

Maria Juciléa dos Santos Medeiros

SAZONALIDADE DO FLUXO DE SEIVA EM ÁRVORES NATIVAS DE DOIS GRUPOS
FUNCIONAIS DA CAATINGA

Serra Talhada – PE
2020

**M
E
D
E
I
R
O
S**

**M
J
S**

**S
A
Z
O
N
A
L
I
D
A
D
E**

**D
O**

**F
L
U
X
O**

**D
E**

**S
E
I
V
A**

**·
·
2
0
2
0**

Maria Jucicléa dos Santos Medeiros

SAZONALIDADE DO FLUXO DE SEIVA EM ÁRVORES NATIVAS DE DOIS GRUPOS
FUNCIONAIS DA CAATINGA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Soares de Souza

Coorientador: Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

Serra Talhada – PE

2020

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)

M488s

Medeiros, Maria Jucicléa dos Santos

Sazonalidade do fluxo de seiva em árvores nativas de dois grupos funcionais da Caatinga / Maria Jucicléa dos Santos Medeiros. - 2020.
66 f. : il.

Orientador: Eduardo Soares de Souza.
Coorientador: Andre Luiz Alves de Lima.
Inclui referências.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Serra Talhada, 2021.

1. densidade de madeira. 2. semiárido. 3. transpiração. 4. Cenostigma pyramidale. 5. Commiphora leptophloeos. I. Souza, Eduardo Soares de, orient. II. Lima, Andre Luiz Alves de, coorient. III. Título

CDD 581.15

Maria Jucicléa dos Santos Medeiros

SAZONALIDADE DO FLUXO DE SEIVA EM ÁRVORES NATIVAS DE DOIS GRUPOS
FUNCIONAIS DA CAATINGA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

APROVADO em 13 / 11 / 2020.

Banca Examinadora

Prof. Dr. Eduardo Soares de Souza – UAST/UFRPE
(Orientador/Presidente)

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos – PPGBV/UFPE
(Membro Externo - Titular)

Dra. Cynthia Louise Wright – Oak Ridge National
Laboratory, TN, USA
(Membro Externo - Titular)

À minha avó Maria Julieta que me deu a oportunidade que ela não teve, apoiando meus estudos e decisões. Com todo o amor e gratidão

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus por toda força concedida para realização deste trabalho.

Agradeço aos meus pais, Romão Florentino de Medeiros e Juscelene Maria dos Santos por todo apoio e incentivo ao longo dessa caminhada.

À minha avó Maria Julieta por sempre me apoiar e me colocar em suas orações.

À minha irmã Maria Jussara pela companhia e paciência de ouvir minhas reclamações ao longo desses anos.

Aos demais familiares que de alguma forma me ajudaram a superar os obstáculos, especialmente a minha prima Rosilene Medeiros que sempre está disposta a me ouvir e até me ajudou no trabalho de campo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal (UFRPE/UAST), pela oportunidade de realização do mestrado e aos professores pelo conhecimento compartilhado que com certeza contribuíram muito para minha vida profissional. Em especial, agradeço ao professor Dr. Thieres George Freire da Silva e Dra. Kelem Fonseca pela amizade e disponibilidade para sanar dúvidas quando eu precisava.

A Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE), pela concessão da bolsa de mestrado.

Agradeço ao meu orientador professor Dr. Eduardo Soares de Souza pela paciência, ensinamentos, incentivo e por não medir esforços para que essa pesquisa fosse realizada, principalmente para ir a campo de madrugada.

Também agradeço ao meu coorientador professor Dr. André Luiz Alves de Lima que têm me acompanhado na pesquisa desde a Iniciação Científica. Serei sempre grata pelos seus ensinamentos e “puxões de orelha”.

Agradeço à Cynthia Wright pela parceria desde o início deste trabalho, por ter me ensinado a metodologia da pesquisa, pelas discussões enriquecedoras e por me tornar mais corajosa.

Ao longo desses 2 anos encontrei várias pessoas que me ajudaram muito e por isso sou extremamente grata a elas. Dentre as quais, está Nielson Brito que mensalmente esteve no campo me ajudando, além de discutir artigos e compartilhar novas ideias e José Raliuson, o qual chamo de suporte técnico, pois frequentemente me deu suporte em metodologias e análises.

Às minhas amigas Sara Araújo, Brígida Leal, Mirna Clarissa e Marcela Albuquerque pela ajuda no trabalho de campo, pelo companheirismo e incentivo, com vocês essa caminhada se tornou mais leve. Também agradeço aos amigos que fora da Universidade me ajudaram em vários momentos, sejam eles de descontração ou com palavras de apoio e incentivo em momentos difíceis. Obrigada, Abiely, Larissa, Elenice e Antonielson!

Agradeço aos colegas do Grupo de Pesquisa em Ecohidrologia do Semiárido por me auxiliarem em campo: Denizard, Erison e Fernando, Romário e à Dr. Rodolfo Souza pela contribuição nas análises de dados e escrita do trabalho.

Aos meus amigos egressos do PPGPV, Cinara, Marcela, Neto, Lypson, Laamon, Renilson, Alexandre, Marcondes, Andréa, Ana Maria, Yuri, Janaína e João Paulo.

Aos futuros mestres e colegas de turma, Paulo, Yara, Danielle, Cléber, Karlla, Jordão, Baltazar, Domingos e Edson.

Aos amigos da graduação que fazem parte do PPGPV, Pedro, Gabriel e Thaís.

À Dr. Hugo Bentzen e Gebson e Dra. Gaby.

Ao ex secretário do PPGPV, Iago Pereira e às estagiárias Andrielly e Jaqueline.

Aos servidores e terceirizados da UAST, Sr. Nogueira pelas conversas, à Dona Graça pela amizade e especialmente aos do setor de transportes, o encarregado Raimundo e os motoristas.

Agradeço a todos que de forma direta ou indireta contribuíram para conclusão dessa pesquisa.

Muito obrigada!

Se temos de esperar, que seja para colher a semente boa que lançamos hoje no solo da vida. Se for para semear, então que seja para produzir milhões de sorrisos, de solidariedade e amizade.

(Cora Coralina)

RESUMO GERAL

Compreender a dinâmica dos fluxos de água é importante para prever as respostas da vegetação às mudanças climáticas, dadas as previsões de aumento da intensidade de secas prolongadas nos trópicos. Dentro desse contexto, as respostas das plantas de diferentes grupos funcionais à sazonalidade da chuva, podem indicar a tolerância e a resiliência das espécies em condições de seca. Apesar das pesquisas terem explorado a dinâmica de pulsos em regiões áridas e semiáridas, poucos estudos foram conduzidos em florestas tropicais sazonalmente secas. A caatinga representa um ecossistema exemplar para estudar a resposta vegetal frente à seca, devido a sua sazonalidade extrema. Diante disso, o objetivo desse trabalho foi relacionar a dinâmica sazonal de água na planta através do fluxo de seiva e aspectos fenológicos de espécies representantes de dois grupos funcionais do semiárido brasileiro. Foram considerados para a instalação dos sensores de fluxo de seiva (J_s), cinco indivíduos pertencentes a cada um dos grupos definidos pela densidade de madeira (DM) (baixa DM decídua e alta DM decídua). Nestas plantas, foram realizadas mensalmente medidas de potencial hídrico (Ψ_w), índice de área foliar e condutância estomática (g_s), além de observações fenológicas das espécies. Medidas discretas de umidade foram obtidas mensalmente através de dois tubos de acesso e por meio de uma sonda capacitiva Diviner. A área experimental possui uma torre de fluxo que forneceu dados de fatores meteorológicos, tais como chuva, evapotranspiração, déficit de pressão de vapor, temperatura e umidade do ar. Os dados foram analisados utilizando o *software R*, no qual foram realizadas correlações de *Pearson* e médias comparadas pelo teste de *Tukey* a 5% de significância. Verificou-se que as espécies avaliadas responderam aos fatores ambientais de diferentes formas e a fenologia é um reflexo da fisiologia das espécies e pode sofrer alterações em resposta a disponibilidade hídrica no solo. A espécie de baixa DM (*C. leptophloeos*) apresentou baixa J_s , mantendo alto Ψ_w e alta g_s , especialmente na estação chuvosa. Já a espécie de alta DM (*C. pyramidale*), manteve altas taxas de J_s ao longo do ano, apresentou Ψ_w muito negativo, provavelmente para manter a captação de água mais escassa do solo. Conclui-se que a sazonalidade da chuva atua de diferentes formas no funcionamento hidráulico das espécies da Caatinga, as quais apresentam diferentes estratégias em resposta a seca e as espécies de alta DM podem possuir traços que favorecem maiores aquisições de recursos, sendo essas estratégias, um indício de maior sobrevivência desse grupo funcional em cenários futuros.

