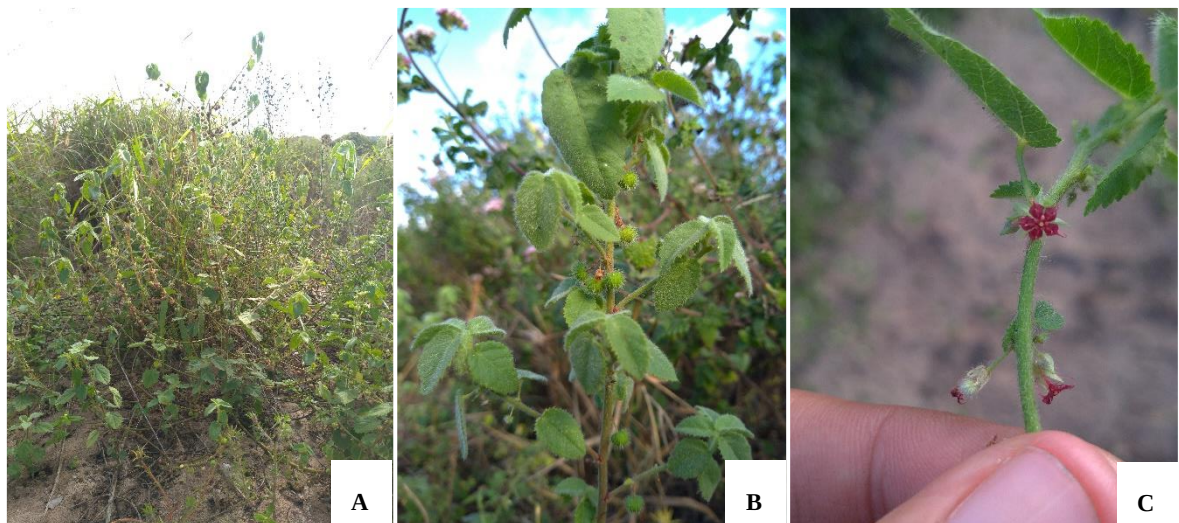


Figura 6 *Ayenia erecta*. (A) Indivíduo com ramificações laterais; (B) Detalhe de folhas e frutos; (C) Detalhe de flores. Fonte: Pereira, LBS, 2021

Mesmo com comunidade herbácea com mais de 50 espécies identificadas (dados não publicados), na área em regeneração natural do cDeep- PARNA Catimbau, PE, além das oscilações climáticas naturais da região, as espécies lidam constantemente com a retirada de populações para cultivos de espécies agrícolas e posteriormente com a ocupação dos espaços por espécies exóticas como *Megathyrsus máximos* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (Figura 7), por exemplo.



Figura 7 *Megathyrsus maximus* (A) Inflorescência; (B) Detalhe foliar; (C) Planta em campo; (D) Inserção do perfilho. Fonte: Pereira, LBS 2021

Espécies de gramíneas africanas como *M. maximus* tem sido amplamente utilizada como alternativa para forragem, por apresentarem altos níveis de produção, além de tolerância a herbivoria e ao estresse hídrico e nutricional (Rhodes *et al.*, 2021). Seu amplo cultivo tem se difundido com aumento da população humana e alta produção de bovinos, alterando as paisagens naturais com inserção de monoculturas, desmatamento e dominância por espécies exóticas.

Mesmo com alto valor econômico e nutritivo, *M. maximus* destaca-se como uma gramínea invasora de alto risco, afetando áreas nativas e a produtividade de diversas culturas (Rhodes *et al.*, 2021). Essas características somadas a dispersão de sementes pelo vento e fácil propagação vegetativa pelos estolões, têm causado a invasão, o aumento e a naturalização dessas espécies em diversos ecossistemas naturais (Kuebbing; Nuñez, 2016), gerando

distúrbios de habitat que podem ser potencializados principalmente em locais onde a população depende diretamente do que é produzido ou oferecido pelas áreas florestais.

As espécies exóticas com potencial invasor, sejam elas de hábitos graminóides, arbustivos ou arbóreas, são assim categorizadas devido a facilidade no processo reprodutivo (Biederman *et al.*, 2017), são capazes de alcançar maior absorção de água do solo e melhor uso eficiente da água em situações de seca (Costa Lourenço *et al.*, 2022; Figueiredo *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2016), alta alocação de biomassa para folhas, alta taxa de crescimento e desenvolvimento (Barros *et al.*, 2020; Hector; Bagchi, 2007), altas taxas de trocas gasosas (Williams; Baruch, 2000), rápida absorção e uso dos nutrientes disponíveis devido ao maior desenvolvimento radicular e incorporação de nutrientes na folha (Musso *et al.*, 2021), o que promove um efeito superior quando comparado ao desenvolvimento da vegetação nativa.

Diante disso as espécies exóticas afetam negativamente as relações ecológicas e dificultam a resiliência e a restauração das florestas (Kuebbing; Nuñez, 2016).

Consequentemente o rápido aumento de biomassa pela população exótica altera não só a composição herbácea por sombreamento, mas também a sobrevivência das espécies arbóreas após a emergência de mudas (Hoffmann; Haridasan, 2008; Musso *et al.*, 2021), podendo prejudicar os processos de sucessão.

Os solos das regiões semiáridas e os distúrbios humanos

Em regiões áridas e semiáridas do Brasil é comum a modificação de paisagens em função do sustento da população (Tabarelli *et al.*, 2018). Devido as características do edafoclimáticas, os solos tendem a ser mais ácidos e com baixas disponibilidades hídricas e nutricional (Herrero Fernández *et al.*, 2022). Por isso, é comum o esgotamento e rápido abandono das áreas após

alguns cultivos de espécies agrícolas formando grandes áreas de clareiras com difíceis processos de restauração natural (D'Angioli *et al.*, 2022).

As espécies nativas adaptadas as condições tendem a responder menos as flutuações do solo (Pereira *et al.*, 2024) e a diversidade de espécies favorece a alta atividade microbiana e bioquímica do solo a fim de favorecer as relações mutualísticas e permanência de espécies pioneiras e endêmicas (D'Angioli *et al.*, 2022; Kuebbing; Nuñez, 2016). E a perda das folhas e decomposição de matéria orgânica proveniente dessa maior diversidade, favorece as recargas de carbono (C), nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) variando de acordo com as espécies presentes acima do solo (Santana *et al.*, 2022)

A decomposição de matéria orgânica em ambientes naturais melhoram os níveis de nitrogênio no solo e a falta de fatores que controlem a população como patógenos, competição, herbívoros e defesa de plantas nativas contra essas espécies, favorece o crescimento e naturalização de exóticas (Kuebbing; Nuñez, 2016). O mesmo é visto em áreas cultiváveis, onde espécies de gramíneas exóticas migram e se estabelecem dentro de culturas agrícolas, que ao receberem periódicas cargas de fertilizantes favorecem o solo, com relação aos nutrientes e nutrição.

Áreas de clima semiárido tendem a apresentar solos que variam de extremamente arenosos, pedregosos a rochosos (Marinho *et al.*, 2019), apresentando variações naturais na fertilidade, umidade e acidez, aumentando a presença de metais como K, Fe e Al, que podem apresentar potencial fitotóxico (Herrero Fernández *et al.*, 2022). Mesmo em plantas adaptadas, o aumento de metais, pode acarretar má formação de regiões da planta, dificuldade de desenvolvimento, como visto em outras florestas secas do Brasil (Castro *et al.*, 2022).

Assim como água é um fator limitante e regulador da biodiversidade da Caatinga, o solo também tem sua contribuição no mosaico florístico de cada região, já que diferentes concentrações de nutrientes podem favorecer a permanência de algumas espécies em determinadas áreas e controlar a disponibilidade e oferta de recursos para outras espécies presentes (Tognetti *et al.*, 2021).

O uso de fertilizantes em culturas agronômicas é um procedimento rotineiro para aumento da produtividade, mas que a longo prazo pode afetar os ecossistemas em diversos níveis. A utilização indiscriminada desses elementos, em especial o nitrogênio, afeta não só a produtividade de um grupo de plantas, mas reduz drasticamente a fertilidade do solo (Srivastava *et al.*, 2021). Após a lixiviação, as concentrações de nitrato em águas subterrâneas aumentam, levando a contaminação e eutrofização de lagos e rios (Srivastava *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2021), podendo reduzir a biodiversidade de forma considerada (Musso *et al.*, 2021; Rhodes *et al.*, 2021).

A percolação desses nutrientes no solo e a utilização destes em ambientes naturais podem favorecer os processos de invasão de plantas exóticas, antecipando a floração e aumenta sua cobertura, principalmente em gramíneas de alto rendimento (Biederman *et al.*, 2017; D'Angioli *et al.*, 2022), dificultando assim processos de sucessão ou restauração ambiental. Em espécies lenhosas em áreas de floresta seca, o uso prolongado de nutrientes altera as estruturas responsáveis pelas trocas gasosas e transporte de água, alterando a quantidade dos estômatos e aumentando o seu tamanho, agindo em conjunto com a redução na densidade e aumento no diâmetro de vasos xilemáticos, dificultando o transporte de água, devido a embolia em plantas de maior porte, como árvores e arbustos (Costa *et al.*, 2021).

A utilização desenfreada e cada vez mais frequente de fertilizantes nitrogenados vem sendo observada ao longo dos anos com enfoque nas modificações de paisagens, alterações na ciclagem de nutrientes (Fowler *et al.*, 2013; Srivastava *et al.*, 2021), poluição de cursos de água (Zhang *et al.*, 2021), pode favorecer ainda mais o sucesso de espécies invasoras (Rhodes *et al.*, 2021) alterar a umidade do solo (Costa *et al.*, 2021; Costa Lourenço *et al.*, 2022) e causar mudanças a nível celular em espécies ocorrentes naquele ambiente. Além de contribuir com aumento das emissões de carbono, com a salinidade do solo e a indisponibilidade dos demais nutrientes (Poorter *et al.*, 2015).

Alterações nutricionais do solo a longo prazo, tendem a causar desequilíbrio da microbiota do solo (D'Angioli *et al.*, 2022), alteração na acidez levando a acúmulo de metais e indisponibilidades de macro e micronutrientes para as plantas (Bojórquez-Quintal *et al.*, 2017; Pereira *et al.*, 2024). Nas plantas, essas alterações podem aumentar a exposição a toxidez e deficiência nutricional, que pode ser observado em respostas bioquímicas (Pereira *et al.*, 2024), metabólicas (Rivas-Ubach *et al.*, 2012) e morfoanatômicas (Costa *et al.*, 2021) que afetam o desenvolvimento e consequentemente a permanência de algumas espécies no ambiente.

Diante disso, é fundamental adotar práticas agrícolas sustentáveis e manejo adequado dos recursos naturais na Caatinga. Segundo Riggs *et al.* (2015), isso inclui limitar o uso indiscriminado de fertilizantes nitrogenados, promover técnicas de cultivo mais sustentáveis e investir em políticas de conservação e restauração de áreas degradadas. Essas medidas são essenciais para proteger a biodiversidade única da Caatinga e garantir sua preservação para as gerações futuras.

Mecanismos fisiológicos e bioquímicos mitigadores do estresse abiótico

Como observado anteriormente, áreas previamente submetidas a pastoreio e agricultura, especialmente aquelas com alta intensidade de irrigação, podem apresentar aumento da salinização do solo (Leishman; Thomson, 2005). Além disso, a aplicação de fertilizantes, especialmente nitrogênio, pode contribuir para o aumento da biomassa acima do solo e da deposição de matéria orgânica, resultando em um consequente aumento da acidez do solo (Rahman; Upadhyaya, 2021). Esses fenômenos culminam na indução de estresses abióticos, que, somados à seca e ao aumento da temperatura decorrentes das mudanças climáticas, colocam em risco a diversidade local (IPCC, 2022).

Os estresses abióticos representam desafios significativos para as plantas, superando até mesmo os efeitos bióticos em áreas agricultáveis, impactando o desenvolvimento e a reprodução de diversas espécies (Allen *et al.*, 2010; Salam *et al.*, 2023). A intensificação da seca pode reduzir a deposição de matéria orgânica no solo, aumentando a erosão e diminuindo a umidade, dificultando os processos de absorção de água e nutrientes (Allen *et al.*, 2010). Diante disso, as plantas que habitam ambientes áridos desenvolvem uma variedade de estratégias para mitigar esses efeitos.

Cada espécie vegetal lida de maneira única com os estresses abióticos, o que resulta em modificações no metabolismo primário, como aminoácidos, carboidratos e lipídios (Salam *et al.*, 2023), com o objetivo de melhorar a osmorregulação e, consequentemente, a absorção de água (Mattioli; Costantino; Trovato, 2009; Rivas-Ubach *et al.*, 2012). Além disso, as plantas ativam vias de resposta ao estresse oxidativo, envolvendo tanto mecanismos enzimáticos quanto não enzimáticos, para mitigar os efeitos danosos da alta produção de ROS (espécies reativas de oxigênio) (Hasanuzzaman *et al.*, 2020; Salam *et al.*, 2023).

As estratégias de alto rendimento na absorção e uso de recursos hídricos e nutricionais, aliada à facilidade de dispersão e reprodução, tende a favorecer os processos de invasão por *M. maximus*, mesmo em condições consideradas adversas (Maron; Connors, 1996; Matzek, 2011). Essas mudanças na composição da vegetação exercem uma influência direta sobre a acidez, a umidade e a disponibilidade de nutrientes nas camadas superficiais do solo (Santana et al., 2022), afetando principalmente o desenvolvimento de plantas herbáceas e pioneiras (Hannusch et al., 2020; Puritty et al., 2019), bem como os estoques de carbono e nitrogênio do solo.

Em áreas de clima semiárido, a água e nutrientes são fatores limitantes (Bian et al., 2013). A acidificação do solo é influenciada pela decomposição de matéria orgânica, uso de fertilizantes (Guo et al., 2018) e maior captação de cátions sobre ânions favorece os processos de lixiviação de empobrecimento do solo (Bojórquez-Quintal et al., 2017). Os solos com acidez moderada ($\text{pH } 4,5 \pm 5,5$) tendem a substituir os cátions trocáveis como Ca^{2+} , K^+ e Mg^{2+} por H^+ e Al^{3+} , contribuindo para dissolução de Al, Mn e minerais contendo Fe, podendo gerar uma toxidez nas plantas por acúmulo desses metais (Rahman; Upadhyaya, 2021).

As alterações no pH do solo, seja de forma natural ou antrópica, acarretam a presença de Al^{3+} , resultando na redução dos teores de outros cátions como Ca e Mg, cujas concentrações apresentam relação inversamente proporcional ao Al^{3+} , podendo ser reduzidas no solo pelo processo de lixiviação (Gualberto et al., 2021). As plantas podem adotar estratégias mitigadoras para lidar com os danos causados pelo Al^{3+} , como a absorção preferencial de Ca, reduzindo assim a disponibilidade desse cátion no solo (Kobayashi et al., 2013).

Além disso o aumento da acidez pode afetar o desenvolvimento radicular, intensificando as reações de resposta ao estresse hídrico e oxidativo (Ahn et al., 2001). A resposta ao estresse hídrico é influenciada pela disponibilidade de nutrientes na planta e no solo. O fluxo de K^+ , a

produção e acúmulo de prolina e de carboidratos solúveis, onde este último pode ser translocado para as raízes. Estes são alguns exemplos de estratégias primárias que as plantas empregam para mitigar os efeitos da seca (Anjum *et al.*, 2017).

Em situações de estresse salino ou restrição hídrica, as plantas tendem a mitigar os efeitos da redução de água, através da síntese e acúmulo de moléculas de carga neutra com função de aumentar o turgor celular, proteger proteínas e enzimas da desnaturação e reduzir os efeitos do dano oxidativo (Ozturk *et al.*, 2021). Os chamados osmoprotetores (proteínas solúveis, açúcares, composto de amônio e aminoácidos, como a prolina), são primordiais para garantir o ajuste osmótico em plantas submetidas a restrição hídrica (Anjum *et al.*, 2017).

Em contrapartida a dependentes de boas condições nutricionais, as alterações nos níveis de C, N, P e K no solo e nas folhas, podem dificultar as respostas ao estresse causado pela seca. O desequilíbrio na absorção desses nutrientes pela planta pode afetar o crescimento e desenvolvimento, bem como a atividade enzimática em resposta ao estresse oxidativo (Rivas-Ubach *et al.*, 2012). Reduções nos níveis de nitrogênio por exemplo, podem acarretar em declínio nos níveis de clorofila *a*, de prolina e acúmulo de carboidratos nas folhas, levando ao enrijecimento e lignificação de caules, comprometendo a fotossíntese e demais processos (Boussadia *et al.*, 2010), desencadeando a produção de ROS (Espécies Reativas de Oxigênio).

O aumento de ROS é uma estratégia comum na sinalização do estresse abiótico, estimulando a resposta adaptativa nas plantas. Seu acúmulo pode causar danos oxidativos levando a desestabilização de membranas (Morales; Munné-Bosch, 2019). Plantas com boa resposta ao estresse hídrico ou salino tendem a promover uma elevação na atividade enzimática, dentre elas destaca-se a Superóxido dismutase (SOD), Catalase (CAT) e Ascorbato peroxidase

(APX), presentes nas raízes ou folhas, mitigando os efeitos de ROS como o Peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (Hasanuzzaman *et al.*, 2020).

Discutem-se atualmente se os níveis altos de enzimas como CAT e APX, além de atuar na desintoxicação do H_2O_2 , podem desempenhar funcionabilidade como marcadores retrógrados do estresse oxidativo como o Malondialdeído (MDA), em pesquisas com estresses abióticos (Mellidou; Kanellis, 2024). Além disso, as plantas respondem ao aumento de ROS por via não enzimática através da produção de ácido ascórbico (AA), glutatona reduzida (GSH), carotenoides, flavonoides e o prolina (Das; Roychoudhury, 2014).

As respostas adaptativas as variações ambientais e eficiência na absorção de água e nutrientes, somada as estratégias osmorregulatórias e mecanismos antioxidantes, são os facilitadores da dominância e a permanência de espécies específicas em ambientes perturbados, como áreas abandonadas após agricultura e pastoreio (D'Angioli *et al.*, 2022). Diante disso, buscou-se através do desenvolvimento deste trabalho, preencher lacunas sobre o comportamento fisiológico e bioquímico de plantas pioneiras em resposta a variações químicas no solo em uma área em regeneração natural na Caatinga e buscou-se elucidar como a invasão por *Megathyrsus maximus* e a adubação com NPK, afeta o desenvolvimento de espécies dominantes em uma área abandonada após o uso para agricultura.

Diante da proposta de trabalho, levantamos as seguintes hipóteses: (I) As plantas não apresentariam danos por estresse oxidativo em áreas com acúmulo natural de Al^{3+} , devido à adaptação às condições impostas pelo ambiente; (II) A adição de nutrientes em níveis mais baixos, não gera acúmulo no solo; (III) A maior concentração de nutrientes (NPK) promove desequilíbrio no solo e aumento do estresse oxidativo nas espécies nativas; (IV) A maior

concentração de NPK favorece a espécie exótica, devido sua maior eficiência na captação e utilização de recursos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRA, M. de F. *et al.* Sinopse da Flora Medicinal do Cariri Paraibano. **Oecologia Brasiliensis**, v. 11, n. 03, p. 323–330, 2007.

AHN, S. J. *et al.* Aluminum Inhibits the H-ATPase Activity by Permanently Altering the Plasma Membrane Surface Potentials in Squash Roots 1. **Plant Physiology**, v. 126, p. 1381–1390, 2001.

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

ALMEIDA, J. R. G. da S. *et al.* Chemical Constituents and Analgesic Activity of *Conocliniopsis prasiifolia*. **Pharmaceutical Biology**, v. 44, n. 1, p. 76–78, 2006.

ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2014.

ANDRADE, E. M. *et al.* Impacto da lixiviação de nitrato e cloreto no lençol freático sob condições de cultivo irrigado. **Ciência Rural**, v. 39, n. 1, p. 88–95, 2009. 2.

ANJUM, S. A. *et al.* Drought Induced Changes in Growth, Osmolyte Accumulation and Antioxidant Metabolism of Three Maize Hybrids. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 69, 2017.

ASADA, K. Ascorbate peroxidase – a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 85, n. 2, p. 235–241, 1992. Disponível em: Acesso em: 10 jul. 2021.

ATHIÊ-SOUZA, S. M. *et al.* Phanerogamic flora of the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 19, n. 1, p. 1–27, 2019.

BARROS, V. *et al.* Different resource-use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical forest under drought stress and recovery. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 147, n. September 2019, p. 181–190, 2020.

- BASSO, B. *et al.* Contrasting long-term temperature trends reveal minor changes in projected potential evapotranspiration in the US Midwest. **Nature Communications** 2021 **12:1**, v. 12, n. 1, p. 1–10, 2021.
- BATES, D. *et al.* Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, 2015.
- BEERS, R. F.; SIZER, I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. **Journal of Biological Chemistry**, v. 195, n. 1, p. 133–140, 1952.
- BIAN, M. *et al.* Molecular approaches unravel the mechanism of acid soil tolerance in plants. **The Crop Journal**, v. 1, n. 2, p. 91–104, 2013..
- BIEDERMAN, L. *et al.* Nutrient addition shifts plant community composition towards earlier flowering species in some prairie ecoregions in the U.S. Central Plains. **PLoS ONE**, v. 12, n. 5, p. 1–15, 2017.
- BOJÓRQUEZ-QUINTAL, E. *et al.* Aluminum, a Friend or Foe of Higher Plants in Acid Soils. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. 1767, 2017.
- BOUSSADIA, O. *et al.* Effects of nitrogen deficiency on leaf photosynthesis, carbohydrate status and biomass production in two olive cultivars “Meski” and “Koroneiki”. **Scientia Horticulturae**, v. 123, n. 3, p. 336–342, 2010.
- BOVINI, M. G. **Sida in Flora e Funga do Brasil**. 2015. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB9213>. Acesso em: 27 fev. 2024.
- 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**, v. 72, n. 1–2, p. 248–254, 1976.
- CASTRO, L. M. R. *et al.* Molecular and physiological aspects of plant responses to aluminum: what do we know about Cerrado plants?. **Brazilian Journal of Botany**, 2022.

CASTRO, R. A.; FABRICANTE, J. R.; ARAÚJO, K. C. T. Sociabilidade e potencial alelopático de espécies da Caatinga sobre a invasora *Nicotiana glauca* Graham (Solanaceae). **Natureza online**, v. 15, n. 1, p. 059–069, 2016.

COSTA, L. S. *et al.* Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. **Environmental Research Letters**, v. 16, n. 5, 2021.

COSTA LOURENÇO, E. R. *et al.* Temporal variation of soil CO₂ emission in different land uses in the Caatinga. **Applied Geography**, v. 140, p. 102661, 2022.

D'ANGIOLI, A. M. *et al.* Abandoned pastures and restored savannas have distinct patterns of plant–soil feedback and nutrient cycling compared with native Brazilian savannas. **Journal of Applied Ecology**, v. 59, n. 7, p. 1863–1873, 2022.

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

DOMINGOS-MELO, A. *et al.* The dark side of the rain: self-pollination setbacks due to water exposure in *Pavonia varians* Moric (Malvaceae), a species with rain-dependent flowering. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 2, p. 437–441, 2020.

DRYFLOR, K. B.-R. *et al.* Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, v. 353, n. 6306, p. 1383–1387, 2016.

ECHER, F. R. *et al.* Root growth and carbohydrate partitioning in cotton subjected to shading in the initial phase. **Ciência Rural**, v. 49, n. 1, p. 1–8, 2019.

ESTEVES, G. **Flora e Funga do Brasil - *Ayenia erecta* Mart. ex K.Schum.** 2015. Disponível em: <http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/FB25732>. Acesso em: 4 jul. 2022.

ESTEVES, G. **Pavonia in Flora e Funga do Brasil.** 2015. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB9118>. Acesso em: 27 fev. 2024.

FAO. **Relatório de Progresso dos ODS.** 2022. Disponível em: <https://www.fao.org/sdg-progress-report/2021/en/>. Acesso em: 3 jul. 2022.

FIGUEIREDO, K. V. *et al.* Changes in leaf epicuticular wax , gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. **Acta Physiology Plant**, v. 37, n. 108, p. 1–11, 2015.

FOWLER, D. *et al.* The global nitrogen cycle in the Twentyfirst century. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1621, 2013.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants. **Plant Physiology**, v. 59, n. 2, p. 309–314, 1977.

GRANSEE, A.; FÜHRS, H. Magnesium mobility in soils as a challenge for soil and plant analysis, magnesium fertilization and root uptake under adverse growth conditions. **Plant Soil**, v. 368, p. 5–21, 2013.

GUALBERTO, A. V. S. *et al.* Organic matter and soil nutritional value in the production of irrigated pastures in the Caatinga Piauiense. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 14, p. e430101422038–e430101422038, 2021.

GUO, P. *et al.* Aluminum effects on photosynthesis, reactive oxygen species and methylglyoxal detoxification in two Citrus species differing in aluminum tolerance. **Tree Physiology**, v. 38, n. 10, p. 1548–1565, 2018.

HAN, J. *et al.* Effects of nitrogen fertilization on the acidity and salinity of greenhouse soils. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, p. 2976–2986, 2015.

HANNUSCH, H. J. *et al.* Semi-arid savanna herbaceous production and diversity responses to interactive effects of drought, nitrogen deposition, and fire. **Journal of Vegetation Science**, v. 31, n. 2, p. 255–265, 2020.

HARRISON, S.; LAFORGIA, M. Seedling traits predict drought-induced mortality linked to diversity loss. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 12, p. 5576–5581, 2019.

HASANUZZAMAN, M. *et al.* Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. **Antioxidants**, v. 9, n. 681, p. 1–52, 2020.

HEATH, R.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated Chloroplasts of Fatty Acid Peroxidation chlorophyll. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 126, p. 189–198, 1968.

HECTOR, A.; BAGCHI, R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. **nature**, v. 448, n. 3, p. 1–11, 2007. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1007/s00704-016-1840-8>.

HERRERO FERNÁNDEZ, Z. *et al.* Pernambuco Caatinga: relevance of soil chemical composition for biodiversity conservation. **Chemistry and Ecology**, p. 1–14, 2022.

HOFFMANN, W. A.; HARIDASAN, M. The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. **Austral Ecology**, v. 33, n. 1, p. 29–36, 2008.

HOLANDA, A. E. R. *et al.* How do leaf wetting events affect gas exchange and leaf lifespan of plants from seasonally dry tropical vegetation?. **Plant Biology**, v. 21, n. 6, p. 1097–1109, 2019.

HOLLAND, P. E.; THOMAS, V.; SOTI, P. Low soil nitrogen and moisture limit the expansion of the invasive grass, *Megathyrus maximus* (Guinea grass) in semi-arid soils. **Journal of Arid Environments**, v. 204, p. 104788, 2022.

HU, W. *et al.* Influence of drought stress on pistil physiology and reproductive success of two *Gossypium hirsutum* cultivars differing in drought tolerance. **Physiologia Plantarum**, v. 168, n. 4, p. 909–920, 2020.

HUA, D. *et al.* Nitrogen-deficient leaves and roots can keep high abilities to scavenge reactive oxygen species and methylglyoxal, and protect them against oxidative damage in *Citrus sinensis* seedlings. **Scientia Horticulturae**, v. 325, p. 112709, 2024.

IPCC. **Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability**. [S. l.]: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2022.

JEANDET, P. *et al.* The Role of Sugars in Plant Responses to Stress and Their Regulatory Function during Development. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 9, 2022.

- KLEDSON, L. *et al.* Gas Exchange and Photochemical Efficiency of Caatinga Plants Submitted to Different Water Management Strategies. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 11, 2019.
- KOBAYASHI, Yasufumi *et al.* Molecular and Physiological Analysis of Al³⁺ and H⁺ Rhizotoxicities at Moderately Acidic Conditions. **Plant Physiology**, v. 163, n. 1, p. 180–192, 2013.
- KUEBBING, S. E.; NUÑEZ, M. A. Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. **Nature Plants**, v. 2, n. 10, p. 1–7, 2016.
- LEAL, R. S. *et al.* Perfil Etnobotânico e Atividade Antioxidante de *Cleome spinosa* (Brassicaceae) e *Pavonia varians* (Malvaceae). **Revista Fitos**, v. 3, n. 03, p. 25–31, 2007.
- LEISHMAN, M. R.; THOMSON, V. P. Experimental evidence for the effects of additional water, nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 1, p. 38–49, 2005.
- LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, n. C, p. 350–382, 1987.
- LORETO, F.; VELIKOVA, V. Isoprene Produced by Leaves Protects the Photosynthetic Apparatus against Ozone Damage, Quenches Ozone Products, and Reduces Lipid Peroxidation of Cellular Membranes. **Plant Physiology**, v. 127, n. 4, p. 1781–1787, 2001.
- MARENGO, J. A.; TORRES, R. R.; ALVES, L. M. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, n. 3–4, p. 1189–1200, 2017.
- MARINHO, F. *et al.* High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). **Fungal Ecology**, v. 40, p. 82–91, 2019. Disponível em: Acesso em: 19 jun. 2022.
- MARON, J. L.; CONNORS, P. G. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. **Oecologia**, v. 105, n. 3, p. 302–312, 1996.

MARUTA, T. *et al.* Diversity and Evolution of Ascorbate Peroxidase Functions in Chloroplasts: More Than Just a Classical Antioxidant Enzyme?. **Plant and Cell Physiology**, v. 57, n. 7, p. 1377–1386, 2016.

MATTIOLI, R.; COSTANTINO, P.; TROVATO, M. Proline accumulation in plants. <https://doi.org/10.4161/psb.4.11.9797>, v. 4, n. 11, p. 1016–1018, 2009.

MATZEK, V. Superior performance and nutrient-use efficiency of invasive plants over non-invasive congeners in a resource-limited environment. **Biological Invasions**, v. 13, p. 3005–3014, 2011.

MELLIDOU, I.; KANELIS, A. K. Revisiting the role of ascorbate oxidase in plant systems. **Journal of Experimental Botany**, p. erae058, 2024.

MENEZES, R. *et al.* Biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems of the Caatinga Biome. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3 suppl, p. 643–653, 2012.

MORALES, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Malondialdehyde: Facts and Artifacts. **Plant Physiology**, v. 180, n. 3, p. 1246–1250, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.19.00405>.

MUSSO, C. *et al.* Effects of water and nutrient availability on morphological, physiological, and biochemical traits of one invasive and one native grass of a Neotropical savanna. **Environmental and Experimental Botany**, v. 182, n. October, 2021.

NAKAJIMA, J. **Conocliniopsis in Flora e Funa do Brasil**. 2015. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB16069>. Acesso em: 27 fev. 2024.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v. 22, n. May, p. 867–880, 1981.

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

OLIVEIRA, G. de C. *et al.* Climate and soils at the Brazilian semiarid and the forest-Caatinga problem: new insights and implications for conservation. **Environmental Research Letters**, v. 14, n. 10, p. 104007, 2019.

OLIVEIRA, D. *et al.* Ecophysiological leaf traits of native and exotic palm tree species under semi-arid conditions. **Bragantia**, v. 75, n. 2, p. 128–134, 2016.

OLIVEIRA, A. F. N. *et al.* Long-term effects of grazing on the biological, chemical, and physical soil properties of the Caatinga biome. **Microbiological Research**, v. 253, p. 126893, 2021.

OLIVEIRA, H.; PEREIRA, S.; SANTOS, M. G. *Cenostigma microphyllum* seedlings in semiarid region grow faster under arbuscular mycorrhizal symbiosis, regardless of water availability. **Journal of Arid Environments**, v. 212, p. 104962, 2023.

OZTURK, M. *et al.* Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 172, n. 2, p. 1321–1335, 2021. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ppl.13297>. Acesso em: 17 mar. 2024.

PEREIRA, L. B. S. *et al.* Effects of aluminium on antioxidative system in native species of the Brazilian Tropical Dry Forest (Caatinga). **Chemistry and Ecology**, p. 1–15, 2024.

PIMENTEL, R. R.; MACHADO, S. R.; ROCHA, J. F. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. **Rodriguésia**, v. 62, n. 2, p. 253–262, 2011.

PINHO, B. X. *et al.* Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 40, 2019.

POORTER, L. *et al.* Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, p. 1314–1328, 2015.

PURITTY, C. E. *et al.* Drought in Southern California coastal sage scrub reduces herbaceous biomass of exotic species more than native species, but exotic growth recovers quickly when drought ends. **Plant Ecology**, v. 5, p. 151–169, 2019.

RAHMAN, R.; UPADHYAYA, H. Aluminium Toxicity and Its Tolerance in Plant: A Review. **Journal of Plant Biology**, v. 64, n. 2, p. 101–121, 2021.

RHODES, A. C. *et al.* The dilemma of Guinea grass (*Megathyrsus maximus*): a valued pasture grass and a highly invasive species. **Biological Invasions**, v. 23, p. 3653–3669, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02607-3>.

RITO, K. F. *et al.* Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, p. 828–838, 2017.

RIVAS-UBACH, A. *et al.* Strong relationship between elemental stoichiometry and metabolome in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 11, p. 4181–4186, 2012.

RODRIGUES, F. C. *et al.* Antimicrobial activity, modulatory effect and phytochemical analysis of *Sida galheirensis* Ulbr. (Malvaceae). **South African Journal of Botany**, v. 147, p. 286–293, 2022.

SALAM, U. *et al.* Plant Metabolomics: An Overview of the Role of Primary and Secondary Metabolites against Different Environmental Stress Factors. **Life**, v. 13, n. 3, p. 706, 2023.

SÁNCHEZ, E. *et al.* Proline metabolism in response to nitrogen deficiency in French Bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv Strike). **Plant Growth Regulation**, v. 36, n. 3, p. 261–265, 2002.

SANTANA, M. S. *et al.* Do agrosystems change soil carbon and nutrient stocks in a semiarid environment?. **Journal of Arid Environments**, v. 201, p. 104747, 2022. Disponível em: Acesso em: 24 jun. 2022.

SANTOS, U. J. *et al.* Land use changes the soil carbon stocks, microbial biomass and fatty acid methyl ester (FAME) in Brazilian semiarid area. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 65, n. 6, p. 755–769, 2019.

SEABLOOM, E. W. *et al.* Plant species origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. **Nature Communications**, v. 6, 2015.

SFAIR, J. C. *et al.* Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 2, p. 025005, 2018.

SHIRKE, P. A.; PATHRE, U. V. Influence of leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in *Prosopis juliflora*. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 405, p. 2111–2120, 2004.

SILVA, D. A. *et al.* Constituintes químicos e atividade antioxidante de *Sida galheirensis* Ulbr. (Malvaceae). **Química Nova**, v. 29, n. 6, p. 1250–1254, 2006.

SILVA, K. A. da; ARAÚJO, E. de L.; FERRAZ, E. M. N. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 1, p. 100–110, 2009.

SOUZA, D. G. *et al.* Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 435, n. December 2018, p. 57–65, 2019. doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.042.

SOUZA, B. D. *et al.* Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, n. 2, p. 235–244, 2010.

SRIVASTAVA, A. K. *et al.* Diazotrophs for Lowering Nitrogen Pollution Crises: Looking Deep Into the Roots. **Frontiers in Microbiology** | www.frontiersin.org, v. 1, p. 637815, 2021.

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 2, p. 89–97, 2010.

TABARELLI, M. *et al.* The future of the Caatinga. In: Caatinga: the largest tropical dry forest region in south america. [S. l.: s. n.], 2018.

TOGNETTI, P. M. *et al.* Negative effects of nitrogen override positive effects of phosphorus on grassland legumes worldwide. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 118, n. 28, 2021. D

TOMLINSON, K. W. *et al.* Seedling growth of savanna tree species from three continents under grass competition and nutrient limitation in a greenhouse experiment. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 3, p. 1051–1066, 2018.

TORRES-RUIZ, J. M. *et al.* Differences in functional and xylem anatomical features allow *Cistus* species to co-occur and cope differently with drought in the Mediterranean region. **Tree physiology**, v. 37, n. 6, p. 755–766, 2017.

UNDP. **Sustainable Development Goals | United Nations Development Programme**. 2022. Disponível em: <https://www.undp.org/sustainable-development-goals>. Acesso em: 3 jul. 2022.

VANDERLEI, R. S. *et al.* Human disturbances reduce tree abundance and stimulate woody plant resprouting and clonal growth in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 555, p. 121694, 2024.

VIANA, B. F.; SILVA, F. O. da; KLEINERT, A. de M. P. A flora apícola de uma área restrita de dunas litorâneas, Abaeté, Salvador, Bahia. **Brazilian Journal of Botany**, v. 29, p. 13–25, 2006.

WILLIAMS, D. G.; BARUCH, Z. African grass invasion in the Americas: Ecosystem consequences and the role of ecophysiology. **Biological Invasions**, v. 2, n. 2, p. 123–140, 2000.

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

ZHANG, X. *et al.* The deep challenge of nitrate pollution in river water of China. **Science of the Total Environment**, v. 770, 2021.