Palavras-chave: densidade de madeira, semiárido, transpiração, *Cenostigma pyramidale*, *Commiphora leptophloeos*

GENERAL ABSTRACT

Understanding the dynamics of water flows is important to predict vegetation responses to climate change, given the predictions of increased intensity of prolonged droughts in the tropics. Within this context, the responses of plants of different functional groups to the seasonality of rain, may indicate the resistance and resilience of species in drought conditions. Although research has explored pulse dynamics in arid and semi-arid regions, few studies have been conducted in seasonally dry tropical forests. The caatinga represents an exemplary ecosystem to study the plant response to drought, due to its extreme seasonality. Therefore, the objective of this work was to relate the seasonal dynamics of water in the plant through the flow of sap and phenological aspects of species representing two functional groups in the Brazilian semiarid region. For the installation of sap flow sensors (Js), five individuals belonging to each of the groups defined by wood density (WD) (low deciduous WD and high deciduous WD) were considered. In these plants, water potential measurements (Ψ_w), leaf area index and stomatal conductance (g_s) were performed monthly, in addition to phenological observations of the species. Discrete humidity measurements were obtained monthly through two access tubes and through a capacitive Diviner probe. The experimental area has a flow tower that provided data on meteorological factors, such as rain, evapotranspiration, vapor pressure deficit, air temperature and humidity. The data were analyzed using the R *software*, in which Pearson correlations and means were compared by the Tukey test at 5% significance. It was found that the species evaluated responded to environmental factors in different ways and phenology is a reflection of the species' physiology and may undergo changes in response to water availability in the soil. The low WD species (*C. leptophloeos*) showed low Js, maintaining high Ψ_w and high g_s , especially in the rainy season. The high WD species (*C. pyramidale*), on the other hand, maintained high rates of Js throughout the year, presented a very negative Ψ_w , probably to maintain the scarcest water intake from the soil. It is concluded that the seasonality of the rain acts in different ways in the hydraulic functioning of the species of the Caatinga, which present different strategies in response to drought and the species of high WD may have traits that favor greater acquisitions of resources, being these strategies, an evidence of greater survival of this functional group in future scenarios.

Keywords: wood density, semiarid, transpiration, *Cenostigma pyramidale*, *Commiphora leptophloeos*.

LISTA DE FIGURAS – CAPÍTULO 2

- Figura 1 Figura 1. Mapa da localização da área experimental. Fazenda de Buenos Aires, município de Serra Talhada-Pernambuco, Brasil. Imagem (Google Earth)42
- Figura 2 (A) Croqui experimental. LWD = Espécies de baixa densidade de madeira, HWD = Espécies de alta densidade de madeira. 1 = placa solar que alimenta o sistema, 2 = data logger, 3 = bateria que fornece energia para o sistema. (B) Esquema de fluxo de seiva. 1 = sondas de calor e referência inseridas no tronco da árvore, 2 a e 2 b = tubos de acesso para medidas discretas de umidade do solo. (Adaptado de Granier, 1987)45
- Figura 3 Variação sazonal da chuva, evapotranspiração (ET), déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura do ar (Tair) e umidade relativa do ar (UR) durante o período experimental (dez/2018 – nov/2019) e Normal Climatológica (1974-2019) para Serra Talhada – PE, Agência Nacional de Águas – ANA49
- Figura 4 Intensidade de Fournier, densidade média de fluxo de seiva mensal (Js) e Índice de Área Foliar (IAF) para árvores de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) (A) e alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) (B) durante o período de dez/2018 a nov/2019.....50
- Figura 5 Potencial hídrico (Ψ_w) e condutância estomática (g_s) para árvores de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) (A) e alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) (B) nos intervalos AM (*Ante Meridie*m) e PM (*Post Meridie*m) na estação chuvosa e seca, durante o período de dez/2018 a nov/2019. Letras maiúsculas comparam as estações dentro de cada período do dia e letras minúsculas comparam entre os períodos do dia, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey51

Figura 6	Armazenamento de água no solo (Arm) e densidade média de fluxo de seiva (Js) de espécie de baixa densidade de madeira (<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett) e de alta densidade de madeira (<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) no período de dez/2018 a nov/2019	52
Figura 7	Densidade de fluxo de seiva horário (Js) e déficit de pressão de vapor (DPV) para a espécie de baixa densidade de madeira (<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett) e alta densidade de madeira (<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) durante a estação chuvosa (A) e estação seca (B) no período de dez/2018 a nov/2019	53
Figura 8	Análise de Componentes Principais (PCA) de <i>Commiphora leptophloeos</i> (PCA 1) e de <i>Cenostigma pyramidale</i> (PCA 2). PAR = Radiação Fotossinteticamente Ativa, Arm = Armazenamento de água no solo, DPV = Déficit de pressão de vapor, UR = Umidade relativa do ar, Tair = Temperatura do ar, ET = Evapotranspiração, P = Chuva, Pw = potencial hídrico, gs = condutância estomática, Js = densidade de fluxo de seiva e IAF = Índice de Área Foliar	55
Figura S1	Potencial hídrico (Ψ_w) e condutância estomática (gs) para árvores de baixa densidade de madeira (<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett) (A) e alta densidade de madeira (<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) (B) nos intervalos de <i>predawn</i> e <i>midday</i> e AM (<i>Ante Meridiem</i>) e PM (<i>Post Meridiem</i>), respectivamente, durante o período de dez/2018 a nov/2019	64

LISTA DE TABELAS – CAPÍTULO 2

Tabela 1	Matriz de Correlação de Pearson para <i>Commiphora leptophloeos</i> e <i>Cenostigma pyramidale</i> comparando entre as variáveis fisiológicas: Ψ_w predawn = potencial hídrico antes do amanhecer, g_s = condutância estomática, J_s = densidade de fluxo de seiva e IAF = Índice de Área Foliar; e as variáveis ambientais: PAR = Radiação Fotossinteticamente Ativa, Arm = Armazenamento de água no solo, DPV = Déficit de pressão de vapor, UR = Umidade relativa do ar, T_{air} = Temperatura do ar, ET = Evapotranspiração e P = Chuva. * (P<0,05), ** (P<0.01)54
----------	---

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

- Arm – Armazenamento de água no solo (mm)
- Js – Densidade de fluxo de seiva (cm cm^{-1})
- K – Taxa de transferência de calor (adimensional)
- Ψ_w – Potencial hídrico foliar (bar)
- $\Psi_{predawn}$ – Potencial hídrico foliar antes do amanhecer (bar)
- Ψ_{midday} – Potencial hídrico foliar pós meio dia (bar)
- DM – Densidade de madeira (g cm^3)
- LWD – Baixa densidade de madeira
- HWD – Alta densidade de madeira
- gs – Condutância estomática ($\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$)
- IAF – Índice de área foliar ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)
- PAR – Radiação Fotossinteticamente Ativa ($\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$)
- P – Pluviosidade (mm)
- DPV – Déficit de pressão de vapor (hPa)
- Tair – Temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$)
- ET – Evapotranspiração real (mm)
- ETo – Evapotranspiração de referência
- H – Fluxo de calor sensível
- LE – Fluxo de calor latente
- G – Aquecimento do solo
- Rs – Radiação solar

SUMÁRIO

1. APRESENTAÇÃO	17
2. CAPÍTULO 1 - REVISÃO DE LITERATURA	19
2.1. Grupos funcionais de plantas	19
2.2. Condições ambientais do semiárido	21
2.3. Efeitos da Evapotranspiração no fluxo de seiva.....	21
2.4. Influência de fatores meteorológicos na Transpiração e Fluxo de seiva.....	23
2.5. Influência de fatores ambientais na condutância estomática.....	26
2.6. Papel da radiação solar na transpiração das árvores.....	27
2.7. Efeito do déficit de pressão de vapor (DPV) no fluxo de seiva	28
2.8. Influência do Fluxo de calor latente, Fluxo de calor sensível e velocidade do vento no fluxo de seiva	29
2.9. Influência da pluviosidade na transpiração das árvores	30
2.10. REFERÊNCIAS	31
3. CAPÍTULO 2 – A SAZONALIDADE DA CHUVA ATUA DE FORMA DIFERENCIAL NAS RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E FENOLÓGICAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DO SEMIÁRIDO	39
3.1. RESUMO	39
3.2. INTRODUÇÃO	40
3.3. MATERIAL E MÉTODOS	43
Área experimental.....	43
Densidade de madeira	45
Medidas do fluxo de seiva	45
Variáveis meteorológicas.....	47
Fenologia	47
Armazenamento de água no solo	48
Condutância estomática e Potencial hídrico da planta.....	48
Índice de Área Foliar e Radiação Fotossinteticamente Ativa	49
Análise de dados	49
3.4. RESULTADOS	49
3.5. DISCUSSÃO	56
3.6. CONCLUSÕES	60
3.7. AGRADECIMENTOS	61
3.8. REFERÊNCIAS.....	61
3.9. INFORMAÇÕES DE SUPORTE.....	66