CAPÍTULO 1

EFFECTS OF ALUMINIUM ON ANTIOXIDATIVE SYSTEM IN NATIVE SPECIES OF THE BRAZILIAN TROPICAL DRY FOREST (CAATINGA)

Larisse Bianca Soares Pereira, Layla Fernanda Souza e Costa, Henarmmany Cristina Alves de Oliveira, Marcus Vinícius Loss Sperandio & Cláudia Ulisses

- Aceito publicado: <https://doi.org/10.1080/02757540.2024.2316059>

Revista: Chemistry and Ecology -

(2.5 (2022) Impact Factor, 4.3 (2022) CiteScore (Scopus), Q1 CiteScore Best Quartile, 0.546 (2022) SNIP, 0.405 (2022) SJR)

Instructions for authors:

<https://www.tandfonline.com/action/authorSubmission?show=instructions&journalCode=gche20>



Effects of aluminium on antioxidative system in native species of the Brazilian Tropical Dry Forest (Caatinga)

Larisse Bianca Soares Pereira, Layla Fernanda Souza e Costa, Henarmmany Cristina Alves de Oliveira, Marcus Vinícius Loss Sperandio & Cláudia Ulisses

To cite this article: Larisse Bianca Soares Pereira, Layla Fernanda Souza e Costa, Henarmmany Cristina Alves de Oliveira, Marcus Vinícius Loss Sperandio & Cláudia Ulisses (20 Feb 2024): Effects of aluminium on antioxidative system in native species of the Brazilian Tropical Dry Forest (Caatinga), Chemistry and Ecology, DOI: [10.1080/02757540.2024.2316059](https://doi.org/10.1080/02757540.2024.2316059)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/02757540.2024.2316059>



Published online: 20 Feb 2024.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 60



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

Full Terms & Conditions of access and use can be found at
<https://www.tandfonline.com/action/journalInformation?journalCode=gche20>



Effects of aluminium on antioxidative system in native species of the Brazilian Tropical Dry Forest (Caatinga)

Larisse Bianca Soares Pereira ^a, Layla Fernanda Souza e Costa ^b,

Henarmmany Cristina Alves de Oliveira ^a, Marcus Vinícius Loss Sperandio ^a and Cláudia Ulisses ^a

^aDepartamento do Biologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE, Recife, PE, Brazil; ^bDepartamento de Agronomia, Programa de Pós-graduação em Agronomia (Melhoramento Genético de Plantas), Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE, Recife, PE, Brazil

ABSTRACT

Changes in soil resulting from agricultural practices can lead to acidification and the accumulation of toxic elements, such as Al^{3+} . In acidic soils, aluminium solubility decreases nutrient availability, causing biochemical and morphophysiological changes that impede plant growth. This study aimed to determine how native species respond to the effects of Al^{3+} and its impact on their persistence in the environment. Soil samples were collected in areas with and without Al^{3+} in a natural regeneration zone. Leaves of three herbaceous species prevalent in the rainy season underwent biochemical analysis. The results revealed that Al^{3+} influenced enzymatic activity in *Ayenia erecta*, reducing superoxide dismutase and increasing ascorbate peroxidase and catalase. *Pavonia varians* exhibited an accumulation of H_2O_2 and a reduction in ascorbate peroxidase, while *Sida galheirensis* demonstrated an accumulation of sucrose and a reduction in proline levels in areas affected by Al^{3+} , without changes in enzymatic activity or the accumulation of reactive oxygen species. The presence of 0.31 cmolc/dm^3 of Al^{3+} was insufficient to induce lipid peroxidation in the studied species. Overall, the species responded differently to aluminium, impacting oxidative stress and potentially influencing their survival in the environment. These results provide insights into conservation practices and sustainable management in arid areas.

ARTICLE HISTORY

Received 6 July 2023 Final
Version Received 5 February
2024

KEYWORDS

Acid soil; biochemistry; dry lands;
exchangeable aluminium; reactive
oxygen species

Introduction

Natural aluminium constitutes approximately 8% of the Earth's soil and exists as an insoluble form of oxalate or silicate [1]. However, in dystrophic soils with a pH below 5, aluminium transforms into its soluble trivalent form Al^{3+} , which is easily absorbed by roots and capable of inducing toxicity in plants, especially those sensitive to this element [2]. The formation of Al^{3+} and its interaction with plants depend on soil accumulation, genetic factors, developmental stage and the plant's exposure time to the metal [3]. In addition to inhibiting root growth, Al^{3+} competes for binding sites on soil colloids with essential nutrients, such as Ca, Mg and K, which are susceptible to leaching processes due to their lower charge. This reduction in nutrient availability impacts plants and interferes with the mineralisation of organic matter [4,5].

Unsustainable soil management practices in agriculture, coupled with increasing temperature and evapotranspiration, can contribute to increased aridity and salinity, leading to desertification, as highlighted by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) [6]. These changes make the resilience and conservation of local flora more challenging, impacting biodiversity and ecosystem services [7,8]. Moreover, these modifications intensify soil impoverishment processes, cause nutritional imbalances, accumulate heavy metals and affect carbon stocks in the soil [9,10].

Brazil's Seasonally Dry Tropical Forests (SDTF), known as the Caatinga [11], exhibit high plant endemism and population density, making them susceptible to the threats of both climate change [12] and alterations in vegetation [13]. Due to edaphoclimatic characteristics and indiscriminate soil resource use, Caatinga is prone to the accumulation of Al^{3+} and other potentially phytotoxic metals, such as K and Fe [14]. This directly impacts native plants, as observed in other dry forests [2].

The phytotoxic effects of Al^{3+} compromise plant development, causing malformations and root dysfunction [15]. Ahn et al. [16] noted that Al^{3+} in roots induces irreversible processes of plasma membrane depolarisation and H^{+} -ATPase inhibition, hindering cell division. Due to its high affinity for carboxyl, hydroxyl and phosphate groups [2], cation accumulation in the roots compromises water and mineral absorption, affecting shoot growth and accelerating processes leading to oxidative stress [17].

The accumulation of Al^{3+} in soil can induce water stress due to reduced root volume, resulting in the accumulation of osmoregulatory substances, such as proteins and carbohydrates [18]. This, along with reactive oxygen species (ROS) and changes in metalloenzymes that compromise photosynthesis [19] and organelle dysfunction, leads to oxidative stress, endangering pioneer species.

Understanding plant responses and soil changes is particularly evident in arid regions, especially those undergoing natural restoration processes. Despite

limited exploration and documentation of Al^{3+} formation in native SDTF species, these studies play a crucial role in providing knowledge that contributes to understanding and seeking alternatives to mitigate the impacts of climate change [17].

In this context, endemic and pioneer species, such as *Ayenia erecta* Mart. ex K. Schum., *Pavonia varians* Moric., and *Sida galheirensis* L., which thrive in open areas, play a vital role in ground cover during natural restoration, providing shelter and resources for animals and potentially aiding in soil recovery [21]. Due to their local restrictions, information about these species is limited to taxonomy, distribution and scant ecological relationship details [21], making them vulnerable to extinction.

The importance of preserving and understanding how native plants respond to environmental variability is emphasised by understanding these interconnections. Acquiring knowledge about the responses of pioneer plants to natural soil variations, such as an increase in Al^{3+} , will significantly contribute to understanding response mechanisms. Therefore, this study aimed to investigate the biochemical responses of *A. erecta*, *P. varians*, and *S. galheirensis* to natural increases in Al^{3+} in the soil of a dry forest, filling gaps regarding the distribution restriction of these species and their ability to restore environments with increased soil acidity due to anthropogenic causes.

Materials and methods

Characterisation of the collection area

The collections were carried from Catimbau National Park in the State of Pernambuco- Brazil, occupying approximately 62,294.14 ha (MMA, 2002), with Seasonally Dry Tropical Forest – ‘Caatinga’ (from Tupi: ka’a = forest + tinga = white), the predominant climate of the BSHs type (semi-arid climate) according to the Köppen–Geiger classification and average annual precipitation occurring between January and June, with approximately 1100 mm [11]. The collection area (8°34’01.1"S 37°14’24.0"W) was approximately 9800 m² and had been undergoing natural regeneration for over 15 years after grazing and growing watermelons (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum & Nakai – Curcu- bitaceae). The study area had diverse herbaceous vegetation in the rainy season and some subshrub woody species that last with leaves, even during the dry season.

Soil collection and species selection

For chemical and physical analyses, soil samples were collected approximately 40 cm deep from 10 randomly drawn plots (6 m × 6 m). Each plot was subdivided into 4 subplots from which a sample of each was collected and mixed in a tray, and a sample of this mixture was sieved, identified, dried in an oven, packed in a plastic bag and sent to the Department of Soils at the Federal University of Viçosa, MG – Brazil. The humidity of the plots was calculated by a reading in each subplot per plot, with a depth of approxi- mately 20 cm, using a

Hydro Sense II (HS2) moisture meter (Campbell Scientific, Logan, Utah, United States), and the average humidity of the plot was recorded. Finally, eight plots were selected for treatment, with the absence of Al^{3+} and the presence of 0.19–0.31 cmolc/dm^3 Al^{3+} , where the three species selected for evaluation occurred together. Species from the Malvaceae family, *Ayenia erecta* Mart. ex K. Schum. [20], *Pavonia varians* Moric. [22] and *Sida galheirensis* L. [23], were selected due to their greater richness and distribution in the study area during the rainy season. For biochemical analysis, completely expanded leaves were collected with no signs of attack by pathogens or herbivores. They were immediately wrapped in aluminium foil, immersed in liquid nitrogen and stored in a freezer at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ for subsequent analysis in the laboratory. The extracts for biochemical analysis were prepared using composite samples with leaves from different individuals (ranging from 3 to 8, depending on the species), totaling four repetitions per treatment/plot ($n = 4$).

Pigments: chlorophylls and carotenoids

The content of chlorophyll a (Chl a) and b (Chl b), total chlorophyll, and carotenoids was quantified in 0.05 g of fresh plant material macerated in 6.25 mL of 80% acetone under green light, and the extract was filtered through a fine mesh nylon fabric. The reading was performed using a spectrophotometer (Bel UV-M51, Monza, Italy) at 663, 645 and 470 nm wavelengths [24].

Sucrose and total soluble carbohydrates

The extract was prepared from 0.1 g of fresh plant material ground and homogenised in 12.5 mL of 80% ethanol, filtered through fine mesh nylon fabric and transferred to a test tube. For the analysis and readings of sucrose and total soluble carbohydrates (TSCs), we followed the method modified by Bezerra Neto and Barreto [25]. In brief,

0.2 mL of extract, 2 mL of Anthrone in both analyses and 200 μ L of 30% KOH in methanol were added for sucrose quantification after passage in a water bath to develop the green/blue colour. Quantification was carried out at 620 nm using a spectrophotometer.

Hydrogen peroxide (H₂O₂) and malondialdehyde (MDA) content

To prepare the extract, 0.2 g of plant material was ground in liquid nitrogen, homogenised in 2 mL of 1% trichloroacetic acid, and centrifuged at 10,000 rpm for 5 min at 4 °C, except for *S. galheirensis*, in which 4 mL of 1% TCA was used due to sample viscosity. To quantify the hydrogen peroxide content, we followed the methodology of Loreto and Velikova [26], and MDA analysis was performed according to Heath and Packer [27].

Proline content

For proline quantification, the colorimetric method was used according to Bates et al. [28]. An extract was prepared from 0.1 g of fresh matter in 2 mL of

sulfosalicylic acid. For the reaction, a glass tube was used with a screw cap containing 1 mL of the extract, 1 mL of acid ninhydrin and 1 mL of glacial acetic acid. After 1 h in a water bath, 2 mL of toluene was added for phase separation and reading of the organic phase in a spectrophotometer at 520 nm. The free proline content was quantified using a standard curve, and the results were expressed in $\mu\text{mol g}^{-1}$ of fresh weight.

Soluble protein content and enzymatic activity

For protein and enzyme extraction, 0.2 g of vegetable material was macerated in liquid nitrogen and homogenised in 2 mL of 100 mM potassium phosphate buffer (pH 7.5), 1 mM of ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA), 3 mM of 1,4-dithiothreitol (DTT) and 0.01 g (w/v) of polyvinylpolypyrrolidone (PVPP). For *S. galheirensis*, twice as much buffer was used due to the viscosity of the sample.

Subsequently, the samples were centrifuged at 10,000 rpm for 20 min at 4 °C, and the supernatant was collected for protein and enzyme analyses. Total soluble proteins (TSPs) were quantified using the Bradford method [29]. The determination of antioxidant enzyme activities followed the method described by Havir and McHale [30]. Catalase (CAT) was determined following the method of Nakano and Asada [31]. For ascorbate per-oxidase (APX) and superoxide dismutase (SOD), the method described by Giannopolitis and Ries [32] was used.

It was not possible to determine the APX activity in *S. galheirensis* due to the viscosity of the sample.

Statistical analysis

For soil data, five plots considered as repetitions in the treatments with 0.19–0.31 cmolc/ dm³ Al³⁺ and without Al³⁺ were evaluated, and the chemical parameters of the soil were compared using a t-test. Three species (*A. erecta*, *P. varians*, and *S. galheirensis*) were analysed with 3–8 plants per treatment (Al³⁺ and no Al³⁺). To understand the effect of the presence of aluminium on the biochemical parameters evaluated within each species, generalised linear models (GLM) were used. Statistical significance was evaluated at a confidence level of 95%, and the results were deemed statistically significant when $p < 0.05$.

Results and discussion

This study is pioneering in exploring the impact of natural Al³⁺ in Caatinga soils and its implications for the soil chemical properties and foliar biochemistry of endemic species (*A. erecta*, *P. varians* and *S. galheirensis*). Unlike studies focusing on aluminium application, our findings contribute to understanding the implications of natural Al³⁺ and its effects on the development of pioneer plants in areas undergoing natural restoration in dry forests. These insights inform restoration efforts in grazing areas and highlight the impact of anthropogenic actions on the diversity of local flora in dry soils.

Physical and chemical characterisation of the soil in the experimental area

The soil in the study area (0.0–0.4 m deep) is sandy, composed of an average of 0.53 kg/kg of coarse sand, 0.30 kg/kg of fine sand, 0.01 kg/kg of silt and 0.04 kg/kg of clay in areas without Al^{3+} . In areas with Al^{3+} , the averages of coarse sand, fine sand, silt and clay were 0.59, 0.36, 0.02, and 0.04 kg/kg, respectively. The average moisture at approximately 20 cm depth in the rainy season was 2.79% in areas with no Al^{3+} and 2.91% in the presence of Al^{3+} . None of the evaluated physical parameters showed a significant difference between areas with and without Al^{3+} (Table 1).

Regarding the chemical parameters evaluated, the quantification of soil organic matter (SOM) differed in areas with and without Al^{3+} , with averages of 0.78 and 1.09 dag/kg of O.M., respectively. This affected the acidity of the soil, with the formation and accumulation of Al^{3+} in areas with a pH below 5.04 (Table 1). No interference was observed in the C.T.C. (Cation Exchange Coefficient) of the soil (Table 1).

The analyses demonstrated that the P and K content did not differ between areas and were, on average, 2.44 and 0.44 mg /dm³, respectively, in areas without Al^{3+} and 2.29 and 0.33 mg/dm³, respectively, in areas with Al^{3+} (Table 1). The presence of Al^{3+} may be responsible for the reduction of around 30% in Ca^{2+} levels and 50% in Mg^{2+} levels, through competition for binding sites in soil

colloids, mainly due to the low concentration of clay (0.04 kg/ Kg), which makes it difficult to retain water and nutrients (Table 1). Furthermore, the contents of Cu, Fe and Zn had a reduction of 16, 33 and 27%, respectively, in areas with Al^{3+} , and the opposite was found for Mn, which showed an increase of 31% in areas with Al^{3+} and an average range of 42–94 dag/kg in contrast to 29.20 dag/kg in areas without Al^{3+} (Table 1).

The composition of the soil and the flora that covers it influence both the deposition of organic matter in the soil and the availability of nutrients [35]. As shown in Table 1, a greater amount of SOM is proportional to the accumulation of Al^{3+} . The deposition of H^+ due to the decomposition of organic matter promotes soil acidification and consequently accumulates metals, such as Mn and mainly Al^{3+} [33]. Soil grain size and exposure affect soil chemical patterns and can favour the establishment of some species and natural restoration processes in semi-arid environments [15].

Caatinga soils are presented in a mosaic due to their edaphoclimatic characteristics; they form islands of humidity with different soil and vegetation. In addition, different soil uses cause changes in nutritional patterns and vegetation cover [35].

As observed by Herrero et al. [9], the soils of the Caatinga of Pernambuco present a gradient in the accumulation of K, Al, Fe and Si. Due to the trivalent nature of Al^{3+} , its presence competes for the binding sites of soil colloids with

essential nutrients, such as Ca, Mg and K, which, due to its lower load, is susceptible to leaching processes, thus reducing its availability in the soil and consequently for plants (Rahman et al., 2018), especially in sandy soils such as in the study area (Table 1).

Biochemical variables

The Chl a (Chlorophyll a) (Figure 1 (a, e, i)), Chl b (Chlorophyll b) (Figure 1 (b, f, j)) and carotenoid (Figure 1 (d, h, l)) content in *A. erecta*, *P. varians* and *S. galheirensis* showed no significant alterations due to the presence of Al^{3+} in the soil. The same behaviour was observed in the levels of TSP (Figure 2 (a, e, i)) and TSC in all three species (Figure 2 (b, f, j)).

The presence of Al^{3+} did not influence the contents of sucrose or proline in *A. erecta* (Figure 2 (c, d)) or *P. varians* (Figure 2 (g, h)). However, in *S. galheirensis*, a higher sucrose accumulation was observed in areas without Al^{3+} (Figure 2(k)), and an inversely proportional behaviour was noted regarding the proline content in the same species (Figure 2 (l)).

Sensitive plants, such as barley *Hordeum vulgare* L. [33] and *Citrus grandis* L., show a decrease in the levels of Chl a, Chl b and carotenoids due to aluminium stress, a decrease in CO_2 assimilation, alterations in PSII, and enzymatic damage caused by root deformation [17]. However, this was not observed in *A. erecta*, *P. varians* or *S. galheirensis*.

Guo et al. [17] emphasised the negative effect of Al^{3+} on photosynthetic processes, particularly damage to PSII. Its presence can reduce the absorption of essential nutrients and decrease electron transport between PSII and PSI. Strategies such as the accumulation of osmoregulators in the roots and storage of Al in leaves in the form of oxalate crystals, along with the constant maintenance of nutrients, such as Ca, Mg and P, assist tolerant plants in surviving in environments with Al^{3+} [34,35].

The increase in sucrose observed in *S. galheirensis* (Figure 2(k)) can be attributed to the emergence of young leaves, which occur more frequently during the rainy season. However, proline plays an osmoregulatory role, but in situations of hydration and leaf growth, it also acts as a carbon source [36]. The increase in proline can sustain electron flow and contribute to the stabilisation of the redox balance, thereby reducing damage caused by oxidative stress [37].

Table 1 Physical and chemical properties of soils with and without aluminium between 20-40cm depth, in the Caatinga Experimental Module in Catimbau National Park, PE, Brazil. (n= 5)

Physical					Chemical											
Coarse sand	Fine sand	Silt	Clay	Moisture	pH	O.M.	C.T.C.	P	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Cu	Fe	Mn	Zn	
Kg/Kg				%		dag/kg	cmolc/dm ³	mg/dm ³		mmolc/dm ³		dag/kg				
No Al ³⁺	0,60 ± 0,06	0,34 ± 0,01	0,01 ± 0,003	0,04 ± 0,01	2,79 ± 0,19	5,46 ± 0,05*	0,78 ± 0,06	1,24 ± 0,13	2,44 ± 0,12	0,44 ± 0,18	1,06 ± 0,05 *	0,20 ± 0,02 *	0,18 ± 0,01*	7,59 ± 0,35*	29,20 ± 1,65	0,99 ± 0,07*
Al ³⁺	0,59 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,02 ± 0,003	0,04 ± 0,004	2,91 ± 0,23	4,98 ± 0,06	1,09 ± 0,06*	0,96 ± 0,06	2,29 ± 0,18	0,33 ± 0,17	0,74 ± 0,07	0,10 ± 0,02	0,15 ± 0,01	5,07 ± 0,44	42,94 ± 1,60*	0,72 ± 0,06

(*) Statistical differences were assessed using the T Test (p<0.05). O.M. = soil organic matter; C.T.C. = Cation Exchange Coefficient

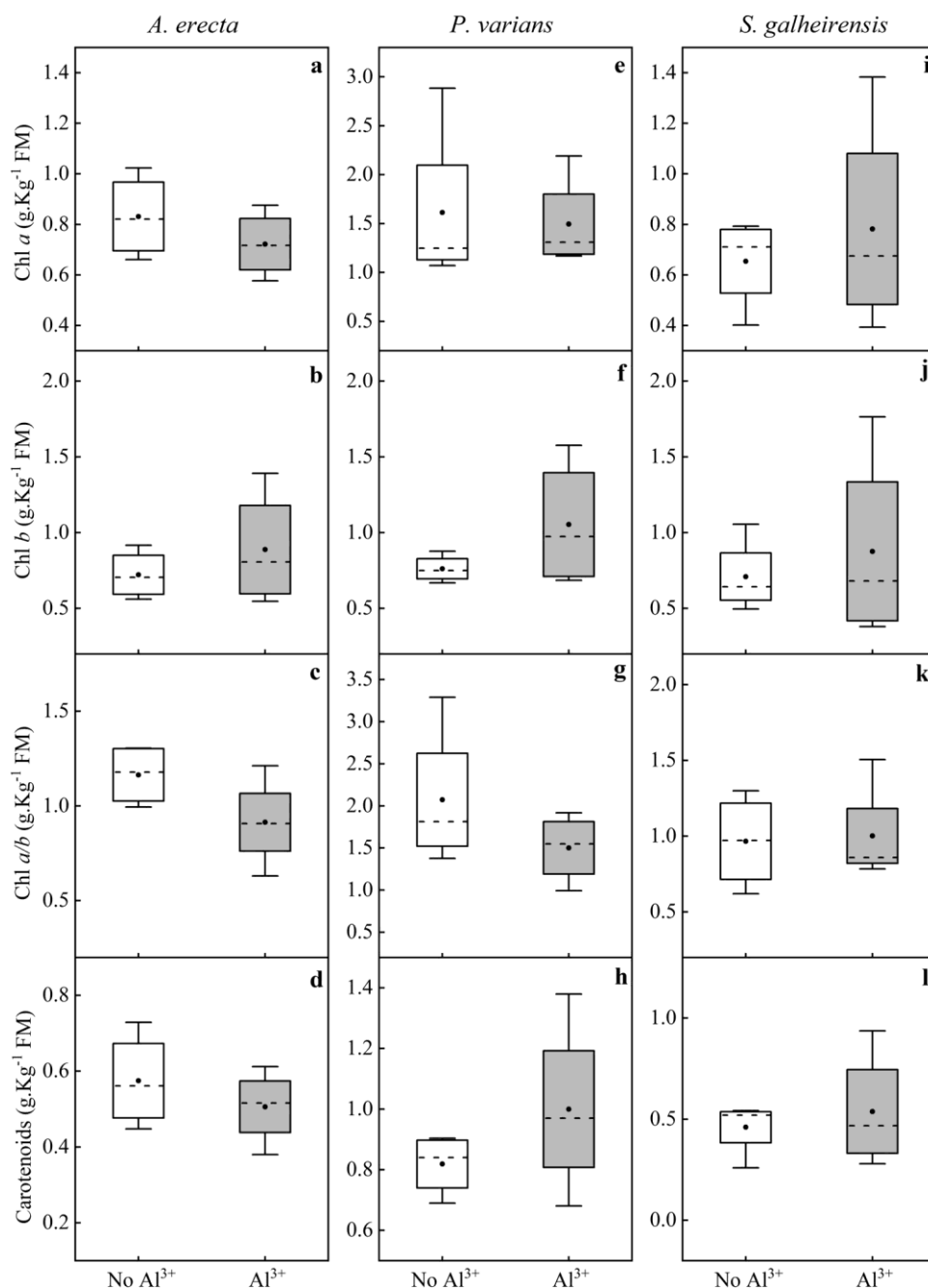


Figura 1-0-1 Quantification of photosynthetic pigments Chl *a*, Chl *b*, Chl *a/b*, and Carotenoids in areas with Al^{3+} and No Al^{3+} : (a–d) *Ayenia erecta*; (e–h) *Pavonia varians*; and (i–l) *Sida galheirensis*. (n = 4).

Regarding oxidative stress, different behaviours were observed among the species studied, where *A. erecta* did not show changes in the H₂O₂ concentration in the presence of Al^{3+} (Figure 3(a)). In *P. varians*, an increase in the H₂O₂ concentration was observed Figure 3(b)) in areas with Al^{3+} , and in *S. galheirensis*, an increase in H₂O₂ (Figure 3(e)) was observed in areas without Al^{3+} . None of the species showed

changes in MDA content (Figure 3(b, d, f)).

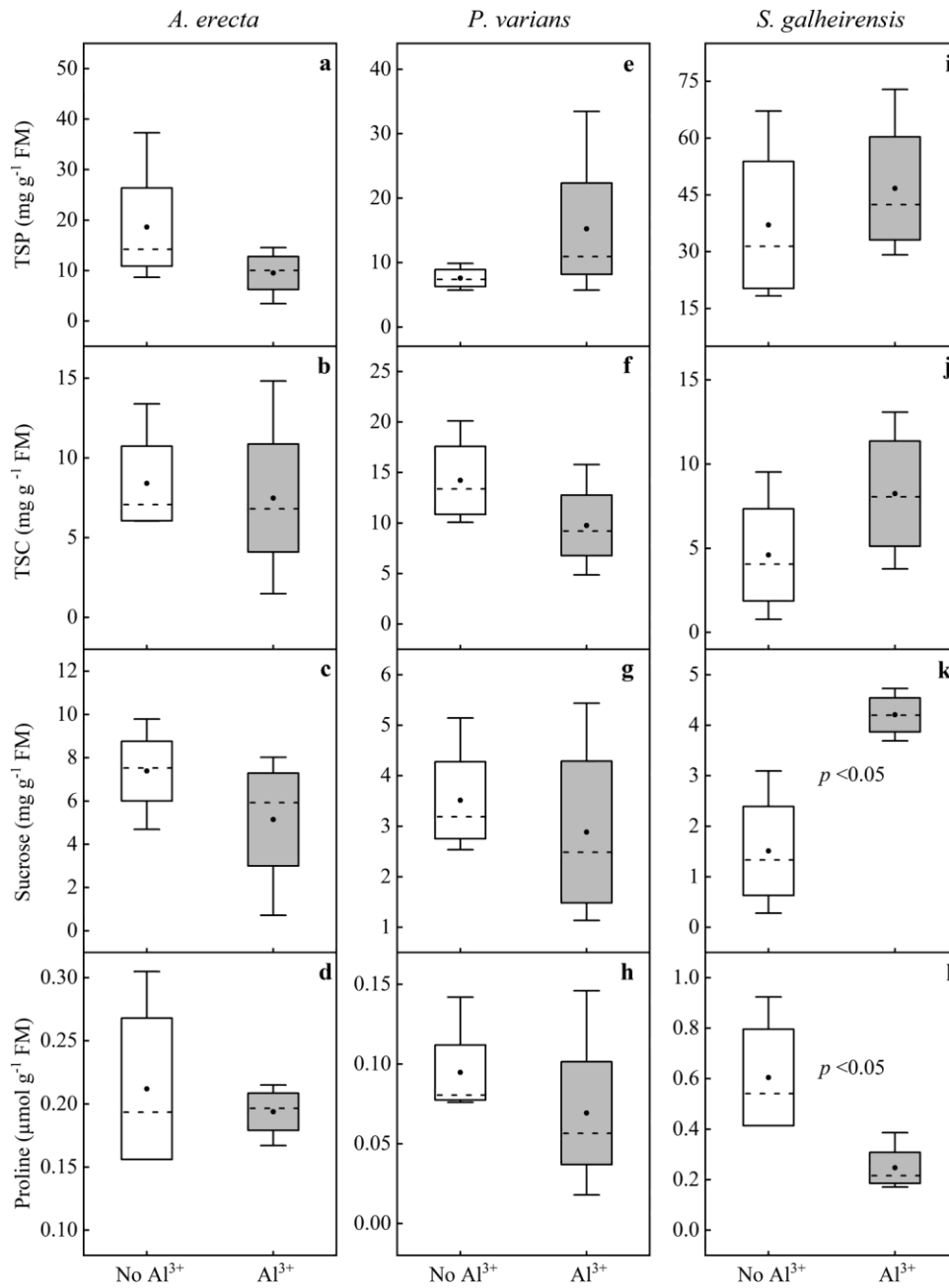


Figura 0-2 Contents of Total Soluble Proteins (TSP), Total Soluble Carbohydrates (TSC), Sucrose and Proline, in areas with Al^{3+} and No Al^{3+} : (a–d) *Ayenia erecta*; (e–h) *Pavonia varians*; (i–l) *Sida galheirensis*. (n = 4).

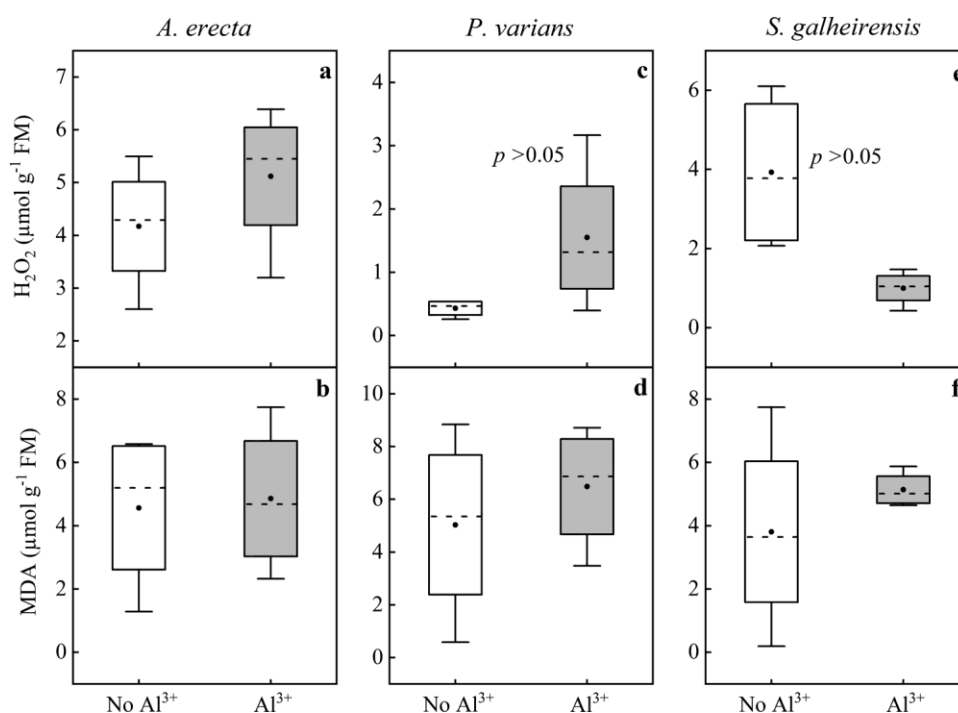


Figura 1-3 Quantification of Hydrogen Peroxide (H₂O₂) and Malondialdehyde (MDA), in areas with Al³⁺: (a–b) *Ayenia erecta*; (c–d) *Pavonia varians*; (e–f) *Sida galheirensis*. (n = 4).

As for the antioxidant mechanism, the presence of Al³⁺ in *A. erecta* caused a reduction in SOD activity (Figure 4(a)) and an increase in enzymatic activity in CAT (Figure 4(b)) and APX (Figure 4(c)). In *P. varians*, there were no alterations in SOD (Figure 4(d)) or CAT (Figure 4(e)), reducing the APX activity (Figure 4(f)) in the area with Al³⁺. However, *S. galheirensis* did not show changes in enzymatic activity as a function of Al³⁺ in the soil

(Figure 4(g, h)), and as previously mentioned, it was not possible to determine the APX activity in *S. galheirensis* due to the viscosity of the sample.

Pavonia varians and *S. galheirensis* showed an increase in H₂O₂ levels (Figure 3(c, e)) in the presence and absence of Al³⁺, respectively, without showing lipid peroxidation through MDA (Figure 3(d, f)). Despite being a ROS, H₂O₂ is easily mobile in the cell and therefore plays the role of messenger molecule in stressful situations and may present a natural increase without causing oxidative stress [38],

as observed in *S. galheirensis*.

The accumulation of H₂O₂ in *P. varians* in the presence of Al³⁺ (Figure 3(c)) probably did not come from SOD due to its low activity (Figure 4(d, e)) and reduction of APX activity in this species. The increase in H₂O₂ is not a sign of oxidative stress [13] since even with a low enzymatic response, lipid peroxidation was not observed (Figure 3(d)), as observed by Amist et al. [39,40].

Enzymes are the first line of defence under stress conditions; the reduction in their activity in the presence of Al³⁺ may represent a lack of tolerance to the metal, generating the accumulation of ROS and consequently lipid peroxidation and/or apoptosis [17]. In the case of oxidative stress caused by H₂O₂, CAT is the most efficient enzyme in removing ROS without the need for a reducing agent, along with APX, as both tend to remedy the harmful effects of H₂O₂ accumulation, similar to hydric stress [36,39,40].

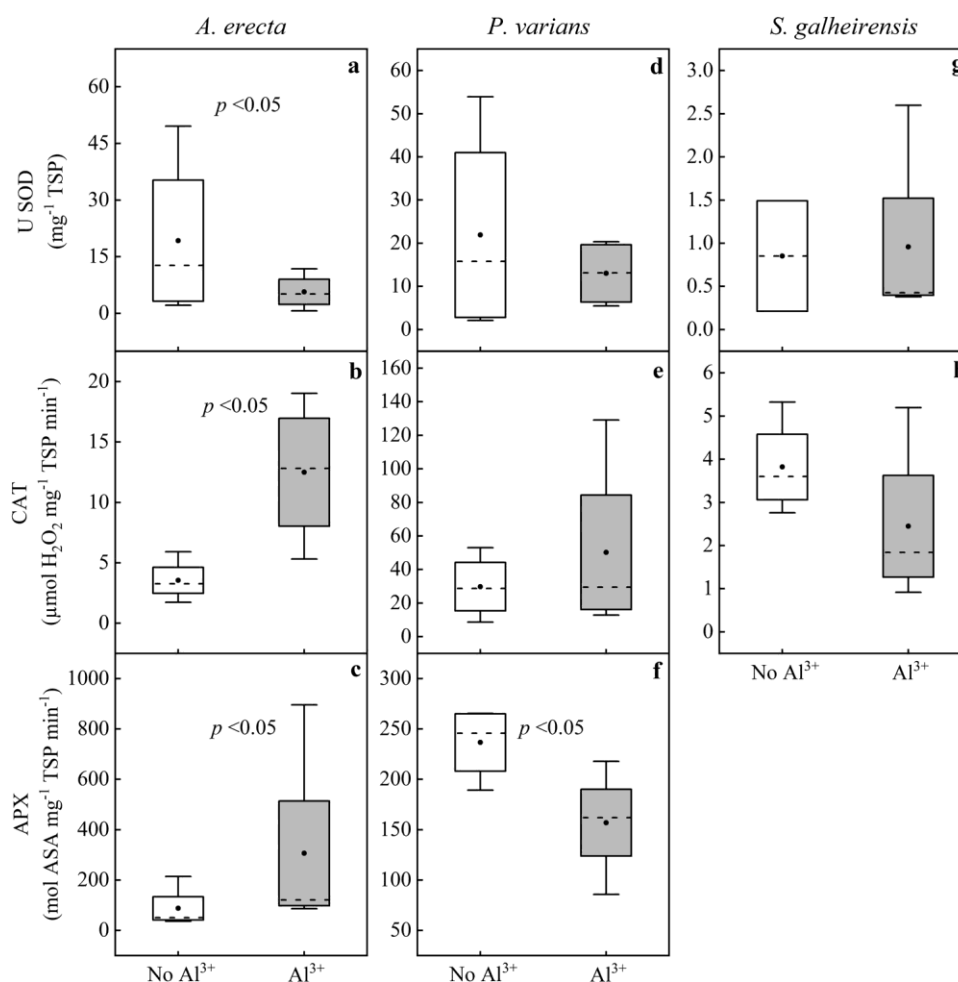


Figure 1-4 Enzymatic activity of Superoxide dismutase – SOD, Catalase – CAT and Ascorbate peroxidase

– APX, in areas with Al^{3+} and No Al^{3+} : (a–c) *Ayenia erecta*; (d–f) *Pavonia varians*; (g–h) *Sida galheirensis*. ($n = 4$).

Ayenia erecta showed SOD inhibition (Figure 4(a)) in the presence of Al^{3+} ; this behaviour was also reported by Guo et al. [17] in *Citrus grandis*. In this case, SOD may not have been mainly responsible for the formation of H_2O_2 , and the non-accumulation of this ROS can be explained by the increase in the activities of CAT and APX, which are directly correlated with the rapid response process to stress, avoiding the accumulation of MDA and consequently reducing membrane damage, thus being a good strategy for tolerance to Al^{3+} [39].

Al^{3+} in high concentrations promotes mitochondrial dysfunction, affecting the tricarboxylic acid cycle and glycolysis, which may compromise SOD activity in the

mitochondrial intermembrane space [2]. Furthermore, the reduction of Cu, Zn, Fe and Mn indices in the presence of Al^{3+} can inhibit SOD activity since these elements function as an enzymatic cofactor. Once the dismutation of $\text{O}_2^{\bullet-}$ by SOD is reduced, it leads to protonation, forming $\text{OH}^{\bullet}$, a more reactive and harmful ROS that may increase lipid peroxidation [38,41]. The next step to remedy its increase would be greater CAT activity to neutralise such free radicals that can be added to the antioxidant activity of carotenoids [42], which was not seen in the present work, even without an increase in H_2O_2 levels. With SOD reduction, *A. erecta* resorted to CAT and APX without the influence of non-enzymatic antioxidants, such as carotenoids.