1. APRESENTAÇÃO

Recentes eventos de seca severa vêm causando a morte de diversas espécies florestais, em decorrência dos cenários de mudanças climáticas e a previsão é de que esses eventos se intensifiquem futuramente, principalmente nas regiões áridas e semiáridas, nas quais há baixa pluviosidade anual, altas temperaturas e alta demanda evaporativa. Esses fatores têm causado danos ao funcionamento hidráulico de várias espécies de árvores, através dos processos de embolia e cavitação do xilema. Diante dessa problemática, é necessário esclarecer os mecanismos das plantas envolvidos nas respostas das árvores frente as condições de déficit hídrico e assim poder prever o impacto do clima nas vegetações futuras.

A falha hidráulica de plantas é uma das principais causas de morte de espécies florestais, causados pelo processo de cavitação. Sob déficit hídrico, as plantas apresentam várias respostas que ajudam na tolerância a seca, como por exemplo, perda de folhas, baixa condutância estomática para evitar a perda de água pela transpiração, redução no fluxo de seiva e baixo potencial hídrico. Essas respostas são controladas por vários fatores ambientais como chuva, déficit de pressão de vapor e umidade do solo. Além disso, as árvores podem apresentar diferentes estratégias de tolerância a seca, respondendo de diferentes formas a disponibilidade hídrica, de acordo com seus traços morfofuncionais.

A densidade de madeira é um traço chave para crescimento, sobrevivência e a estocagem de carbono, bem como, o índice de área foliar, que podem refletir nas estratégias das plantas. As plantas podem ser classificadas em grupos de baixa ou alta densidade de madeira, sendo que as espécies de baixa densidade possuem estratégias mais exploradoras, apresentam crescimento rápido e possuem maior facilidade em armazenar água no caule, enquanto que as de alta densidade são consideradas conservadoras, possuem maior estabilidade mecânica e maior resistência a processos de cavitação. A influência dos fatores ambientais juntamente aos traços funcionais das plantas, especialmente a densidade de madeira, ajudam a compreender a dinâmica de uso da água e entender as relações entre os traços funcionais e uso de água nas regiões semiáridas.

Muitos trabalhos avaliando as respostas de grupos funcionais com base na densidade de madeira foram realizados em florestas úmidas. No entanto, poucos trabalhos avaliando as respostas das árvores de diferentes grupos foram realizados em florestas tropicais sazonalmente secas

(FTSS). São escassos trabalhos experimentais ecohidrológicos que esclareçam as respostas das árvores frente à seca em FTSS, principalmente avaliando a relação entre os traços morfofuncionais e variáveis ambientes. Tendo em vista, a previsão dos cenários climáticos, há uma grande necessidade em avaliar a resposta das árvores da Caatinga, devido a sua alta sazonalidade climática.

Diante do exposto, a presente dissertação foi dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo, no formato de revisão de literatura, buscou trazer explicações atuais sobre os diferentes grupos funcionais de plantas no contexto de densidade de madeira e abordar sobre os efeitos dos fatores ambientais nas respostas das árvores, enfatizando a influência das mudanças climáticas no funcionamento hidráulico das espécies florestais.

O capítulo 2, no formato de artigo completo, teve como principal objetivo avaliar a dinâmica sazonal de água nas árvores em relação aos aspectos fisiológicos (fluxo de seiva, condutância estomática, potencial hídrico), morfológicos (densidade de madeira, área foliar específica) e fenológicos de espécies representantes de dois grupos funcionais do semiárido brasileiro: *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis (Fabaceae) – alta densidade de madeira decídua e *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Burseraceae) – baixa densidade de madeira decídua.

2. CAPÍTULO 1 - REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Grupos funcionais de plantas

A densidade de madeira do caule é uma característica chave para o crescimento das plantas, sobrevivência e armazenamento de carbono pela floresta (POORTER et al., 2019). Sendo assim, muito importante dentre as estratégias globais de plantas e do espectro global de economia de madeira (CHAVE et al., 2009; DÍAZ et al., 2016). Adicionalmente, os traços funcionais de densidade de madeira estão intimamente relacionados com o fluxo de seiva, pois as fibras da parede dos vasos fornecem resistência mecânica às plantas e a densidade do tecido está associada a quantidade de espaços destinados aos vasos condutores (PRESTON et al., 2006; PRATT et al., 2007).

Todas as plantas estão sujeitas a enfrentarem dificuldades para aquisição e uso eficiente da água para manter a condutividade hidráulica que garanta fotossíntese (MARKESTEIJN et al., 2011). Sob condições de seca, as plantas correm risco de cavitação que pode levar danos ao fluxo nos vasos, fechamento estomático, abscisão foliar e até a morte. No entanto, as plantas desenvolveram adaptações estruturais que favorecem maior eficiência hidráulica do caule, como por exemplo, vasos condutores mais curtos e estreitos com paredes celulares mais espessas que aumentam a resistência a cavitação e diminui as chances de embolia (HACKE et al., 2001; JACOBSEN et al., 2005, 2007; MARKESTEIJN et al., 2011). Essas características adaptativas resultam na arquitetura hidráulica adquirida por plantas em seus grupos de história de vida, que lhes conferem traços de densidade de madeira e teor de matéria seca das folhas, os quais refletem na maior tolerância a seca (MARKESTEIJN et al., 2011; FU et al., 2012).

A densidade da madeira pode ser definida como a massa seca dividida pelo volume da massa fresca e é um traço funcional essencial que corresponde a uma classificação de grupos funcionais de plantas, determinados por ecologistas. A densidade das estruturas lenhosas excluindo os espaços abertos na madeira é de no máximo $1,5 \text{ g cm}^{-3}$, e também está relacionada ao armazenamento de carbono por unidade de volume de caule (CHAVE et al., 2009).

De acordo com Poorter et al. (2019), plantas de baixa densidade de madeira possuem estratégia aquisitiva para valores de característica conservadora, enquanto que plantas de alta densidade de madeira possuem estratégia conservadora para aquisição de características de valores e são mais relacionadas ou frequentes em espécies de floresta seca, pois a alta densidade de

madeira reflete tolerância a deficiência hídrica em ambientes caracterizados por fatores abióticos estressantes.

Plantas de baixa densidade de madeira são capazes de armazenar água com maior facilidade, tem maior condutividade hidráulica, conseqüentemente assimilam mais carbono e facilitam seu crescimento. Já as espécies de alta densidade são mais tolerantes a déficit hídrico, retêm mais nutrientes, possuem maior estabilidade biomecânica, maior defesa contra herbívoros e patógenos, desta forma aumentando a taxa de sobrevivência neste grupo funcional (LOEHLE, 1988; SANTIAGO et al., 2004; VAN GELDER, POORTER, STERCK, 2006; POORTER et al., 2010; PINEDA-GARCÍA, PAZ, MEINZER, 2013;). Além disso, as espécies de alta densidade de madeira estão associadas a maior resistência a cavitação (PINEDA-GARCÍA, PAZ, MEINZER, 2013).

Uma espécie representante do grupo de alta densidade de madeira da Caatinga é a *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis (Fabaceae) conhecida popularmente por catingueira, e uma representante do grupo de baixa densidade de madeira, é a *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Burseraceae) conhecida como amburana de cambão (LIMA; RODAL, 2010).

A *Cenostigma pyramidale* é uma espécie arbórea, endêmica da Caatinga, que atinge até 10 metros, ocorrendo nos estados do Maranhão e Ceará até a Bahia (GIULIETTI et al., 2004; LEITE e MACHADO, 2009; QUEIROZ, 2009). É uma espécie indicada para reflorestamento da Caatinga, pois possui alta capacidade de rebrota e rápido crescimento (QUEIROZ, 2009). Possui potencial madeireiro, pois sua madeira é muito utilizada para construção de estacas, mourões e casas de taipa e é muito utilizada como lenha e produção de carvão (SAMPAIO, 2005). De acordo com Maia (2004), sua madeira apresenta densidade de $0,99 \text{ g cm}^{-3}$, com alto teor de lignina e celulose.