How species respond to Al^{3+} is crucial to determining the permanence and resilience in natural restoration processes [3]; therefore, these mechanisms facilitate the understanding of the future behaviour of native species with increased acidity in drylands as a result of climate change and anthropic action. Several strategies in the plant can be mentioned, including the storage of Al^{3+} in the leaves in the form of oxalate or linked to lignin and cellulose in the roots [4], the use of Al as an enzymatic cofactor [2], or increased enzymatic activity aimed at reducing the effects of stress and nutrient homeostasis by reducing the easy absorption of Al^{3+} [17].

In summary, among the analysed species, *A. erecta* showed more significant responses in the antioxidant system. This characteristic suggests that this species may represent this response to mitigate the impacts of Al^{3+} . Due to its shorter roots, it is possible that *A. erecta* maintains more intense contact with the Al^{3+} present in the soil, thus requiring more elaborate strategies to survive in the environment. The presence of higher concentrations of Al^{3+} in this species should be further investigated.

However, *P. varians* and *S. galheirensis*, due to their deeper roots, possibly

experience smaller variations in nutrients, especially at depths greater than 60 cm. As observed by Santana et al. [43], there is little variation in the amounts of nutrients, such as N, P, K and Ca, at greater depths, assuming that shorter roots tend to experience greater fluctuations in pH and consequently in Al^{3+} . In this context, it is plausible to assume that of the plants analysed, *A. erecta* is more sensitive to soil acidity and Al^{3+} , compromising its stress responses, especially through SOD inhibition.

Conclusion

In conclusion, the results indicate that *A. erecta* stands out by revealing more robust responses in the antioxidant system, suggesting its potential adaptation to challenging conditions imposed by Al^{3+} . The need for more sophisticated strategies to respond to higher concentrations of Al^{3+} underscores the importance of further investigation into this species. Conversely, *P. varians* and *S. galheirensis*, with their deeper roots, appear to be less susceptible to nutrient variations and Al^{3+} levels.

The present study emphasises the significance of understanding the diverse responses of plants to stress in specific environments. Additionally, it underscores the need to assess the impacts of higher concentrations of Al^{3+} caused by anthropogenic activities, such as excessive fertiliser use and invasion by exotic species, during the early stages of plant growth. This analysis is crucial for anticipating potential hindrances to the establishment of these species in degraded areas, which in turn can significantly influence the processes of restoration and ecological succession in arid lands.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

This work was supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior- Brazil (CAPES) for funding a Doctorate scholarship; and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) under Grant [NEXUS project – 441292/2017].

Notes on contributors

Larisse Bianca Soares Pereira: She holds a master's degree and currently, she is a Ph.D. candidate in biodiversity. She possesses expertise in the areas of morphoanatomy and plant physiology, with emphasis on plants in semi-arid regions. Contributed to the planning, execution, writing and interpretation of this paper.

Layla Fernanda Sousa e Costa: Having graduated in biological sciences, she holds a master's degree in biodiversity and is currently in the second year of her doctoral studies, specializing in plant genetic improvement. She has extensive knowledge in plant physiology and anatomy. Contributed to collections and biochemical analyzes.

Henarmmany Cristina Alves de Oliveira: She holds a master's degree in plant biology. Currently, she is a Ph.D. candidate in biodiversity, specializing in the field of Botany, with a focus on plant physiology, eco-physiology, in vitro plant cultivation, and co-cultivation between plants and beneficial microorganisms. Contributed to biochemical analyses, text review and preparation of graphics

Marcus Vinícius Loss Sperandio: A professor with expertise in plant physiology (biochemistry and nutrition), he serves as a research co-advisor for the project and has contributed to the planning and revision of the manuscript.

Cláudia Ulisses: A professor with experience in plant physiology (biochemistry),

she contributes as a supervisor of the research, planning and revision of the manuscript.

ORCID

Larisse Bianca  Soares Pereira <http://orcid.org/0000-0003-1191-1830>

Layla Fernanda Sousa e Costa <http://orcid.org/0000-0001-8179-8816>

Henarmmany Cristina Alves de Oliveira <http://orcid.org/0000-0002-2633-686X>

Marcus Vinícius Loss Sperandio <http://orcid.org/0000-0001-7289-3336>

Cláudia Ulisses <http://orcid.org/0000-0001-9723-5057>

Reference

- [1] Kochian LV, Pin MA, Hoekenga OA. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant Soil*. 2005;274:175–195. doi:[10.1007/s11104-004-1158-7](https://doi.org/10.1007/s11104-004-1158-7)
- [2] Castro LMR, Vinson CC, Gordo SMC, *et al*. Molecular and physiological aspects of plant responses to aluminum: what do we know about Cerrado plants? *Brazilian Journal of Botany*. 2022;45; doi:[10.1007/s40415-021-00781-1](https://doi.org/10.1007/s40415-021-00781-1)
- [3] Bojórquez-Quintal E, Escalante-Magaña C, Echevarría-Machado I, *et al*. Aluminum, a friend or Foe of higher plants in acid soils. *Front Plant Sci*. 2017;8; doi:[10.3389/fpls.2017.01767](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01767).
- [4] Rahman R, Upadhyaya H. Aluminium toxicity and its tolerance in plant: a review. *J Plant Biol*. 2021;64:101–121. doi:[10.1007/s12374-020-09280-4](https://doi.org/10.1007/s12374-020-09280-4)
- [5] Sobral LF, Barretto MCDV, Airon JDS, *et al*. Guia prático para interpretação de resultados de análises de solo. Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros; 2015. p. 0–

13.

- [6] IPCC. Climate change 2022: impacts, adaptation and vulnerability [Internet]. Intergovernmental Panel on Climate Change; 2022 [cited 2023 February 27]. p. 1–3676. Available from: <https://www.ipcc.ch/srccl/chapter/chapter-3/>.
- [7] Marengo JA, Torres RR, Alves LM. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. *Theor Appl Climatol*. 2017;129:1189–1200. doi:[10.1007/s00704-016-1840-8](https://doi.org/10.1007/s00704-016-1840-8)
- [8] Puritty CE, Esch EH, Pe S, *et al*. Drought in Southern California coastal sage scrub reduces herbaceous biomass of exotic species more than native species, but exotic growth recovers quickly when drought ends. *Plant Ecol*. 2019;5:151–169. doi:[10.1007/s11258-019-00912-5](https://doi.org/10.1007/s11258-019-00912-5)
- [9] Fowler D, Coyle M, Skiba U, *et al*. The global nitrogen cycle in the Twentyfirst century. *PhilosTrans R Soc, B*. 2013;368; doi:[10.1098/rstb.2013.0164](https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0164)
- [10] Trivedi A, Bhattacharyya R, Ghosh A, *et al*. 60 years of fertilization and liming impacts on soil organic carbon stabilization in a sub-tropical Alfisol. *Environ Sci Pollut Res*. 2021;28:45946–45961. doi:[10.1007/s11356-021-14019-w](https://doi.org/10.1007/s11356-021-14019-w)
- [11] Souza DG, Sfair JC, Paula AS, *et al*. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *For Ecol Manag*. 2019;435:57–65. doi:[10.1016/j.foreco.2018.12.042](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.042)
- [12] Dryflor KBR, Delgado-Salinas A, Dexter KG, *et al*. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. 2016;353(6306):1383–1387. doi:[10.1126/science.aaf5080](https://doi.org/10.1126/science.aaf5080)
- [13] Schulz K, Guschal M, Kowarik I, *et al*. Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. *Appl Veg Sci*. 2019;22(2):348–359. doi:[10.1111/avsc.12434](https://doi.org/10.1111/avsc.12434)
- [14] Herrero Fernández Z, dos Santos Júnior JA, dos Santos Amaral R, *et al*. Pernambuco Caatinga: relevance of soil chemical composition for biodiversity conservation. *Chemistry and Ecology*. 2022;38(2):108–121.

doi:[10.1080/02757540.2021.2023134](https://doi.org/10.1080/02757540.2021.2023134).

- [15] Clarkson DT. The effect of aluminium and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of *Allium cepa*. *Ann Bot.* 1965;29(114):309–315. doi:[10.1093/oxfordjournals.aob.a083953](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083953)
- [16] Ahn SJ, Sivaguru M, Osawa H, *et al.* Aluminum inhibits the H-ATPase activity by permanently altering the plasma membrane surface potentials in squash roots. *Plant Physiol.* 2001;126 (4):1381–1390. doi:[10.1104/pp.126.4.1381](https://doi.org/10.1104/pp.126.4.1381)
- [17] Guo P, Qi YP, Cai YT, *et al.* Aluminum effects on photosynthesis, reactive oxygen species and methylglyoxal detoxification in two *Citrus* species differing in aluminum tolerance. *Tree Physiol.* 2018;38(10):1548–1565. doi:[10.1093/treephys/tpy035](https://doi.org/10.1093/treephys/tpy035)
- [18] Cury NF, Silva RC, Andre MS, *et al.* Root proteome and metabolome reveal a high nutritional dependency of aluminium in *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae). *Plant Soil.* 2020;446:125–143. doi:[10.1007/s11104-019-04323-3](https://doi.org/10.1007/s11104-019-04323-3)
- [19] Sachdev S, Akhtar Ansari S, Ansari MI, *et al.* Abiotic stress and reactive oxygen species: generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants.* 2021;10(2). doi:[10.3390/antiox10020277](https://doi.org/10.3390/antiox10020277)
- [20] Esteves G. Flora e Funga do Brasil – *Ayenia erecta* Mart. ex K.Schum. [Internet]. 2015 [cited 2023 July 4]. Available from: <http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/FB25732>.
- [21] Domingos-Melo A, Bezerra SMS, Nadia TL, *et al.* The dark side of the rain: self-pollination set-backs due to water exposure in *Pavonia varians* Moric (Malvaceae), a species with rain-dependent flowering. *Acta Botanica Brasilica.* 2020;34(2):437–441. doi:[10.1590/0102-33062020abb0023](https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0023)
- [22] Esteves G. Flora e Funga do Brasil – *Pavonia varians* Moric. [Internet]. Flora e Funga do Brasil. 2015 [cited 2023 July 4]. Available from: <http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/FB19553>.
- [23] Bovini MG. Flora e Funga do Brasil – *Sida galheirensis* Ulbr. [Internet]. 2022 [cited 2022 July 4]. Available from: <http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/FB9213>.

- [24] Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 1987;148:350–382. doi:[10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1).
- [25] Bezerra Neto E, Barreto LP. *Análises Químicas e Bioquímicas em Plantas*. Editora Universitária da UFRPE Recife - PE 2011.
- [26] Loreto F, Velikova V. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. *Plant Physiol.* 2001;127:1781–1787. doi:[10.1104/pp.010497](https://doi.org/10.1104/pp.010497)
- [27] Heath R, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch Biochem Biophys.* 1968;125:189–198. doi:[10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1).
- [28] Bates LS, Waldren RP, Teare ID. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil.* 1973;39(1):205–207. doi:[10.1007/BF00018060](https://doi.org/10.1007/BF00018060).
- [29] Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem.* 1976;7(72):248–254. doi:[10.1006/abio.1976.9999](https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999)
- [30] Havir EA, McHale NA. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiol.* 1987;84(2):450–455. doi:[10.1104/pp.84.2.450](https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450)
- [31] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 1981;22(5):867–880. doi:[10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232)
- [32] Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.* 1977;59:309–314. doi:[10.1104/pp.59.2.309](https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309)
- [33] Dawood MFA, Tahjib-Ul-Arif M, Sohag AAM, *et al.* Fluoride mitigates aluminum-toxicity in barley: morpho-physiological responses and biochemical mechanisms.

- [34] Rotondi A, Rossi F, Asunis C, *et al.* Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology*. 2003;4:25–35.
- [35] Resende CF, Pacheco VS, Dornellas FF, *et al.* Responses of antioxidant enzymes, photosynthetic pigments and carbohydrates in micropropagated *Pitcairnia encholirioides* L.B. Sm. (Bromeliaceae) under ex vitro water deficit and after rehydration. *Braz J Biol*. 2018;79:53–62. doi:[10.1590/1519-6984.175284](https://doi.org/10.1590/1519-6984.175284).
- [36] Shahnaz G, Shekoofeh E, Kourosh D, *et al.* Interactive effects of Silicon and Aluminum on themalondialdehyde (MDA), proline, protein and phenolic compounds in *Borago officinalis* L. *J Med Plants Res*. 2011;5:5818–5827.
- [37] Szabados L, Savouré A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci*. 2010;15:89–97. doi:[10.1016/j.tplants.2009.11.009](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009)
- [38] Barbosa MR, Silva MMA, Willadino L, *et al.* Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciência Rural*. 2014;44:453–460. doi:[10.1590/S0103-84782014000300011](https://doi.org/10.1590/S0103-84782014000300011).
- [39] Souza LM, Barbosa MR, Morais MB, *et al.* Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. *Biologia Plantarum*. 2020;64:20–31. doi:[10.32615/bp.2019.070](https://doi.org/10.32615/bp.2019.070)
- [40] Amist N, Singh NB, Yadav K, *et al.* Comparative studies of Al³⁺ ions and Al₂O₃ nanoparticles on growth and metabolism of cabbage seedlings. *J Biotechnol*. 2017;254:1–8. doi:[10.1016/j.jbiotec.2017.06.002](https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2017.06.002)
- [41] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci*. 2002;7:405–410. doi:[10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9)
- [42] Mittler R. ROS are good. *Trends Plant Sci*. 2017;22:11–19. doi:[10.1016/j.tplants.2016.08.002](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002)

- [43] Santana MS, Andrade EM, Sampaio EVSB, *et al.* Do agrosystems change soil carbon and nutri-ent stocks in a semiarid environment? J Arid Environ. 2022;201:104747. doi:[10.1016/j.jaridenv.2022.104747](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104747)

CAPÍTULO 2

O ENRIQUECIMENTO NUTRICIONAL E A INVASÃO POR MEGATHYRSUS MAXIMUS INTERFEREM NO METABOLISMO DE ESPÉCIES PIONEIRAS EM ÁREAS DE PASTAGENS NEGLIGENCIADAS NA FLORESTA ESTACIONAL SECA DO BRASIL?

Pereira, Larisse Bianca Soares¹; Oliveira, Henarmmany Cristina¹; Sperandio, Marcus Vinícius Loss¹; Barros, Kleber Napoleão Nunes de Oliveira²; Silva, Flávia Carolina Lins³; Ulisses, Cláudia¹

- A ser submetido

Revista: Forest Ecology and Management

Impact Factor 3.7 (2022)

CiteScore (Scopus)7.2

Instructions for authors:

<https://www.sciencedirect.com/journal/forest-ecology-and-management/publish/guide-for-authors>

1 **O ENRIQUECIMENTO NUTRICIONAL E A INVASÃO POR**
2 **MEGATHYRSUS MAXIMUS INTERFEREM NO METABOLISMO DE**
3 **ESPÉCIES PIONEIRAS EM ÁREAS DE PASTAGENS NEGLIGENCIADAS**
4 **NA FLORESTA ESTACIONAL SECA DO BRASIL?**

5 **DESTAQUES**

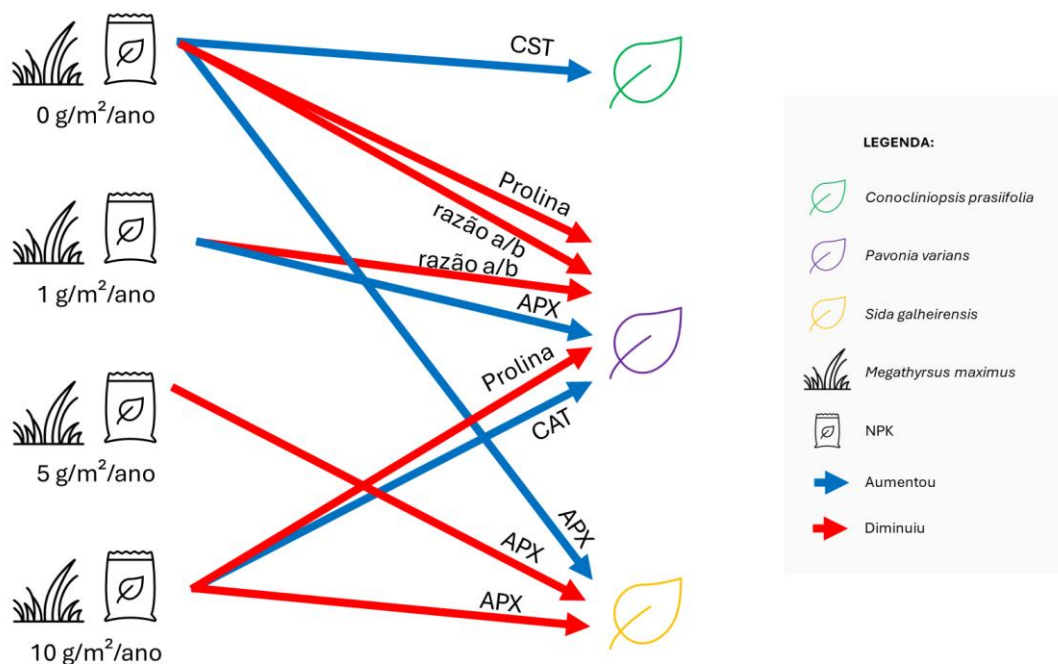
6 ● A dinâmica do metabolismo primário e do sistema antioxidante de três espécies
7 lenhosas pioneiras em uma área de Caatinga invadida por *Megathyrsus maximus* foi
8 avaliada após a adição de NPK;

9 ● As características adaptativas e edafoclimáticas se destacaram nos tratamentos
10 avaliados (nutrientes e invasão), restabelecendo as condições do solo após um ano.

11 ● A competição entre *M. maximus* e *Conocliniopsis prasiifolia* por nitrogênio leva a um
12 aumento no total de carboidratos solúveis na folha e reduz os níveis de clorofila a e prolina
13 em *Pavonia varians*.

14 ● Nas condições aqui testadas, o aumento substancial nas recargas de *M. maximus* e NPK
15 compromete o desenvolvimento e a conservação das espécies avaliadas.

16 RESUMO GRÁFICO



17

18 RESUMO

19 A modificação de paisagens naturais para o cultivo agrícola é comum no Brasil,
 20 principalmente nas regiões semiáridas. Práticas agrícolas como o corte e queima da
 21 vegetação nativa, a introdução de espécies exóticas, a irrigação de plantas cultivadas com
 22 água salina e a adição de nutrientes têm impactado negativamente a fertilidade do solo e
 23 a restauração natural, contribuindo assim para o processo de desertificação. Diante desses
 24 impactos negativos, este estudo teve como objetivo investigar a influência de diferentes
 25 condições nutricionais do solo, associadas à invasão de *Megathyrsus maximus*, em
 26 espécies pioneiras na Caatinga, por meio da realização de análises bioquímicas do
 27 metabolismo primário e antioxidante. O delineamento experimental foi conduzido em
 28 parcelas, divididas em oito tratamentos, atribuindo-se diferentes doses de NPK e presença
 29 ou ausência natural de *M. maximus*. Amostras de solo e folhas foram coletadas antes da

aplicação de NPK, 6 e 12 meses após a aplicação de NPK, para avaliar as propriedades químicas do solo e propriedades bioquímicas das folhas de *Pavonia varians*, *Conocliniopsis prasiifolia* e *Sida galheirensis*, as mais prevalentes espécies na área. A interação entre nutrientes e a invasão de *M. maximus* não alterou os níveis de nutrientes do solo devido à lixiviação, alta absorção de recursos e atividade do solo. A presença de *M. maximus* aumentou a competição por recursos em condições nutricionais naturais, afetando o teor de carboidratos solúveis totais em *C. prasiifolia* e o teor de pigmento e prolina em *P. varians*, bem como a atividade enzimática em resposta ao estresse oxidativo em *P. varians* e *S. galheirensis*. Síntese e aplicação: Pastagens abandonadas com condições nutricionais variadas do solo podem proporcionar um desenvolvimento competitivo e vantagem na absorção de recursos para *M. maximus* em áreas secas, superando as espécies nativas e comprometendo seu estabelecimento e permanência.