A *Commiphora leptophloeos* é uma espécie normalmente conhecida por possuir propriedades medicinais em comunidades locais no Nordeste do Brasil (PEREIRA et al., 2017). Ocorre nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Sergipe, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Minas Gerais. Possui porte arbóreo de comportamento decíduo e atinge até 12 metros de altura (CARVALHO, 2008).

2.2. Condições ambientais do semiárido

Estima-se através de modelos climáticos e ecofisiológicos que nas próximas décadas ocorrerá um aumento na temperatura do ar, na superfície do solo e consequente diminuição do conteúdo de água no solo, devido principalmente a redução de precipitação. É esperado também que haja aumento da evapotranspiração potencial (SAXE et al., 2001; GRUBER et al., 2010 ; VAN HERK et al., 2011; ALLEN et al., 2015; KNAPP et al., 2016).

Portanto, entender os fatores meteorológicos e sua influência sobre o crescimento de árvores é de grande importância para aplicações práticas, como a otimização do zoneamento de espécies, modelagem e avaliação dos impactos das mudanças climáticas nos ecossistemas, a fim de restauração florestal ou produção de madeira. Com o aumento do impacto na produtividade florestal, as plantas respondem à variação ambiental em diferentes escalas espaciais e temporais, carecendo estudos que avaliem estas respostas (CAMPOE et al., 2016).

As trocas gasosas das árvores são controladas por vários fatores ambientais como precipitação, radiação solar, déficit de pressão de vapor (DPV), velocidade do vento e disponibilidade de água no solo, além de parâmetros morfofuncionais, como tamanho e índice de área foliar (TOGNETTI et al., 2009; CHEN et al., 2014; TIE et al., 2017). Essas medidas constituem um elemento essencial para compreensão da fisiologia da árvore e dinâmica da transferência de água em experimentos florestais (GRANIER, 1985), além de serem essenciais para entender as relações entre as plantas e a gestão de recursos hídricos nas regiões áridas e semiáridas (JIAO et al., 2016; ZHANG et al., 2017). Desta forma, fatores meteorológicos como a radiação solar, DPV, precipitação pluvial, velocidade do vento, temperatura e umidade do ar, fluxo de calor latente, fluxo de calor sensível e evapotranspiração, necessitam ser avaliadas em respostas aos efeitos diretos na vegetação.

2.3. Efeitos da Evapotranspiração no fluxo de seiva

A evapotranspiração (ET) pode ser definida como a combinação dos processos de evaporação de água do solo e transpiração das plantas. ET é um componente de suma importância para entendimento dos processos hidrodinâmicos envolvidos no sistema solo-planta-atmosfera (DIAZ et al., 2016). A determinação da evapotranspiração é um fator meteorológico que pode

explicar muitos fenômenos ocorridos a partir da baixa disponibilidade hídrica em um ecossistema, sendo desta forma, necessário estimá-lo para aperfeiçoamento de manejos adequados dos recursos hídricos para irrigação de culturas, bem como para compreensão dos processos florestais (CARVALHO et al., 2011; BALUGANI et al., 2011).

A evapotranspiração resulta da interação de diversas variáveis meteorológicas, e é estimada através de equações a partir de dados meteorológicos, aos quais envolvem dentre eles a radiação solar, usando métodos complexos com base em processos físicos de radiação e formas de transportes naturais dos componentes atmosféricos (ANTONOPOULOS; ANTONOPOULOS, 2017). Segundo Zhang et al. (2016), a evapotranspiração influencia nos ciclos hidrológicos e de energia, ocorrendo variações inevitáveis em multi-escala em ecossistemas biológicos e cultivos agrícolas, sendo necessário o entendimento dos fatores meteorológicos controladores desta variável para gerenciar as medidas de ET.

Muitos trabalhos têm reportado a ET como um fator meteorológico essencial para explicação de fenômenos de taxas de transpiração e demanda evaporativa como pode-se observar nas pesquisas realizadas tanto em ambientes úmidos como em ambientes áridos ou comparando a época chuvosa e seca (AOUADE et al., 2016; TILLMAN; WIELE; POOL, 2016; LORENZ et al., 2017; AYYOUB et al., 2017; SHEN et al., 2017) onde a demanda atmosférica é regida principalmente por fatores meteorológicos combinados, como por exemplo: radiação, precipitação, velocidade do vento, déficit de pressão de vapor, assim como a ET.

A evapotranspiração é um fator muito importante do balanço hídrico do ecossistema e está relacionada à produtividade da vegetação, havendo uma forte correlação entre a ET e produtividade do ecossistema, assim a água é o principal recurso para o metabolismo fotossintético das plantas, e na falta deste recurso a produção é limitada (LAW et al., 2002; WILLIAMS et al., 2004). Além disso, a ET pode ser determinada diretamente por métodos micrometeorológicos ou estimados por modelos matemáticos (OMAR et al., 2018). Um dos métodos mais utilizados para estimar ETo, é o método Penman-Monteith, recomendada pela FAO (FANAYA JUNIOR et al., 2012). O Eddy Covariance é um método preciso para determinar a ET total e é muito utilizado em experimentos micrometeorológicos (AOUADE et al., 2016). No entanto, segundo Aouade et al. (2016), é muito difícil quantificar separadamente a contribuição relativa de evaporação e transpiração para ET. Portanto, vários estudos combinaram essa técnica com dados de fluxo de seiva com o objetivo de estimar o particionamento evapotranspiração.

No trabalho de Zhang et al., 2016, avaliando a evapotranspiração em multi escala de milho e o controle dos fatores meteorológicos no Norte da China, é possível verificar os principais fatores meteorológicos que controlam a ET em diferentes escalas, aos quais foram correlacionados: temperatura do ar e déficit de pressão de vapor (DPV) foram mais altos, seguido de radiação líquida e DPV e temperatura do ar com radiação.

Segundo Chen et al. (2014), geralmente a transpiração tem correlação positiva com a ETo sob condições similares de água no solo, mas nos resultados obtidos no trabalho supracitado, correlações negativas apareceram entre o fluxo de seiva e ETo, isso por que, de acordo com Chen et al., 2014, a área foliar interferiu sua correlação. Depois da eliminação do efeito da área foliar, a tendência do fluxo de seiva relativo (SFr) correspondeu bem com a ETo. Estes autores ressaltaram que o uso de SFr foi uma medida adequada para estudar o uso de água em plantas de regiões semiáridas.

Conforme Jiao et al. (2018), o particionamento da evapotranspiração é crucial para a entender o efeito dos impactos ec hidrológicos nos processos de balanço hídrico e eficiência do uso da água por plantas. Jiao et al. (2018) avaliando a partição de evapotranspiração e suas implicações para a estratégia de uso de água de plantas, em uma plantação de *Robinia pseudoacacia* no semiárido Loess Plateau, China, verificaram que os dentre os fatores meteorológicos analisados, a evaporação foi o fator que mais consumiu água do solo e a transpiração (T/ET) mensal diminuiu com o aumento do precipitação, sugerindo que *R. pseudoacacia* podem transpirar água mais efetivamente para sobreviver sob condições mais secas, com menos precipitação.

Segundo Balugani et al. (2011), a estação seca em regiões áridas ou semiáridas é caracterizada por elevada evapotranspiração potencial, resultando em evaporação da água do lençol freático por ser tão rasa. Nesse estudo, analisando o particionamento e manutenção de fluxos de evapotranspiração da estação seca através de torre de fluxo no semiárido de Sardon, Espanha, verificou-se que a evaporação foi a mais relevante longo prazo no balanço hídrico da estação seca.

2.4. Influência de fatores meteorológicos na Transpiração e Fluxo de seiva

A disponibilidade de água para as plantas está condicionada a interação do sistema solo-planta-atmosfera, sendo o movimento de água na planta controlado pelos fatores meteorológicos que compõem a demanda atmosférica em combinação com a transpiração do dossel (Santos e

Carlesso, 1998). Portanto, é necessário o entendimento das relações hídricas das plantas, bem como seu controle biofísico, através da quantificação do uso de água de diferentes espécies de árvores para futuros planos de manejo de forma sustentável (Chen et al., 2011).

A transpiração é o processo de perda de água na forma de vapor através da abertura estomática localizados na superfície foliar e esse processo desempenha um papel essencial no balanço energético e hídrico da superfície terrestre, principalmente quando a cobertura do dossel das florestas é densa (SHAN et al., 2019).

O crescimento das plantas é controlado tanto pelas propriedades químicas e umidade presente no solo (Bai, Wang, 2011; Ma, Wu, Wang, 2012; Gao et al., 2013), como também pelas condições meteorológicas, tais como temperatura do ar, radiação solar e déficit de pressão de vapor que influenciam diretamente na transpiração e conseqüentemente interfere no fluxo de seiva (Baert, Villez, Steppe, 2013; Liu et al., 2012), indicando que os vegetais respondem de formas diferentes em função de fatores meteorológicos e condições de conteúdo de água no solo (CHEN et al., 2014).

Sob restrição hídrica, as plantas fecham os estômatos para diminuir a perda de água por transpiração e manter o potencial hídrico acima de um nível crítico, contribuindo também para evitar o processo de cavitação, que pode causar danos ao sistema de condução de água da planta por embolia (ZHANG et al., 2017; SONG et al., 2018). Através de estudos sobre as relações hídricas das plantas é possível determinar a densidade do fluxo de seiva e conseqüentemente estimar a transpiração do dossel das árvores (BOSCH et al., 2014).

A medida de fluxo de seiva em espécies florestais pode ser avaliada pelo método de dissipação de calor desenvolvido originalmente por Granier (1986), na qual a diferença de temperatura entre as sondas permite calcular o uso de água da planta (BOSCH et al., 2014; TIE et al., 2017).

De acordo com Chen et al. (2014), avaliando respostas do fluxo de seiva relativo (SFr) em plantações de jujuba de sequeiro, o fluxo de seiva diminui com o aumento das condições de estresse hídrico e aumenta linearmente com o aumento das tendências nos fatores meteorológicos em condições de água no solo suficientes. No entanto, os valores de pico ocorreram somente após o aumento linear inicial com o aumento dos fatores meteorológicos nas condições de estresse hídrico no solo.

Segundo Zhang et al. (2016), o nível de transpiração e condutância estomática das folhas de plantas de milho de sol e sombra, apresentam redução com a diminuição da radiação fotossinteticamente ativa e folhas abaixo do dossel apresentam transpiração e condutância mais baixas do que aquelas que estão na parte superior do dossel. Além disso, a transpiração máxima é observada por volta das 12:00 horas, pois a partir desse horário a cobertura de nuvens diminui rapidamente a radiação fotossinteticamente ativa, a qual é fortemente correlacionada com a taxa de transpiração.

A transpiração da folha e evaporação do solo podem ser caracterizadas pela radiação, temperatura do ar, déficit de pressão de vapor e velocidade do vento, no entanto, a transpiração total da planta não pode ser caracterizada apenas por esses fatores meteorológicos, pois devido a mudanças de armazenamento de água no caule as plantas podem aumentar ou não sua taxa de transpiração (ZHANG et al., 2016).

Segundo Wallace e Mcjannet (2010), a transpiração é um fator importante do balanço hídrico das florestas e o melhor modelo para análise de transpiração da floresta tropical é aquele que se baseia com déficit de pressão de vapor médio diário e radiação solar. Em um estudo avaliando os processos que controlam a transpiração das florestas tropicais no norte da Austrália, Wallace e Mcjannet (2010) verificaram que a condutância do dossel está correlacionada positivamente com o déficit de pressão de vapor atmosférico e pouco relacionada com a R_s , devido as florestas estarem fortemente atreladas à atmosfera, por causa de sua alta condutância aerodinâmica, ou seja, é resultado das copas das árvores serem altas e expostas a condições de vento e a baixa sensibilidade a radiação, deve-se ao fato de não ter atingido limiar de luz suficiente para alta condutância.

De acordo com Brito et al. (2014) avaliando a transpiração do dossel de uma floresta de *Pinus canariensis* na linha de árvores: implicações para sua distribuição sob aquecimento climático previsto por meio da análise de fluxo de seiva de xilema, obtiveram resultados que mostram que a condutância estomática (g_s) variou sensivelmente ao longo de todo o ano, seguindo as tendências sazonais na disponibilidade de água no solo. Os autores ressaltaram que isso ocorre porque a condutância do dossel diminuiu significativamente com o aumento da demanda evaporativa, ou seja, a baixa condutância reduziu significativamente a perda de água das árvores e a redução do consumo de água foi mais acentuada durante a seca no solo. Segundo Pallardy (2010), para controlar a transpiração há uma redução na área de folhas transpiradas por unidade

de área, ou seja, redução do índice de área foliar, o qual é um controle bastante conhecido para evitar estresse hídrico durante a seca em árvores florestais.

Em um estudo realizado por Bo et al. (2017), o armazenamento de água pelas plantas lenhosas está condicionado ao tamanho do caule e a capacidade de armazenar água leva atrasos entre o fluxo de seiva do caule e a transpiração, no entanto, o fluxo de seiva pode ser impulsionado pelos fatores de condução meteorológicos, como a radiação solar e déficit de pressão de vapor. Estes autores observaram que o fluxo de seiva ficou consistentemente atrasado em relação as mudanças em radiação solar e procederam mudanças no DPV tanto em escalas horárias quanto diárias, indicando que a condutância estomática, mediada pela luz impulsionaram o fluxo de seiva. Além disso, o solo seco pode diminuir a velocidade pela qual o fluxo de seiva se ajusta antes das mudanças no DPV em comparação com o solo úmido e também aumentar a velocidade pela qual o fluxo de seiva se ajusta a radiação solar.

De acordo com Grossiord et al. (2017), estudando a dinâmica da água das árvores sob secagem e aquecimento global, é essencial avaliar os impactos relativos da redução da precipitação e do déficit de pressão de vapor na dinâmica da água das plantas e verificar se a aclimação pode inferir nos padrões futuros, nesse estudo foi possível observar que não houve nenhuma aclimação sob a redução de precipitação, pois a condutância estomática e a densidade do fluxo de seiva registrados, foram baixos para as espécies avaliadas naquelas condições ambientais. Além disso, o déficit de pressão de vapor que ocasionou maiores respostas, reduzindo a umidade do solo e condutividade hidráulica.

2.5. Influência de fatores ambientais na condutância estomática

A condutância do dossel é um parâmetro de suma importância para representar o controle fisiológico da transpiração de árvores por variações ambientais, a qual regula o uso de água das plantas e a absorção de carbono (NOVICK et al., 2016; GROSSIORD et al., 2017). Geralmente, a condutância do dossel pode ser calculada a partir de dados de fluxos de seiva através de forma reversa da equação de Penman-Monteith (GRANIER; BRÉDA, 1996).

Os ajustes de condutância estomática a elevados déficits de pressão de vapor, podem minimizar os efeitos da perda de água e captura de carbono pelas árvores de ambientes semiáridos, mas não impediria ajustar-se totalmente (GROSSIORD et al., 2017).

Conforme Reyes-Acosta e Lubczynski (2013), avaliando a mudança de transpiração a longo prazo com declínio de chuvas em uma floresta mediterrânea de *Quercus ilex*, verificaram que potencial hídrico foliar apresentou menor amplitude durante o período de seca, devido principalmente às condições atmosféricas, portanto a força motriz do fluxo de seiva é mais alto durante o período mais úmido e declina severamente durante a o período de seca de verão, isto é, a transpiração e condutância foram mais baixos no tratamento de seca. Segundo Reyes-Acosta e Lubczynski (2013), a redução da condutância se deve aos baixos valores de potencial hídrico durante a seca severa, sendo sincronizada com diminuição da transpiração que é mais reduzida após meio dia, período em que a drástica redução do potencial hídrico devido a influência dos fatores meteorológicos que resultou em maior estresse hídrico.

A redução da taxa de transpiração das plantas pode ser considerada uma estratégia conservadora de água, por meio do controle estomático em nível foliar. Além disso, a diminuição da área foliar reduz a condutância do dossel, permitindo que as árvores mantenham o funcionamento hidráulico evitando cavitação, quando submetidas a condições ambientais estressantes (MASEDA; FERNANDEZ, 2006).

2.6. Papel da radiação solar na transpiração das árvores

Segundo Mendonça et al. (2012), a energia provinda da radiação solar é usada nos processos de aquecimento e resfriamento do solo e do ar, através dos fluxos de calor na atmosfera, além de ser responsável pela transferência de vapor d'água da superfície para a atmosfera e é utilizada no metabolismo dos vegetais e animais. É necessário estudos da partição do balanço de energia, sobretudo seus componentes que estão relacionados com as perdas de água dos sistemas e aquecimento da atmosfera (MENDONÇA et al., 2012).