PALAVRAS-CHAVE: Antropização, Caatinga, Espécies exóticas, Estresse oxidativo, NPK, Regeneração natural, Semiárido.

ABSTRACT

The modification of natural landscapes for agricultural cultivation is common in Brazil, especially in semi-arid regions. Agricultural practices such as cutting and burning native vegetation, introducing exotic species, irrigating cultivated plants with saline water, and adding nutrients have negatively impacted soil fertility and natural restoration, thereby contributing to the process of desertification. Given these negative impacts, this study aimed to investigate the influence of different soil nutritional conditions, associated with the invasion of *Megathyrsus maximus*, on pioneer species in the Caatinga by conducting biochemical analyses of primary and antioxidative metabolism. The experimental design was conducted in plots, divided into eight treatments, assigning different doses of NPK

and the natural presence or absence of *M. maximus*. Soil and leaf samples were collected before the application of NPK, 6 and 12 months after the application of NPK, to evaluate the chemical properties of the soil and biochemical properties of the leaves of *Pavonia varians*, *Conocliniopsis prasiifolia*, and *Sida galheirensis*, the most prevalent species in the area. The interaction between nutrients and the invasion of *M. maximus* did not alter soil nutrient levels due to leaching, high resource uptake, and soil activity. The presence of *M. maximus* increased competition for resources under natural nutritional conditions, affecting the total soluble carbohydrate content in *C. prasiifolia* and the pigment and proline content in *P. varians*, as well as enzymatic activity in response to oxidative stress in *P. varians* and *S. galheirensis*. Synthesis and application: Abandoned pastures with varying soil nutritional conditions may provide a competitive development and resource uptake advantage for *M. maximus* in dry areas, outcompeting native species and compromising their establishment and permanence.

KEY WORDS: Anthropisation, Caatinga, Exotic species, Oxidative stress, NPK, Natural regeneration, Semi-arid.

1. Introdução

A diversidade das florestas secas é moldada e adaptada às altas temperaturas diurnas e aos longos períodos de seca, que impulsionam a flora local e os níveis de endemismo (Dória et al., 2016; Pennington et al., 2009). Devido a esses fatores, regiões como a Floresta Tropical Sazonal Seca (SDTF) do Brasil, também conhecida como Caatinga, dependem de variações sazonais para conduzir seus processos de sucessão (Dryflor et al., 2016).

As condições climáticas associadas à qualidade do solo tendem a gerar alterações na fertilidade e produtividade da vegetação em áreas tropicais (IPCC, 2022), comprometendo os processos de restauração natural (Souza & Oyama, 2011). O uso insustentável de fertilizantes (nitrogênio: N, fósforo: P e potássio: K) e pesticidas agrícolas impactou a qualidade da água (Zhang et al., 2021), causou acúmulo de solo (Trivedi et al., 2021) e alterou nutrientes naturais ciclos como N (Fowler et al., 2013). Essas mudanças podem indicar transformações na paisagem e, posteriormente, afetar a dinâmica e os serviços ecossistêmicos (Garcia et al., 2013).

Além disso, o aumento da população dependente dos recursos florestais tem levado ao uso indevido da terra, incluindo a retirada da vegetação por meio de corte e queima e o uso indiscriminado de fertilizantes (Silva et al., 2018; Tabarelli et al., 2018; Vanderlei et al., 2024). Essas áreas, muitas vezes abandonadas (Araújo et al., 2023), acabam por dar origem a clareiras que, quando possível, iniciam processos de sucessão ecológica. Nesta fase, as espécies pioneiras são cruciais para a melhoria do solo, pois as suas estratégias adaptativas e características do solo determinam o sucesso ou o fracasso da restauração (Oliveira et al., 2023; Santana et al., 2022).

Os processos de modificação nas áreas de Caatinga, segundo Araújo et al. (2023), superam os efeitos das alterações climáticas na redução da biodiversidade, afetando a capacidade de restauração natural. Na Caatinga, práticas agrícolas realizadas por pequenos agricultores introduzem espécies exóticas resistentes às peculiaridades edafoclimáticas, como *Megathyrsus maximus* (D'Angioli et al., 2022; Sfair et al., 2018; Rhodes et al., 2021). Foi introduzido na alimentação do gado devido ao seu bom desenvolvimento em condições de seca (D'Angioli et al., 2022; Kuebbing e Nuñez, 2016). Por ser uma espécie C4, demonstra eficiência na absorção de água e nutrientes e, com

fácil dispersão e propagação de sementes, apresenta alto potencial de invasão, competindo por recursos e ameaçando a diversidade da flora nativa (Choudhary et al., 2018; Rhodes et al., 2021).

O movimento global de espécies naturalizou espécies exóticas em vários ecossistemas (Kuebbing & Nuñez, 2016), alterando a paisagem e a diversidade nativa (Theoharides & Dukes, 2007). Essas práticas também modificam a acidez do solo, a disponibilidade de nutrientes e a capacidade de acumulação de carbono (Santana et al., 2022).

Diante dessa questão, é importante compreender como as plantas pioneiras em áreas de pastagens abandonadas respondem às diferentes concentrações de nutrientes no solo e ao processo de invasão por plantas exóticas. Neste contexto, a avaliação química do solo e as respostas do metabolismo primário e do metabolismo antioxidante das plantas são cruciais para orientar estratégias de conservação e manejo desses ecossistemas semiáridos, visando compreender o impacto desses tratamentos na regeneração natural da floresta seca. áreas.

Admitem-se as seguintes hipóteses: (I) Diferentes concentrações de NPK podem alterar parâmetros de potencial de hidrogênio (pH), nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), carbono (C) e matéria orgânica (MO) em áreas de solo semiáridas, independente da dosagem aplicada; (II) As espécies nativas não apresentam sinais de estresse diante da invasão de *M. maximus*, sugerindo uma possível adaptação a este novo contexto; e (III) O aumento das doses de NPK está diretamente relacionado ao aumento de osmorreguladores e indução de estresse oxidativo em plantas nativas.

2. Materiais e métodos

Área de estudo

O Parque Nacional do Catimbau, (8° 30' 57" S 37° 20' 59" O), localizado no estado de Pernambuco – Brasil, com área de aproximadamente 62,294.14 ha (MMA, 2002), com clima Tropical semiárido (BSHs de acordo com a classificação Köppen-Geiger) e média de precipitação anual de aproximadamente 700 mm concentrada no primeiro semestre(Vanderlei *et al.*, 2024). A área do experimento possui 28,759 ha.

O delineamento experimental foi 4 x 2 (Nutriente x Invasão) com 6 repetições cada totalizando 48 parcelas (Tratamentos: N0 = 0; N1= 1, N2 = 5, N3 =10 g/m²/ano de NPK; S = sem e C = com invasão por *M. maximus*), que foram selecionadas aleatoriamente na área experimental (Figura 1). Estas parcelas foram organizadas em dois grupos de 24, constando áreas com e sem invasão por *Megathyrsus maximus* e sorteadas de forma aleatória para a distribuição da adição nutricional NPK 10:10:10, dividida em quatro dosagens: 0 g/m²/ano, 1 g/m²/ano, 5 g/m²/ano e 10 g/m²/ano, com aplicação parcelada por técnica de lançamento manual antes das estações de crescimento. As proporções e especificações dos nutrientes seguiram os protocolos descritos pelo The Nutrient Network (NutNet), (<https://nutnet.org/index.php/>).

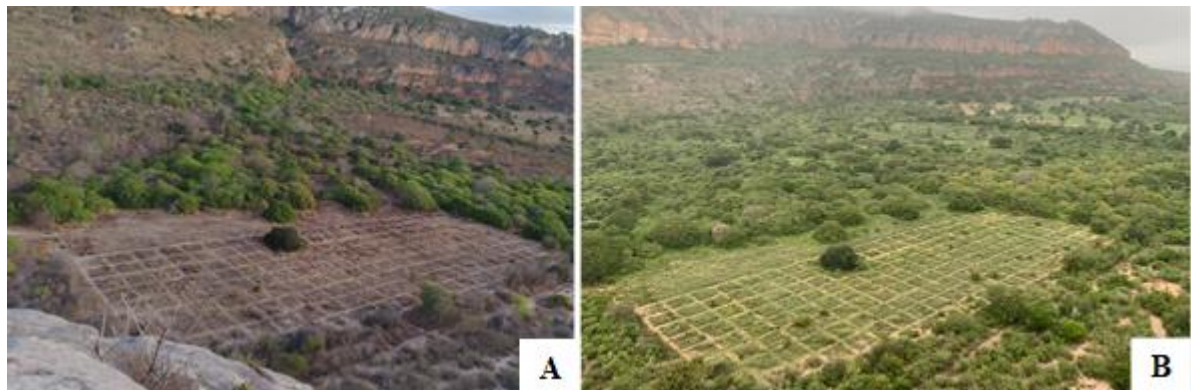


Figura 2-1 Foto da área experimental no Parque Nacional do Catimbau – PE, evidenciando as marcações de parcelas durante o período seco 2019 (A) e chuvoso 2020 (B).

140 **Coleta e análise do solo**

141 O solo da área experimental foi coletado com permissão do Instituto Chico Mendes
142 de Biodiversidade - ICMBIO (Licença - 71650), o qual apresenta na sua composição 95%
143 de areia, com baixa umidade ($\sim 3\%$) e $\text{pH} \sim 5$ (Pereira et al, 2024). A coleta para a
144 realização da análise química e física do solo foi realizada numa profundidade de
145 aproximadamente 40 cm, retirando solo de cinco pontos por parcela, três vezes ao ano:
146 antes da aplicação de NPK (Maio 2021), seis meses após a aplicação de NPK (Novembro
147 2021) e um ano após a primeira aplicação nutricional (Maio 2022). O solo coletado foi
148 misturado, peneirado para remoção de pedras e material vegetal, pesado e armazenado
149 em sacos de papel, seco em estufa até completa secagem e enviado ao Laboratório de
150 Irrigação e Salinidade da Universidade Federal de Campina Grande, onde foi quantificado
151 pH, Nitrogênio, Fósforo, Potássio, Carbono orgânico e Matéria Orgânica.

152 **Seleção de espécies e coleta do material vegetal**

153 Foram selecionadas três espécies com maior abundância e distribuição na área
154 experimental e que permanecessem vivas em períodos de menor disponibilidade hídrica
155 para poder realizar o acompanhamento durante um ano de experimento. As espécies

selecionadas foram: *Conocliniopsis prasiifolia* (DC.) R. M. King & H. Rob. – Asteraceae, subarbusto, lenhoso, nativa endêmica do Brasil (Nakajima, 2015), *Pavonia varians* Moric. – Malvaceae, subarbusto lenhoso, perene, que mantém flores e frutos durante a seca, nativo e endêmico da Caatinga (Esteves, G., 2015); *Sida galheirensis* L. - Malvaceae, subarbusto, lenhoso, perene, semidecídua, nativa e não endêmica com ocorrência na Caatinga, Cerrado e áreas antrópicas de Mata atlântica (Bovini, 2015).

Foram coletadas folhas de ≤ 3 indivíduos por parcela e contabilizadas como uma repetição. As coletas foram realizadas antes da aplicação (Maio de 2021), dois meses (Março de 2021), seis meses (Janeiro 2022) e um ano após a aplicação (Maio de 2022). Folhas totalmente expandidas foram coletadas, imediatamente envoltas em papel alumínio, imersas em nitrogênio líquido e armazenadas em freezer a -20°C . Posteriormente o material vegetal foi macerado em nitrogênio líquido para preparação dos extratos específicos para cada análise bioquímica.

Conteúdo de proteínas solúveis totais e atividades enzimáticas

Para quantificação de proteínas e enzimas, utilizou-se 0,2 g de material vegetal para a produção do extrato, o qual foi macerado em nitrogênio líquido utilizando almofariz e pistilo e homogeneizado em 2 mL de Tampão fosfato de Potássio 100 mM (pH 7,5) acrescido de 1 mM de ácido etilenodiaminotetracético (EDTA) e 3 mM de 1,4 - ditiotretitol (DTT) e 0,01 g (p/v) de polivinilpolipirrolidona (PVPP). Apenas em *S. galheirensis* foi utilizado o dobro de tampão (4 ml) devido à viscosidade do material vegetal. O extrato foi centrifugado a 10.000 rpm a 4°C por 20 min e o sobrenadante separado para as análises descritas abaixo.

Proteínas solúveis totais (PST) foram quantificadas pelo método de Bradford, (1976). A mensuração das atividades das enzimas do sistema antioxidativo seguiram o método de Beers e Sizer (1952), para Catalase o de Nakano e Asada (1981) para Ascorbato peroxidase e de Giannopolitis e Ries (1977) para Superóxido dismutase.

Conteúdo de Malondialdeído (MDA) e H₂O₂

O extrato foi preparado com 0,2 g de material vegetal e 2 ml de ácido tricloroacético 1% e centrifugado a 10000 rpm, por 5 min a 4°C, em *S. galheirensis* utilizamos 4 ml de TCA 1% devido a viscosidade da amostra. Por seguinte, a quantificação dos teores de peróxido de hidrogênio seguiu Loreto e Velikova, (2001) e para a análise de malondialdeído seguimos, Heath e Packer, (1968).

Pigmentos fotossintéticos e carotenoides

Para a determinação de Clorofila *a*, *b*, total e carotenoides macerou-se 0,05 g de material vegetal fresco em 6,25 mL de acetona 80%. O macerado foi filtrado em tecido de náilon de malha fina e a leitura feita em espectrofotômetro nos seguintes comprimentos de onda 663, 645 e 470 nm. (Lichtenthaler, 1987)

Sacarose e carboidratos solúveis totais

O extrato alcóolico foi feito utilizando 0,1 g de material vegetal fresco macerado e homogeneizado em 12,5 ml de etanol 80%, filtrado em tecido de náilon de malha fina e transferido para tubo de ensaio. Para análise e leituras de Sacarose e Carboidratos solúveis totais seguimos o método descrito por Yemm e Willis, (1954), utilizando 0,2 ml de extrato mais 2 ml de Antrona, em ambas as análises e adicionando 200 µl de KOH 30% em

metanol para quantificação de sacarose, posteriormente a cor é desenvolvida em banho maria e a quantificação é feita em espectrofotômetro a 620 nm.

Análise estatística

Para análises de solo e bioquímicas das espécies avaliadas neste estudo, foi empregado um Modelo Linear Misto Generalizado (GLMM) (Faraway, 2016) utilizando o software RStudio (versão 4.3.2), com as funções `glmer` e `lmer`, quando aplicável, em o pacote `lme4` (Bates et al., 2015). A normalidade e a homogeneidade dos resíduos foram testadas através do pacote DHARMA, empregando parâmetros visuais como histogramas e gráficos Q-Q, bem como o teste de Shapiro-Wilk e, quando necessário, os dados foram transformados pelo método Box-Cox (Sakia, 1992). O modelo escolhido foi baseado no menor AIC (Akaike Information Criterion) (Roback & Legler, 2021), levando em consideração os efeitos fixos da interação entre nutrientes e invasão, bem como os efeitos aleatórios de tempo/parcela (cada parcela foi considerada como repetição avaliada ao longo do tempo), e todos os parâmetros avaliados para solo e material vegetal referenciaram os valores de áreas sem NPK e sem invasão.

3. Resultados

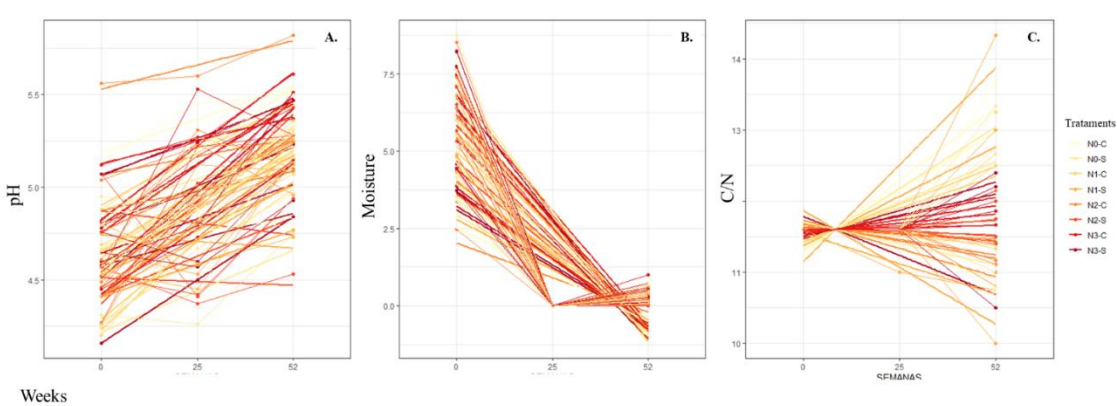
A análise do solo ao final do experimento não revelou alterações significativas no potencial de hidrogênio (pH), umidade, nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), carbono (C) e matéria orgânica (MO), independentemente da concentração de NPK aplicado, conforme demonstrado na Tabela 1.

219 Tabela 1. Tabela de variância com resultados do GLM para análise química do solo a $\pm$
 220 40 cm de profundidade na área experimental, Parque Nacional do Catimbau, Buíque-PE,
 221 Brasil.

	GL	pH	Umidade	Nitrogênio	Fósforo	Potássio	Carbono Orgânico	Matéria Orgânica	C/N
Efeitos fixos			%	g/Kg	mg/100 g	mmolc/Kg	g/Kg	g/Kg	
Intercept	1	<2 ⁻¹⁶ ***	0,309	6,07 ⁻¹⁰ ***	1,83 ⁻¹² ***	4,02 ⁻⁰⁹ ***	4,0 ⁻¹⁰ ***	4,0 ⁻¹⁰ ***	<2 ⁻¹⁶ ***
Nutriente	3	0,728	0,813	0,769	0,534	0,120	0,774	0,774	0,693
Invasão	1	0,092	0,684	0,772	0,241	0,096	0,776	0,776	0,907
Nutriente * Invasão	3	0,856	0,911	0,245	0,388	0,068	0,285	0,285	0,670

222 (***) significância p < 0,05 via GLM; GL (graus de liberdade).

223 Através da significância do valor do Intercept em pH, N, P, K, OM, C/N (Tabela
 224 1), observamos que outras variações ambientais podem ter tido maior influência do que
 225 os tratamentos aqui testados. Na Figura 3 (A-B), níveis mais baixos de pH e níveis mais
 226 elevados de umidade do solo são observados no início das avaliações e aplicações de
 227 NPK.



229 **Figura 3.** Comparação do comportamento de cada parcela em relação aos tratamentos aplicados ao longo
 230 das semanas avaliadas. A) pH do solo; B.) Umidade do solo (%); C) Razão C/N (C= Carbono; N=
 231 Nitrogênio). Tratamentos: N0 = 0; N1= 1, N2 = 5, N3 =10 g/m²/ano de NPK; S = sem invasão e C = com
 232 invasão por *M. maximus*.

A interação entre nutrientes e invasão também não demonstrou efeito no acúmulo de N, C, MO (Tabela 1) nas parcelas, refletindo na relação C/N (Figura 3C). Porém, apesar de apresentar um padrão mais disperso ao longo do tempo (semanas), não difere entre os tratamentos (C:N = 11) (Tabela 1).

Entretanto, a interação entre diferentes níveis nutricionais e invasão por *M. maximus* aumentou o conteúdo de TSC (carboidratos solúveis totais) em *C. prasiifolia*, bem como a relação clorofila a/b e prolina em *P. varians* (Tabela 2), sem significativamente interferindo em *S. galheirensis*.

Tabela 2. Tabela de variância de metabolismo primário das espécies, comparação dos dados do modelo do GLMM.

<i>Conocliniopsis prasiifolia</i>						
	GL	Clorofila a/b	Carotenoides	Carboidratos solúveis totais	Sacarose	Prolina
Efeitos fixos		g/Kg -1		mg/g -1		mmol/g -1
Intercept	1	0,001688***	0,01059*	<2 ⁻¹⁶ ***	<2 ⁻¹⁶ ***	6,188 ⁻⁰⁷ ***
Nutriente	3	0,56	0,937	0,086	0,023*	0,670
Invasão	1	0,554	0,538	0,073	0,661	0,578
Nutriente * Invasão	3	0,139	0,216	0,033*	0,584	0,651
<i>Pavonia varians</i>						
Intercept	1	3,076 ⁻¹³ ***	3,082 ⁻¹⁰ ***	<2 ⁻¹⁶ ***	<2 ⁻¹⁶ ***	1,031 ⁻¹⁰ ***
Nutriente	3	0,0003398***	0,128	0,322	0,590	0,041*
Invasão	1	7,488 ⁻⁰⁶ ***	0,342	0,825	0,113	0,224
Nutriente * Invasão	3	0,015*	0,245	0,366	0,363	0,039*
<i>Sida galheirensis</i>						
Intercept	1	2,124 ⁻⁰⁵ ***	<2 ⁻¹⁶ ***	<2 ⁻¹⁶ ***	<2 ⁻¹⁶ ***	0,075
Nutriente	3	0,473	0,815	0,283	0,201	0,603
Invasão	1	0,520	0,427	0,812	0,575	0,318
Nutriente * Invasão	3	0,165	0,702	0,535	0,333	0,431

Significância (*) p<0,05e (***) p < 0,01 via GLMM; GL (graus de liberdade).

A presença de *M. maximus* levou ao acúmulo de TSP nas folhas de *C. prasiifolia* na área sem adição de nutrientes (N0), e após a aplicação de NPK os níveis de TSP não

246 variaram, condizendo com o tratamento sem NPK e invasão (Fig. 4A). Em áreas sem
247 invasão, observa-se aumento no teor de TSP após a aplicação de NPK na dosagem de 1g
248 m² por ano e diminui quando são adicionadas dosagens maiores (Fig. 4A).

249 Na presença de *M. maximus*, observa-se redução na relação clorofila a/b em *P.*
250 *varians*, principalmente no tratamento sem adição de nutrientes (Fig. 4B). O aumento da
251 carga de NPK reduz a diferença na relação clorofila a/b entre os tratamentos de invasão,
252 embora com uma relação menor em comparação ao controle (sem NPK e sem invasão).

253 Em relação ao teor de prolina, observa-se um comportamento antagônico quanto à
254 interação nutriente e invasão, aumentando e diminuindo nas áreas sem e com invasão,
255 respectivamente (Fig. 4C).

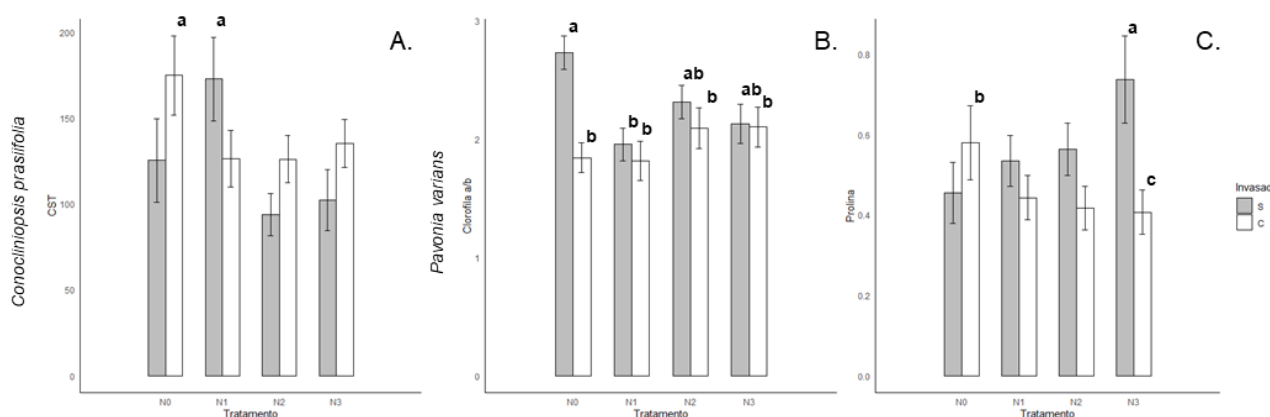


Figura 4 Avaliação de metabolismo primário em *Conocliniopsis prasiifolia* e *Pavonia varians*. A) Carboidratos solúveis totais (g/Kg⁻¹) B) Clorofila a/b (mg/g⁻¹) C) Prolina (mmol/g⁻¹). Letras mostram diferença significativa entre interação (Nutriente x Invasão) pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Tratamentos: N0 = 0; N1 = 1, N2 = 5, N3 = 10 g/m²/ano de NPK; S = sem e C = com invasão por *M. maximus*.

256 Dentre as espécies avaliadas, *S. galheirensis* não apresentou alteração no
257 metabolismo primário em relação aos tratamentos nutrição x invasão (Tabela 2);
258 entretanto, essa interação teve efeito na atividade das enzimas antioxidantes (Tabela 3).
259 A interação entre os tratamentos não causou alteração significativa em *C. prasiifolia*
260 quanto aos parâmetros relacionados ao estresse oxidativo (Tabela 3).

Tabela 3 Tabela de variância com parâmetros de estresse oxidativo das espécies, comparação dos dados do modelo do GLMM.

Conocliniopsis prasiifolia

	GL	PST	SOD	H ₂ O ₂	CAT	APX	MDA
Efeitos fixos		mg/g ⁻¹	U mg ⁻¹ PST	μmol/g ⁻¹	μmol H ₂ O ₂ . Mg ⁻¹ PST min ⁻¹	μmol ASA mg- 1 PST min ⁻¹	μmol/g ⁻¹
Intercept	1	6,675 ^{-16***}	6,269 ^{-08***}	0,0908	3,045 ^{-14***}	<2 ^{-16***}	<2 ^{-16***}
Nutriente	3	0,750	0,213	0,373	0,471	0,836	0,276
Invasão	1	0,568	0,241	0,379	0,131	0,943	0,334
Nutriente * Invasão	3	0,446	0,885	0,112	0,145	0,747	0,208

Pavonia varians

Intercept	1	8,782 ^{-08***}	3,809 ^{-10***}	3,401 ^{-08***}	0,001007***	2,2 ^{-16***}	1,212 ^{-14***}
Nutriente	3	0,580	0,380	0,494	0,052	0,085	0,953
Invasão	1	0,936	0,261	0,577	0,709	0,248	0,721
Nutriente * Invasão	3	0,090	0,060	0,921	0,008*	2,715 ^{-05***}	0,671

Sida galheirensis

Intercept	1	1,277 ^{-13***}	2,19 ^{-06***}	<2 ^{-16***}	2,222 ^{-13***}	2,829 ^{-05***}	2,209 ^{-08***}
Nutriente	3	0,853	0,169	0,216	0,384	7,414 ^{-05***}	0,01485*
Invasão	1	0,242	0,306	0,175	0,728	1,886 ^{-06***}	0,0485*
Nutriente * Invasão	3	0,573	0,091	0,412	0,351	7,003 ^{-05***}	0,02051*

significância (*) p<0,05e (***) p < 0,01 via GLMM; GL (graus de liberdade).

Apesar de não haver diferença significativa na atividade de SOD e nos níveis de H₂O₂ em *P. varians* (Tabela 3), houve aumento na atividade de CAT nas áreas que receberam maiores quantidades de NPK (N3) e foram invadidas por *M. maximus*, diferindo dos demais tratamentos (Fig. 5A). Enquanto isso, o APX apresentou aumento devido à menor dosagem de NPK (N1) nas áreas invadidas (Fig. 5B), e o teor de MDA não apresentou efeito nos tratamentos avaliados (Tabela 3).

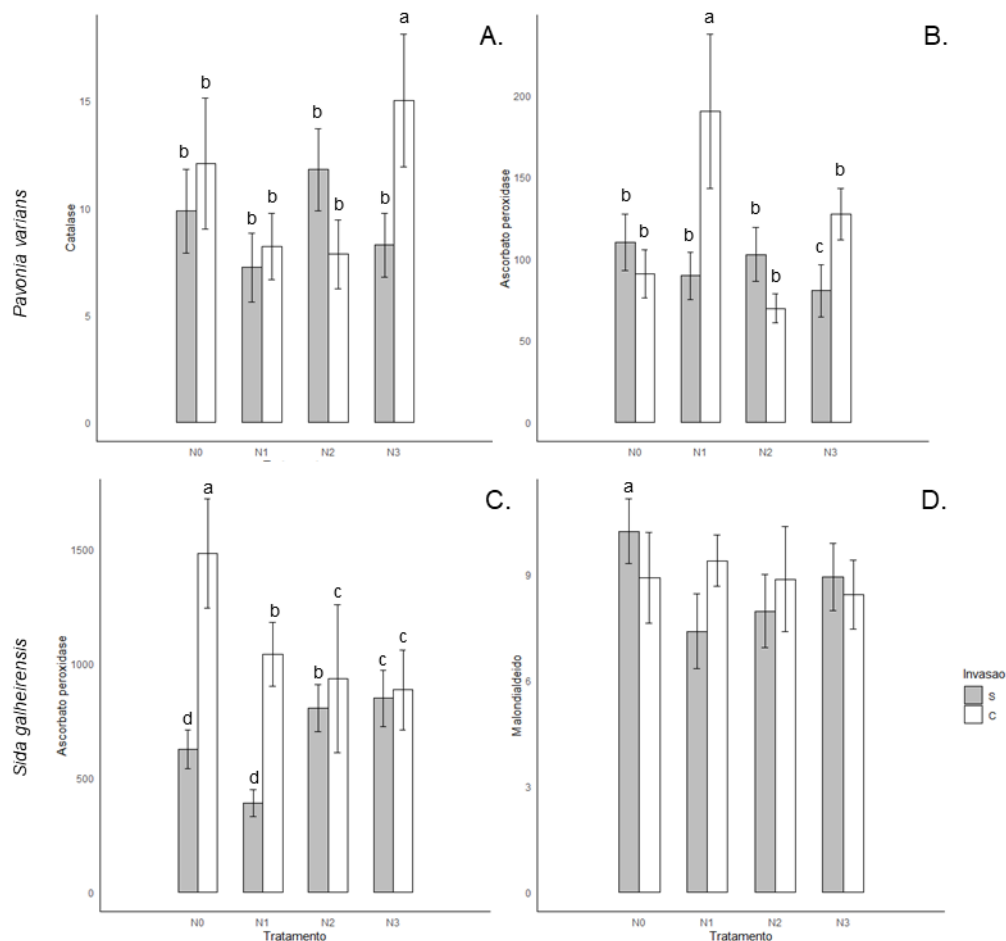


Figura 5 *Pavonia varians*. A) Atividade da Catalase ($\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ PST min}^{-1}$); B) Atividade da Ascorbato peroxidase ($\mu\text{mol ASA mg}^{-1} \text{ PST min}^{-1}$); *Sida galheirensis*. C) Atividade da Ascorbato peroxidase ($\mu\text{mol ASA mg}^{-1} \text{ PST min}^{-1}$); D) Malondialdeído (MDA) ($\mu\text{mol/g}^{-1}$). Letras mostram diferença significativa entre interação (Nutriente x Invasão) pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Tratamentos: N0 = 0; N1 = 1, N2 = 5, N3 = 10 g/m²/ano de NPK; S = sem e C = com invasão por *M. maximus*.

A espécie *S. galheirensis* também não apresentou diferenças no comportamento de SOD e H₂O₂ em relação aos tratamentos avaliados (Tabela 3). Nas áreas invadidas por *M. maximus*, foi observada maior atividade de APX na ausência de NPK (N0) (Fig. 5C). Além disso, em *S. galheirensis*, houve redução do teor de MDA na área não invadida na menor concentração de adição de NPK (N1), aumentando proporcionalmente nas maiores concentrações de NPK (N2 e N3), mas não ultrapassou os valores das áreas que não receberam NPK (N0) e não apresentaram alterações significativas nas áreas invadidas (Fig. 5D).

4. Discussão

Áreas semiáridas com solos rasos e predominantemente arenosos apresentam baixa retenção de água, o que dificulta a absorção de nutrientes pelas raízes e facilita a lixiviação desses elementos durante a estação chuvosa, promovendo a competição por recursos entre as espécies residentes. Porém, é importante considerar que modificações paisagísticas podem alterar a dinâmica biótica e abiótica do solo, facilitando o acúmulo de metais e favorecendo a invasão de espécies exóticas como *Megathyrsus maximus*. Desta forma, as plantas nativas podem envolver-se em compromissos entre sobrevivência e competição. Essa premissa pode estar associada ao seu metabolismo primário e antioxidante, como observado especialmente em *Conocliniopsis prasiifolia* e *Pavonia varians* sob diferentes condições de tratamento nutricional e invasão em áreas pós-agrícolas.

As contribuições teóricas identificadas no presente estudo são significativas para a compreensão da coexistência entre espécies nativas e exóticas em ecossistemas semiáridos negligenciados após práticas agrícolas. Nossos achados refutam parcialmente as seguintes hipóteses: (I) Diferentes concentrações de NPK podem alterar parâmetros de potencial de hidrogênio (pH), nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), carbono (C) e matéria orgânica (OM).) em áreas semiáridas, independente da dosagem aplicada.

Esta hipótese foi refutada, pois a falta de diferenciação nos níveis de nutrientes quantificados no solo pode ter sido causada por processos de lixiviação, devido às características edafoclimáticas da área experimental, aliadas à alta absorção por espécies com maior número e sistema radicular superficial, e consequentemente mais eficiente, como observado em *M. maximus* (Choudhary et al., 2018; Pereira et al., 2024). Em solos arenosos observa-se baixa retenção de água, nutrientes e acidez moderada ($\text{pH} \pm 5$), o que

facilita a lixiviação de cátions como Ca^{2+} e Mg^{2+} , aumentando a concentração de íons hidrogênio e facilitando a transformação do alumínio em seu solúvel e fitotóxico. forma independente da concentração de NPK aplicada (Bojórquez-Quintal et al., 2017). Isso indica que outras variáveis ambientais como precipitação e granularidade do solo podem ter maior influência do que os tratamentos testados neste estudo (Pereira et al., 2024).

Em relação à qualidade do solo e à decomposição da matéria orgânica, a relação C/N (Carbono/Nitrogênio) é uma forma de indicar a capacidade funcional do solo dentro de um ecossistema natural ou agrícola para sustentar plantas, animais e humanos. Nas condições aqui avaliadas, a relação C/N foi independente da presença de *M. maximus* associada a diferentes concentrações de NPK. Isso é semelhante ao encontrado por Althoff et al. (2018) em Caatingas preservadas com vegetação esparsa.

Além disso, a imperceptibilidade do acúmulo de NPK no solo, mesmo após aplicação em diferentes concentrações, pode estar ligada aos elevados índices de precipitação atípica no ano de 2021 (Fig. 2), promovendo maior lixiviação dos nutrientes adicionados, entre outros compostos (Bojórquez-Quintal et al., 2017), bem como a alta atividade microbiana, que contribui significativamente para o processo de decomposição da matéria orgânica do solo, conforme observado por D'Angioli et al. (2022) em áreas de savana.

Portanto, em condições de aumento de chuvas e maior densidade de vegetação, há um aumento na competição por recursos (água e nutrientes), principalmente nas camadas superficiais do solo, onde a variação de nutrientes é maior (Santana et al., 2022). Este fato facilita a invasão e persistência de espécies eficientes na absorção de água e nutrientes, como *M. maximus*, com tendência a superar as espécies nativas devido à sua alta capacidade de absorção de água e nutrientes e utilização eficiente dos mesmos.

Outro aspecto digno de nota é a questão morfológica, onde suas raízes fasciculadas se distribuem mais superficialmente no solo, explorando com eficiência os nutrientes, principalmente o nitrogênio (Choudhary, et al., 2018; Rhodes et al., 2021), reduzindo consequentemente a disponibilidade de nutrientes. para espécies com raízes mais profundas, como *P. varians*, *C. prasiifolia* e *S. galheirensis*.

A capacidade de absorção de água e consequentemente a absorção de nutrientes estão intimamente relacionadas à disponibilidade e carga das concentrações de C/N/P/K nas folhas e consequentemente ao metabolismo abiótico de resposta ao estresse da planta (Rivas-Ubach et al., 2012). Em condições de sobrecarga de nutrientes no solo, quando comparadas com *M. maximus*, as espécies nativas ficam em desvantagem. Devido às adaptações aos baixos níveis nutricionais, tendem a responder menos às flutuações de curto prazo do solo (Kuebbing & Nuñez 2016; Oliveira et al., 2023; Pereira et al., 2024), como é o caso de *P. varians* e *C. prasiifolia*.

De acordo com Seambloom et al. (2021), as alterações nos nutrientes do solo podem estar subestimadas em estudos de curto prazo. A adição contínua de nutrientes ao longo de cinco anos pode causar modificações bioquímicas e anatômicas em plantas nativas de outras florestas secas (Costa, et al, 2021), bem como afetar os ciclos de nutrientes como o nitrogênio (Fowler, et al. 2013) e a dinâmica do ecossistema (Seambloom et al., 2021).