No balanço de energia proveniente da radiação solar incidente sobre uma superfície vegetada, parte dessa energia volta para a atmosfera, outra é absorvida pelas plantas e pelo solo, ocorrendo assim o aquecimento e a outra parte é transportada para a atmosfera por meio da troca de fluxos entre dossel da vegetação e a atmosfera. Portanto, ocorre um balanço entre a radiação global incidente e a radiação global refletida, resultando em trocas de fluxos se ondas curtas e de ondas longas (LEITÃO; OLIVEIRA, 2000).

Song et al. (2018), avaliando a transpiração do dossel de pinheiros da Mongólia, observaram que além da influência de fatores ambientais, a maior taxa de transpiração do dossel pode estar associada ao crescimento vegetal, pois os pinheiros consumiram mais água durante o mês de maior crescimento. Neste trabalho, verificou-se que os pinheiros mongóis poderiam usar águas subterrâneas para manter a transpiração durante o período de baixa precipitação e conteúdo de água no solo.

2.7. Efeito do déficit de pressão de vapor (DPV) no fluxo de seiva

Nos resultados obtidos por Zhang et al. (2016), a taxa de transpiração não foi influenciada apenas pela condutância, mas também pelo DPV dentro e fora das folhas e o índice de área foliar (IAF), pois devido a senescência, o IAF diminuía e conseqüentemente a taxa de transpiração também reduzia. A condutância por sua vez, foi consideravelmente afetada pela radiação fotossinteticamente ativa, seguido pela temperatura do ar, temperatura da folha e DPV.

Em um estudo realizado por Wang et al. (2017), avaliando controles ambientais na transpiração de pinheiros escoceses e particionamento de água, observaram que a transpiração foi restringida principalmente pela radiação e déficit de pressão de vapor e constataram que a temperatura do ar foi o fator menos importante para a transpiração dos pinheiros. Quando a pluviosidade foi limitada, a água do solo tornou-se um importante fator para o fluxo de seiva, além disso, a curto prazo os pequenos eventos de chuva, ditaram a transpiração na maioria do tempo.

De acordo com Will et al. (2013), baixas elevações de temperatura podem aumentar o déficit de pressão de vapor e conseqüentemente, aumentar o uso da água das árvores, acelerando a mortalidade principalmente de plântulas durante a seca severa, portanto, se a temperatura global as secas continuarem aumentando, no futuro, o ecótono floresta-campo pode mudar, ou seja, muitas plantas deixarão de existir, pois a baixa taxa de sobrevivência das plântulas pode não suportar suficientemente a regeneração e migração das florestas.

No estudo realizado por Campoe et al. (2016) avaliando a sazonalidade meteorológica afetando o crescimento individual de árvores em plantações florestais no Brasil, verificou-se que as árvores dominantes apresentam mais respostas à sazonalidade meteorológica em comparação às árvores suprimidas, embora todas as espécies analisadas responderem significativamente aos

diversos fatores meteorológicos relacionados a temperatura do ar e disponibilidade de água (déficit de pressão de vapor e evapotranspiração).

Segundo Del Campo et al. (2019), o impacto do manejo florestal nos fluxos de água e na dinâmica do crescimento de carvalho de baixa biomassa e água limitada com o aumento do déficit de pressão de vapor, houve redução da condutância estomática, além disso, o índice de área foliar durante a variação sazonal, apresenta-se com menores valores durante o verão, coincidindo com o período de queda foliar. A maior sensibilidade da condutância à baixa umidade do ar, apesar da disponibilidade de água no solo, indica que o DPV e a radiação foram as variáveis mais responsáveis por provocar o fechamento dos estômatos. Os autores também observaram que o aumento significativo na evaporação do solo após o desmatamento foi o principal impacto do tratamento na partição da ET.

2.8. Influência do Fluxo de calor latente, Fluxo de calor sensível e velocidade do vento no fluxo de seiva

De acordo com Zhang et al. (2016), as mudanças de fluxo de calor latente (λ ET) aumentam com o aumento da radiação, sendo que as mudanças maiores podem ser observadas entre 12:00 e 13:00 horas e no estudo realizado por estes autores o aquecimento do solo (G) foi menor que o λ ET durante a maioria do período de crescimento. Além disso, com o aumento do índice de área foliar na estação chuvosa, observou-se o máximo de λ ET e diminuição no padrão de ondas de λ ET com o a senescência foliar no período seco, ou seja, com a disponibilidade de água no solo e radiação no período de crescimento do milho de verão, há maior evapotranspiração, enquanto que no período seco, devido à perda de folhas ocorre menor transpiração (ZHANG et al., 2016).

No estudo realizado por Aouade et al. (2016), combinando isótopos estáveis, sistema Eddy Covariance e medições meteorológicas para particionar a evapotranspiração, do trigo de inverno, na evaporação do solo e na transpiração de plantas em região semiárida, observaram que houve uma grande diferença entre os fluxos de calor latente e sensível sob condições úmidas e secas, mostrando que os valores do fluxo de calor sensível (H) foram menores em comparação com o fluxo de calor latente (LE). Sob condições de seca a diferença entre temperatura da superfície com a temperatura do ar aumentou drasticamente, fazendo com que houvesse um aumento do H. Enquanto que sob condições úmidas, a diferença entre a temperatura do ar e a temperatura da superfície que controla o fluxo de calor sensível é muito pequena. Além disso, o elevado índice de

área foliar aumentou a transpiração, contribuindo para maiores taxas de ET e, assim, diminuindo H.

De acordo com Chu et al. (2009), avaliando a resposta transitória do fluxo de seiva à velocidade do vento, verificaram que a velocidade do vento tem implicações muito importantes no fluxo de seiva e transpiração, pois em florestas naturais abertas, as árvores ficam mais suscetíveis aos efeitos deste fator meteorológico, podendo apresentar velocidade de fluxo da seiva aumentada, à medida que a velocidade do vento aumenta sob baixas velocidades do vento (em torno de $<7,0 \text{ ms}^{-1}$), tanto durante o dia, quanto durante a noite. No entanto o fluxo de seiva diminui quando a velocidade do vento ultrapassa $8,0 \text{ ms}^{-1}$, demonstrando diferenças das observações em florestas densas, nas quais as árvores estão mais abrigadas diminuindo a influência do vento.

Segundo Hu et al. (2010) estudando a variação do índice de vegetação de diferença normalizada e sua correlação com fatores climáticos na região de três rios na China, observaram que nem sempre a temperatura, a chuva e a luz do sol tem um efeito positivo no crescimento da vegetação e que o clima tem influência sobre a biomassa, sendo capaz de mudar de acordo com a condição geográfica e as características locais, causando efeitos positivos ou negativos sobre a vegetação. Através desse estudo, verificou-se que o estado e a temperatura da água foram os fatores mais importantes que afetaram a variação do índice, além disso, está relacionado positivamente com a temperatura do ar, pressão de vapor e precipitação, mas negativamente relacionado com a duração da luz do sol e a velocidade do vento.

2.9. Influência da pluviosidade na transpiração das árvores

Em regiões áridas e semiáridas nem sempre o conteúdo de água no solo é o principal fator ambiental que influencia na transpiração das plantas em escala mensal, pois nos meses chuvosos a baixa transpiração é explicada devido a menores valores de radiação solar, déficit de pressão de vapor e temperatura do ar, que determinam a energia necessária para que haja transpiração (Zhang et al., 2015; Liu et al., 2017; Song et al., 2018).

As mudanças climáticas podem aumentar a duração de uma estação de crescimento de cultivo e as consequências disso sugerem aumento de secas, má particionamento de água da floresta, períodos de crescimento cada vez mais imprevisíveis e maior evapotranspiração a longo prazo. Desta forma, muitos parâmetros meteorológicos como déficit de pressão de vapor, vento e

umidade agem sinergicamente e resultam em uma maior demanda evaporativa em florestas temperadas (GAERTNER et al., 2019).

Em regiões semiáridas, após aumento da precipitação é comum o aumento da transpiração do dossel (MITCHELL et al., 2009). Segundo Song et al. (2018), independente do ano ser seco ou chuvoso, o orçamento de água pode ser balanceado pela transpiração, ou seja, as perdas de interceptação do dossel devido ao baixo índice de área foliar na época seca, ocasiona baixas taxas de transpiração consequentemente menor consumo de água.