Hipótese (II): As espécies nativas não apresentaram sinais claros de estresse em resposta à invasão de *M. maximus*, nem variações relacionadas à suplementação nutricional. Segundo Kuebbing e Nuñez (2016), as espécies nativas apresentam adaptações às condições de baixa disponibilidade de água e nutrientes e não percebem a presença de espécies exóticas sem alelopatia como uma ameaça. Através das observações deste estudo, nota-se que a competição por recursos, especialmente nitrogênio,

desempenha um papel crucial nas interações entre plantas nativas e invasoras, conforme evidenciado pelas respostas bioquímicas à suplementação nutricional associada à presença das espécies exóticas (Choudhary, et. al. 2018). Apoiando parcialmente a hipótese.

Hipótese (II): Em condições de disponibilidade de nutrientes, a espécie *M. maximus* apresenta elevado índice de dominância e competitividade, principalmente em áreas com maior espaçamento entre plantas e principalmente em áreas com solo salino-sódico e até mesmo sob sombra proporcionada por árvores. Seu desenvolvimento próximo a outras espécies, como leguminosas, por exemplo, apresenta maior desempenho na absorção e utilização de nutrientes, principalmente nitrogênio, crescendo 40% mais do que quando cultivado hermiticamente (Rhodes, et al., 2021; Choudhary, et al., 2018), o que pode resultar em menor disponibilidade de nutrientes para espécies coexistentes.

Em condições de deficiência de nitrogênio, moléculas como a clorofila a e a prolina, que contêm nitrogênio em sua composição, podem ser degradadas ou menos priorizadas para atender às necessidades básicas das plantas (Sánchez et al., 2002). Esse comportamento pode explicar a redução da relação clorofila a/b e dos níveis de prolina nas folhas de *P. varians* (Fig. 4) na presença de *M. maximus*, mesmo após suplementação com NPK, enquanto foi observado aumento de prolina nas áreas sem invasão devido ao aumento de NPK.

A redução no teor de prolina e pigmentos (clorofilas e carotenóides) em *P. varians*, associada ao aumento de carboidratos solúveis nas folhas de *C. prasiifolia*, são parâmetros relacionados à deficiência de nitrogênio. O acúmulo de carboidratos solúveis totais (CST) nas folhas de *C. prasiifolia* na presença de *M. maximus* sem adição nutricional (N0) pode indicar uma estratégia de busca de recursos hídricos e nutricionais

(Echer et al., 2019; Jeandet et al. ., 2022). Onde a alta eficiência na absorção de água e nutrientes por *M. maximus* pode reduzir a disponibilidade desses recursos para espécies coexistentes (Kuebbing e Nuñez, 2016; Rhodes et al., 2021).

A dinâmica dos carboidratos na planta está diretamente relacionada aos teores de N/K e P/K nas folhas e é influenciada pela disponibilidade hídrica, bem como por esses nutrientes no solo (Rivas-Ubach et al., 2012) . Segundo Boussadia et al. (2010), a redução nos níveis de N compromete a síntese de aminoácidos e compostos nitrogenados, intensificando a produção de moléculas energéticas como CST e sacarose. Esse comportamento e a redução na produção de moléculas nitrogenadas resultam no acúmulo de CST foliar, como observado em *C. prasiifolia*.

A hipótese III indica que o aumento das doses de NPK estaria diretamente relacionado ao aumento dos osmorreguladores e à indução do estresse oxidativo nas plantas nativas. Espera-se que distúrbios de origem biótica ou abiótica, como reduções nutricionais, possam levar a situações de estresse oxidativo, tendo a atividade enzimática como primeira linha de defesa contra o aumento de espécies reativas de oxigênio como o H₂O₂ (Pereira et al., 2024). Enzimas antioxidantes como CAT e APX são sensíveis ao aumento de H₂O₂ e sua atividade pode ser aumentada devido ao aumento de prolina (Hua et al., 2024) como mecanismo de proteção contra o estresse oxidativo. Isto foi encontrado apenas no aumento da atividade do CAT sob condições de maior adição de NPK em áreas invadidas por *M. maximus* (Fig. 5A).

As enzimas CAT e APX têm a função de eliminar ou catalisar o peróxido de hidrogênio (Asada, 1992) ou atuar como moléculas sinalizadoras de estresse (Hasanuzzaman et al., 2020; Maruta et al., 2016). Especificamente, o APX, além de sua atividade de proteção antioxidante, funciona como modulador do sinal retrógrado de

H₂O₂, promovendo respostas adaptativas a estresses bióticos ou abióticos (Maruta et al., 2016), o que explica o aumento de sua atividade sem variações correspondentes na atividade de SOD e níveis de H₂O₂ observados em *P. varians* e *S. galheirensis* (Fig. 4).

Essa diferença sugere uma possível desvantagem das espécies nativas na absorção de nitrogênio quando comparadas a *M. maximus*, destacando uma dinâmica competitiva entre espécies invasoras e nativas no ecossistema semiárido após tratamentos agrícolas. Os resultados obtidos nesta pesquisa fornecem informações pioneiras sobre o comportamento bioquímico de plantas nativas em uma área de regeneração natural na Caatinga, onde a invasão por *M. maximus* pode afetar a distribuição e sobrevivência de espécies pioneiras como *C. prasiifolia*, *P. varians* e *S. galheirensis*, elucidando a compreensão das estratégias de sobrevivência e competição como mecanismo central na dinâmica das comunidades vegetais, promovendo mais uma perspectiva para a compreensão das interações vegetais em ecossistemas semiáridos.

5. Conclusão

As diferenças nutricionais aliadas à invasão de *Megathyrsus maximus* em áreas semiáridas com solo arenoso não afetam os parâmetros do solo após um ano de aplicação do nutriente (NPK), devido às condições edafoclimáticas, mas apresentam redução da disponibilidade nutricional e aumento dos níveis de competição. para recursos. Onde ocorre *M. maximus*, a disponibilidade de nitrogênio foi minimizada para espécies coexistentes (*C. prasiifolia*, *P. varians* e *S. galheirensis*), o que pode comprometer a persistência dessas espécies, que já possuem restrições em sua distribuição. Portanto, sobrecargas nutricionais em regiões semiáridas em áreas em regeneração natural após manejo agrícola podem promover o crescimento e conseqüentemente a invasão de

gramíneas, como *M. maximus*, reduzindo assim a diversidade local, afetando principalmente as espécies endêmicas mais restritas.

6. Financiamento

As coletas e atividades de campo foram financiadas pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Projeto NEXUS - 441292/2017 e a CAPES – Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal, pelo financiamento da bolsa de doutorado de Pereira, L. B. S.

7. Referências

Asada, K., (1992). Ascorbate peroxidase – a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. *Physiologia Plantarum* 85, 235–241. <https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.1992.TB04728.X>

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., Walker, S.C., (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Beers, R.F., Sizer, I.W., (1952). A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *Journal of Biological Chemistry* 195, 133–140. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)50881-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)50881-X)

Bojórquez-Quintal, E., Escalante-Magaña, C., Echevarría-Machado, I., & Martínez-Estévez, M. (2017). Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils. *Frontiers in plant science*, 8, 271596. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01767>

Boussadia, O., Steppe, K., Zgallai, H., Ben El Hadj, S., Braham, M., Lemeur, R., Van Labeke, M.C., (2010). Effects of nitrogen deficiency on leaf photosynthesis, carbohydrate

449 status and biomass production in two olive cultivars “Meski” and “Koroneiki.” *Scientia*
 450 *Horticulturae* 123, 336–342. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.09.023>
 451 Bovini, M.G., (2015). *Sida* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
 452 URL <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB9213> (accessed 2.27.24).
 453 Bradford, M.M., (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram
 454 quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical*
 455 *Biochemistry* 72, 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3).
 456 Choudhary, M., Prabhu, G., & Palsaniya, D. R. (2018). Response of guinea grass
 457 (*Megathyrsus maximus*) genotypes to intercropping with forage legumes under varying
 458 nitrogen management options. *Grass and Forage Science*. <https://doi.org/10.1111/gfs.12384>
 459 D’Angioli, A.M., Giles, A.L., Costa, P.B., Wolfsdorf, G., Pecoral, L.L.F., Verona, L.,
 460 Piccolo, F., Sampaio, A.B., Schmidt, I.B., Rowland, L., Lambers, H., Kandeler, E.,
 461 Oliveira, R.S., Abrahão, A., (2022). Abandoned pastures and restored savannas have
 462 distinct patterns of plant–soil feedback and nutrient cycling compared with native
 463 Brazilian savannas. *Journal of Applied Ecology* 59, 1863–1873.
 464 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14193>
 465 Echer, F.R., Zanfolin, P.R.L., Moreira, A.C.M., Santos, A.C.P., Gorni, P.H., (2019). Root
 466 growth and carbohydrate partitioning in cotton subjected to shading in the initial phase.
 467 *Ciência Rural* 49, 1–8. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20180749>
 468 Esteves, G., (2015). *Pavonia* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de
 469 Janeiro. URL <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB9118> (accessed 2.27.24).

470 Faraway, J.J. (2016). Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed
 471 Effects and Nonparametric Regression Models, Second Edition (2nd ed.). Chapman and
 472 Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315382722>

473 Giannopolitis, C.N., Ries, S.K., (1977). Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher
 474 Plants. *Plant Physiology* 59, 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>

475 Hasanuzzaman, M., Borhannuddin Bhuyan, M.H.M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin,
 476 S.M., Al Mahmud, J., Fujita, M., Fotopoulos, V., (2020). Reactive Oxygen Species and
 477 Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a
 478 Universal Defense Regulator. *Antioxidants* 9, 1–52.
 479 <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>

480 Heath, R., Packer, L., (1968). Photoperoxidation in isolated Chloroplasts of Fatty Acid
 481 Peroxidation chlorophyll. *Archives of biochemistry and biophysics* 126, 189–198.

482 Holland, P.E., Thomas, V., Soti, P., (2022). Low soil nitrogen and moisture limit the
 483 expansion of the invasive grass, *Megathyrsus maximus* (Guinea grass) in semi-arid soils.
 484 *Journal of Arid Environments* 204, 104788.
 485 <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2022.104788>

486 Hua, D., Chen, W.-S., Rao, R.-Y., Chen, X.-F., Chen, H.-H., Lai, N.-W., Yang, L.-T., Ye,
 487 X., Chen, L.-S., (2024). Nitrogen-deficient leaves and roots can keep high abilities to
 488 scavenge reactive oxygen species and methylglyoxal, and protect them against oxidative
 489 damage in *Citrus sinensis* seedlings. *Scientia Horticulturae* 325, 112709.
 490 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112709>

491 Jeandet, P., Formela-Luboińska, M., Labudda, M., Morkunas, I., (2022). The Role of
 492 Sugars in Plant Responses to Stress and Their Regulatory Function during Development.
 493 International Journal of Molecular Sciences 23. <https://doi.org/10.3390/ijms23095161>
 494 Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A., (2016). Invasive non-native plants have a greater effect on
 495 neighbouring natives than other non-natives. Nature Plants 2, 1–7.
 496 <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.134>
 497 Lichtenthaler, H.K., (1987). Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic
 498 Biomembranes. Methods in Enzymology 148, 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
 499 [6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
 500 Loreto, F., Velikova, V., (2001). Isoprene Produced by Leaves Protects the
 501 Photosynthetic Apparatus against Ozone Damage, Quenches Ozone Products, and
 502 Reduces Lipid Peroxidation of Cellular Membranes. Plant Physiology 127, 1781–1787.
 503 <https://doi.org/10.1104/pp.010497>.Sharkey
 504 Maruta, T., Sawa, Y., Shigeoka, S., Ishikawa, T., (2016). Diversity and Evolution of
 505 Ascorbate Peroxidase Functions in Chloroplasts: More Than Just a Classical Antioxidant
 506 Enzyme? Plant and Cell Physiology 57, 1377–1386. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv203>
 507 Mattioli, R., Costantino, P., Trovato, M., (2009). Proline accumulation in plants: Not only
 508 stress. Plant Signaling & Behavior, 4 (11), 1016–1018
 509 <https://doi.org/10.4161/PSB.4.11.9797>
 510 Nakajima, J., (2015). *Conocliniopsis* in Flora e Funa do Brasil. Jardim Botânico do Rio
 511 de Janeiro. URL <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB16069> (accessed 2.27.24).

512 Nakano, Y., Asada, K., (1981). Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific
 513 Peroxidase in Spinach Chloroplasts. *Plant and Cell Physiology* 22, 867–880.
 514 <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>

515 Oliveira, H., Pereira, S., Santos, M.G., (2023). *Cenostigma microphyllum* seedlings in
 516 semiarid region grow faster under arbuscular mycorrhizal symbiosis, regardless of water
 517 availability. *Journal of Arid Environments* 212, 104962.
 518 <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2023.104962>

519 Pereira, L.B.S., Costa, L.F.S., Oliveira, H.C.A., Sperandio, M.V.L., Ulisses, C., (2024).
 520 Effects of aluminium on antioxidative system in native species of the Brazilian Tropical
 521 Dry Forest (Caatinga). *Chemistry and Ecology* 1–15.
 522 <https://doi.org/10.1080/02757540.2024.2316059>

523 Roback, P. Legler, J. (2021). Beyond Multiple Linear Regression: Applied Generalized
 524 Linear Models and Multilevel Models in R. Chapman and Hall/CRC Press. p. 63.

525 Rhodes, A.C., Plowes, R.M., Goolsby, J.A., Gaskin, J.F., Musyoka, B., Calatayud, P.-A.,
 526 Cristofaro, M., Grahmann, E.D., Martins, D.J., Gilbert, L.E., (2021). The dilemma of
 527 Guinea grass (*Megathyrsus maximus*): a valued pasture grass and a highly invasive
 528 species. *Biological Invasions* 23, 3653–3669. [https://doi.org/10.1007/s10530-021-02607-](https://doi.org/10.1007/s10530-021-02607-3)
 529 3

530 Rivas-Ubach, A., Sardans, J., Pérez-Trujillo, M., Estiarte, M., Peñuelas, J., (2012). Strong
 531 relationship between elemental stoichiometry and metabolome in plants. *Proceedings of*
 532 *the National Academy of Sciences* 109, 4181–4186.
 533 <https://doi.org/10.1073/pnas.1116092109>

534 Sakia, R.M. (1992). The Box-Cox Transformation Technique: A Review. Journal of the
 535 Royal Statistical Society. Series D (The Statistician). 41, 2, 169-178.
 536 <https://doi.org/10.2307/2348250>

537 Sánchez, E., Garcia, P.C., López-Lefebvre, L.R., Rivero, R.M., Ruiz, J.M., Romero, L.,
 538 (2002). Proline metabolism in response to nitrogen deficiency in French Bean plants
 539 (*Phaseolus vulgaris* L. cv Strike). Plant Growth Regulation 36, 261–265.
 540 <https://doi.org/10.1023/A:1016583430792>

541 Seabloom, E.W., Borer, E.T., Buckley, Y.M., Cleland, E.E., Davies, K.F., Firn, J.,
 542 Harpole, W.S., Hautier, Y., Lind, E.M., Macdougall, A.S., Orrock, J.L., Prober, S.M.,
 543 Adler, P.B., Anderson, T.M., Bakker, J.D., Biederman, L.A., Blumenthal, D.M., Brown,
 544 C.S., Brudvig, L.A., Cadotte, M., Chu, C., Cottingham, K.L., Crawley, M.J., Damschen,
 545 E.I., Dantonio, C.M., Decrappeo, N.M., Du, G., Fay, P.A., Frater, P., Gruner, D.S.,
 546 Hagenah, N., Hector, A., Hillebrand, H., Hofmockel, K.S., Humphries, H.C., Jin, V.L.,
 547 Kay, A., Kirkman, K.P., Klein, J.A., Knops, J.M.H., La Pierre, K.J., Ladwig, L.,
 548 Lambrinos, J.G., Li, Q., Li, W., Marushia, R., Mcculley, R.L., Melbourne, B.A., Mitchell,
 549 C.E., Moore, J.L., Morgan, J., Mortensen, B., O'halloran, L.R., Pyke, D.A., Risch, A.C.,
 550 Sankaran, M., Schuetz, M., Simonsen, A., Smith, M.D., Stevens, C.J., Sullivan, L.,
 551 Wolkovich, E., Wragg, P.D., Wright, J., Yang, L., (2015). Plant species origin predicts
 552 dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands.
 553 Nature Communications 6, 7710. <https://doi.org/10.1038/ncomms8710>

554 Szabados, L., Savouré, A., (2010). Proline: a multifunctional amino acid. Trends in Plant
 555 Science 15, 89–97. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2009.11.009>

- 556 Vanderlei, R.S., Barros, M.F., Dexter, K.G., Tabarelli, M., Santos, M.G., (2024). Human
557 disturbances reduce tree abundance and stimulate woody plant resprouting and clonal
558 growth in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 555, 121694.
559 <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2024.121694>
- 560 Yemm, E.W., Willis, A.J., (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by
561 anthrone. *Biochemical Journal* 57, 508–514. <https://doi.org/10.1042/BJ057050>

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho traz informações ainda não descritas sobre o comportamento de quatro espécies nativas e endêmicas da Caatinga (*Ayenia erecta*, *Conoclinopsis prasiifolia*, *Pavonia varians* e *Sida galheirensis*) frente às alterações da regeneração natural e os efeitos antrópicos (adição nutricional e invasão por *Megathyrus maximus*) em uma área em regeneração na Caatinga a mais 15 anos de abandono. Apesar da via bioquímica ser um caminho de resposta mais rápida às modificações ambientais, sugerimos aqui avaliações relacionadas à anatomia, nutriente foliar e fenologia sejam acompanhadas após um maior prazo de exposição aos tratamentos aplicados, para que seja possível perceber modificações que possam vir a impactar de maneira significativa na população dessas espécies de distribuição restrita.

O acompanhamento ao longo de um ano trouxe indícios de que apesar da flutuação na população de *M. maximus* e da sua recarga nutricional no solo, a sua estratégia eficiente de captação e utilização de recursos pode afetar a população de espécies nativas de maior porte (*C. prasiifolia*, *P. varians* e *S. galheirensis*), principalmente por alterar a acidez dos solos e dificultar a disponibilidade de nutrientes essenciais. O conhecimento sobre a resposta de plantas nativas a alterações no solo, nos encaminha ao preenchimento de lacunas sobre o processo de empobrecimento edáfico como um fator nas mudanças climáticas. Buscando entender se as alterações antropológicas (nutrição x invasão) pode vir a reduzir as populações das espécies nativas estudadas e assim comprometer relações ecológicas ao ponto de dificultar os processos de restauração ambiental.

Assim sugerimos o acompanhamento das espécies em condições de maior carga nutricional e maior tempo de exposição avaliando anatomia, bioquímica e fenologia dessas espécies e suas relações ecológicas. A fim de entender as variações nutricionais em decorrência de atividades antrópicas que alteram o indivíduo podem transcender ao ponto de atingir os serviços ecossistêmicos.