Após eventos de precipitação os fluxos de transpiração são mais altos e as condutâncias do solo e do dossel aumentam rapidamente, assim, se torna um período muito dinâmico devido as altas taxas de evapotranspiração. O conhecimento sobre o particionamento de água dos ecossistemas é muito importante para entender como os fatores ambientais contribuem na eficiência do uso de água após pulsos de precipitação (HUXMAN et al., 2004; AOUADE et al., 2016).

Conforme Huang et al. (2015), avaliando os controles climáticos na dinâmica do fluxo de seiva e água usada fontes de *Salix psammophila* em ambiente semiárido no noroeste da China, observaram que em dias chuvosos há diminuição da transpiração da espécie, no entanto, com o aumento das chuvas houve uma recarga de água no solo e nos dias seguintes aumentou a taxa de transpiração. Em ambientes semiáridos com limitação de água, o alto déficit de pressão de vapor pode afetar o desenvolvimento as plantas, causando estresse hídrico.

2.10. REFERÊNCIAS

- ALLEN, CRAIG D.; BRESHEARS, DAVID D.; MCDOWELL, NATE G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-55, 2015.
- ANTONOPOULOS, V. Z.; ANTONOPOULOS, A. V. Daily reference evapotranspiration estimates by artificial neural networks technique and empirical equations using limited input climate variables. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 132, p. 86–96, 2017.
- AOUADE, G.; EZZAHAR, J.; AMENZOU, N.; ER-RAKI, S.; BENKADDOUR, A.; KHABBA, S.; JARLAN, L. Combining stable isotopes, Eddy Covariance system and meteorological measurements for partitioning evapotranspiration, of winter wheat, into soil evaporation and plant transpiration in a semi-arid region. **Agricultural Water Management**, v. 177, p. 181–192, 2016.
- AYYOUB, A.; ER-RAKI, S.; KHABBA, S.; MERLIN, O.; EZZAHAR, J.; RODRIGUEZ, J. C.;

- CHEHBOUNI, A. BAHLAOUI, A. A simple and alternative approach based on reference evapotranspiration and leaf area index for estimating tree transpiration in semi-arid regions. **Agricultural Water Management**, v. 188, p. 61–68, 2017.
- BAERT, A.; VILLEZ, K.; STEPPE, K. Automatic drought stress detection in grapevines without using conventional threshold values. **Plant and Soil**, v. 369, n. 1–2, p. 439–452, 2013.
- BAI, Y.; WANG, Y. Spatial Variability of Soil Chemical Properties in a Jujube Slope on the Loess Plateau of China. **Soil Science**, v. 176, n. 10, p. 550–558, 2011.
- BALUGANI, E.; REYES-ACOSTA, J. L.; VAN DER TOL, C.; FRANCÉS, A.; LUBCZYNSKI, M. Partitioning and sourcing of dry season evapotranspiration fluxes at the footprint of the eddy covariance tower in Sardón semi-arid location in Spain. **Proceedings of the Jornadas de Investigación en la Zona no Saturada del Suelo: ZNS11**, 2011.
- BO, X.; DU, T.; DING, R.; COMAS, L. Time lag characteristics of sap flow in seed-maize and their implications for modeling transpiration in an arid region of Northwest China. **Journal of Arid Land**, v. 9, n. 4, p. 515–529, 30 ago. 2017.
- BOSCH, D.D.; MARSHALL, L.K.; TESKEY, R. Forest transpiration from sap flux density measurements in a Southeastern Coastal Plain riparian buffer system. **Agricultural and forest meteorology**, v. 187, p. 72-82. 2014.
- BRÉDA, N.; HUC, R.; GRANIER, A.; DREYER, E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. **Annals of Forest Science**, v. 63, n. 6, p. 625-644, 2006.
- BRITO, P.; LORENZO, J.R.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M.; MORALES, D.; WIESER, G.; JIMENEZ, M.S. Canopy transpiration of a *Pinus canariensis* forest at the tree line: implications for its distribution under predicted climate warming. **European journal of forest research**, v. 133, n. 3, p. 491-500, 2014.
- CAMPOE, O. C.; MUNHOZ, J. S.; ALVARES, C. A.; CARNEIRO, R. L.; DE MATTOS, E. M.; FERREZ, A. P. C.; STAPE, J. L. Meteorological seasonality affecting individual tree growth in forest plantations in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 380, p. 149–160, 2016.
- CARVALHO, L.G. DE.; ALVES, R.G.F.; LISMAR, M.W.; CASTRO NETO, P. Evapotranspiração de referência: uma abordagem atual de diferentes métodos de estimativa. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, n. 3. 2011.
- CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, v. 3. 2008.
- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; SWENSON, N.G.; ZANNE, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366. 2009.
- CHEN, D.; WANG, Y.; LIU, S.; WEI, X.; WANG, X. Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba*

Mill.) plantations in semiarid Northwest China. **Agricultural Water Management**, v. 136, p. 23–33, 2014.

CHEN, L.; ZHANG, Z.; LI, Z.; TANG, J.; CALDWELL, P.; ZHANG, W. Biophysical control of whole tree transpiration under an urban environment in Northern China. **Journal of Hydrology**, v. 402, n. 3–4, p. 388–400, 2011.

CHU, C. R.; HSIEH, C. I.; WU, S. Y.; PHILLIPS, N. G. Transient response of sap flow to wind speed. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 1, p. 249–255, jan. 2009.

DE MIRANDA

DEL CAMPO, A. D.; GONZÁLEZ-SANCHIS, M.; GARCÍA-PRATS, A.; CEACERO, C. J.; LULL, C. The impact of adaptive forest management on water fluxes and growth dynamics in a water-limited low-biomass oak coppice. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 264, p. 266–282, 2019.

DIAZ, M. B.; ROBERT, D. R.; RUBERT, G. C.; WEBLER, G. Partição da evapotranspiração para uma cultura de milho. *Ciência e Natura*, v. 38, p. 517–522, 2016.

DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J.H.; WRIGHT, I.J.; LAVOREL, S.; DRAY, S.; REU, B.; KLEYER, M.; WIRTH, C.; PRENTICE, I.C.; GARNIER, E. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p.167. 2016.

FANAYA JÚNIOR, E. D.; DA SILVA LOPES, A.; DE OLIVEIRA, G. Q.; JUNG, L. H. Métodos Empíricos Para Estimativa da Evapotranspiração de Referência Para Aquidauana, MS. **Irriga**, v. 17, n. 4, p. 418–434, 2012.

FU, P. L.; JIANG, Y. J.; WANG, A. Y.; BRODRIBB, T. J.; ZHANG, J. L.; ZHU, S. D.; CAO, K. F. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 189–199. 2012.

GAERTNER, B. A.; ZEGRE, N.; WARNER, T.; FERNANDEZ, R.; HE, Y.; MERRIAM, E. R. Climate, forest growing season, and evapotranspiration changes in the central Appalachian Mountains, USA. **Science of the Total Environment**, v. 650, p. 1371–1381, 2019.

GAO, X.; WU, P.; ZHAO, X.; WANG, J.; SHI, Y.; ZHANG, B.; TIAN, L.; LI, H. Estimation of spatial soil moisture averages in a large gully of the Loess Plateau of China through statistical and modeling solutions. **Journal of Hydrology**, v. 486, p. 466–478, 2013.

GIULIETTI, A.M.; DU BOCAGE NETA, A.L.; CASTRO, A. A.J.F.; GAMARRA-ROJAS, C.F.L.; SAMPAIO, E.V. S.B., VIRGÍNIO, J.F.; QUEIROZ, L.P.; FIGUEIREDO, M.A.; RODAL, M.J.N.; BARBOSA, M.R.V.; HARLEY, R.M. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação* (J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins, orgs.). MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, Embrapa Semiárido, Brasília, p.48-90. 2004.

- GRANIER, A. Une nouvelle method pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. **Annales des Sciences Forestières**, Paris, v. 42, n.2, p. 193-200, 1985.
- GRANIER, A.; BRÉDA, N. Modelling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements. In: **Annales des Sciences Forestieres**. EDP Sciences. v, 53, n, 2-3, p. 537-546, 1996.
- GRANIER, E.; BERGER, A. Effect of water stress on stem diameter changes of peach trees growing in the field. **Journal of Applied Ecology**, v.23, p.193-209, 1986.
- GROSSIORD, C.; SEVANTO, S.; BORREGO, I.; CHAN, A. M.; COLLINS, A. D.; DICKMAN, L. T.; HUDSON, P.J.; MCBRANCH, N.; MICHALETZ, S.T.; POCKMAN, W.T.; RYAN, M.; VILAGROSA, A.; MCDOWELL, N.G. Tree water dynamics in a drying and warming world. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 9, p. 1861-1873, 2017.
- GRUBER, A.; WIESER, G.; OBERHUBER, W. Opinion paper: Effects of simulated soil temperature on stem diameter increment of *Pinus cembra* at the alpine timberline: a new approach based on root zone roofing. **European journal of forest research**, v. 129, n. 2, p. 141-144, 2010.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J. S.; POCKMAN, W. T.; DAVIS, S. D.; MCCULLOH, K.A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457 - 461. 2001.
- HU, M. Q.; MAO, F.; SUN, H.; HOU, Y. Y. Study of normalized difference vegetation index variation and its correlation with climate factors in the three-river-source region. **International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation**, v. 13, n.1, p. 24–33, 2010.
- HUANG, J.; ZHOU, Y., YIN, L.; WENNINGER, J.; ZHANG, J.; HOU, G.; ZHANG, E.; UHLENBROOK, S. Climatic controls on sap flow dynamics and used water sources of *Salix psammophila* in a semi-arid environment in northwest China. **Environmental Earth Sciences**, v. 73, n. 1, p. 289-301, 2015.
- HUXMAN, T. E., SNYDER, K. A., TISSUE, D., LEFFLER, A. J., OGLE, K., POCKMAN, W. T., SANDQUIST, D. R.; POTTS, D.L.; SCHWINNING, S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 254–268, 2004.
- JACOBSEN, A. L.; EWERS, F. W.; PRATT, R. B.; PADDOCK, W. A.; DAVIS, S. D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? **Plant Physiology**, v. 139, n. 1, p. 546–556. 2005.
- JACOBSEN, A. L.; PRATT, R. B.; EWERS, F. W.; DAVIS, S. D. Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern california. **Ecological Monographs**, v. 77, n. 1, p. 99–115. 2007.
- JIAO, L.; LU, N.; FU, B.; WANG, J.; LI, Z.; FANG, W.; LIU, J.; WANG, C.; ZHANG, L. Evapotranspiration partitioning and its implications for plant water use strategy: Evidence from a black locust plantation in the semi-arid Loess Plateau, China. **Forest Ecology and Management**, v. 424, p. 428–438, 2018.

- JIAO, L.; LU, N.; SUN, G.; WARD, E.J.; FU, B.J. Biophysical controls on canopy transpiration in a black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantation on the semi-arid Loess Plateau, China. **Ecohydrology**, v. 9, n. 6, p. 1068-1081. 2016.
- KNAPP, A.K.; AVOLIO, M.; BEIER, C.; CARROLL, C. J. W.; COLLINS, S. L.; DUKES, J.S.; FRASER, L.H.; GRIFFIN-NOLAN, R.J.; HOOVER, D.L.; ANKEJENTSCH; LOIK, M.E.; PHILLIPS, R.P.; POST, A.K.; SALA, O.E.; LETTE, I.S.; YAHDJIAN, L.; SMITH, M.D. Pushing precipitation to the extremes in distributed experiments: recommendations for simulating wet and dry years. **Global change biology**, v. 23, n. 5, p. 1774-1782, 2017.
- LAW, B. E.; FALGE, E.; GU, L. V.; BALDOCCHI, D. D.; BAKWIN, P.; BERBIGIER, P.; DAVIS, K.; DOLMAN, A. J.; FALK, M.; FUENTES, J.D.; GOLDSTEIN, A.; GRELLE, A.; HOLLINGER, D.; JANSSENS, A.; JARVIS, P.; JENSEN, O.; KATUL, G. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 113, n. 1–4, p. 97–120, 2002.
- LEITÃO, M.D.M.V.; OLIVEIRA, G.M.D. Influence of irrigation on albedo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 2, p. 214-218, 2000.
- LEITE, A. V.; MACHADO, I. C. Biologia reprodutiva da “catingueira”(*Caesalpinia pyramidalis* Tul., Leguminosae-Caesalpinioideae), uma espécie endêmica da Caatinga. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, n. 1, p. 79-88. 2009.
- LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments** v. 74, n. 11, p. 1363-1373. 2010.
- LIU, C.; DU, T.; LI, F.; KANG, S.; LI, S.; TONG, L. Trunk sap flow characteristics during two growth stages of apple tree and its relationships with affecting factors in an arid region of northwest China. **Agricultural Water Management**, v. 104, p. 193–202, 2012.
- LIU, X.; ZHANG, B.; ZHUANG, J. Y.; HAN, C.; ZHAI, L.; ZHAO, W. R.; ZHANG, J.C. The Relationship between Sap Flow Density and Environmental Factors in the Yangtze River Delta Region of China. **Forests**, v. 8, n. 3, p. 74, 2017.
- LOEHLE, C. Tree life history strategies: the role of defenses. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 18, n. 2, p. 209–222. 1988.
- LORENZ, D. J.; OTKIN, J. A.; SVOBODA, M.; HAIN, C. R.; ANDERSON, M. C.; ZHONG, Y. Predicting the U.S. Drought Monitor Using Precipitation, Soil Moisture, and Evapotranspiration Anomalies. Part II: Intraseasonal Drought Intensification Forecasts. **Journal of Hydrometeorology**, v. 18, n. 7, p. 1963-1982, 2017.
- MA, L.; WU, P.; WANG, Y. Spatial distribution of roots in a dense jujube plantation in the semiarid hilly region of the Chinese Loess Plateau. **Plant and Soil**, v. 354, n. 1–2, p. 57–68, 2012.
- MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. São Paulo, 2004. 413 p.

- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F.; PAZ, H.; SACK, L. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**, v. 191, n. 2, p. 480-495. 2011.
- MASEDA, P. H.; FERNÁNDEZ, R. J. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. **Journal of experimental botany**, v. 57, n. 15, p. 3963-3977, 2006.
- MENDONÇA, J. C.; DE SOUSA, E. F.; ANDRÉ, R. G. B.; DA SILVA, B. B.; DE JESUS FERREIRA, N. Estimativa do Fluxo do Calor Sensível (H) utilizado algoritmo sebal e produtos modis na região norte fluminense, RJ. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 27, n. 1, p. 85-94, 2012.
- MITCHELL, P. J.; VENEKLAAS, E.; LAMBERS, H.; BURGESS, S. S. Partitioning of evapotranspiration in a semi-arid eucalypt woodland in south-western Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 149, n. 1, p. 25–37, 2009.
- NOVICK, K. A., FICKLIN, D. L., STOY, P. C., WILLIAMS, C. A., BOHRER, G., OISHI, A. C., PAPUGA, S. A.; BLANKEN, P. D.; NOORMETS, A.; SULMAN, B.N.; SCOTT, R. L.; WANG, L.; PHILLIPS, R. P. The increasing importance of atmospheric demand for ecosystem water and carbon fluxes. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 11, p. 1023–1027, 2016.
- OMAR, A.; VIGODERIS, R.; PANDORFI, H., MOURA, G.; GUISELINI, C. Green roof: simulation of energy balance components in Recife, Pernambuco state, Brazil. **Engenharia Agrícola**, n. 3, p. 334–342, 2018.
- PALLARDY, S. G. **Physiology of woody plants**. 3rd ed. Academic Press, San Diego. 2010.
- PEREIRA, J. J. S.; PEREIRA, A. D. P.; JANDÚ, J. J.; PAZ, J. A.; CROVELLA, S.; CORREIA, M. T. S.; SILVA, J. A. *Commiphora leptophloeos* phytochemical and antimicrobial characterization. **Frontiers in microbiology**, v, 8, p. 52. 2017.
- PINEDA-GARCÍA, F.; PAZ, H.; MEINZER, F. C. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 2, p. 405–418. 2013.
- POORTER, L.; MCDONALD, I.; ALARCÓN, A.; FICHTLER, E.; LICONA, J.C.; PEÑA-CLAROS, M.; STERCK, F.; VILLEGAS, Z.; SASS-KLAASSEN, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**. v. 185, p. 481 – 492. 2010.
- POORTER, L.; ROZENDAAL, D.M.; BONGERS, F.; ALMEIDA-CORTEZ, J.S.; ZAMBRANO, A.M.A.; ÁLVAREZ, F.S.; ANDRADE, J.L.; VILLA, L.F.A.; BALVANERA, P.; BECKNELL, J.M.; BENTOS, T.V, et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nature ecology & evolution**, p.1. 2019.

- PRATT, R. B.; JACOBSEN, A. L.; EWERS, F. W.; DAVIS, S. D. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. **New Phytologist**, v. 174, n. 4, p. 787-798. 2007.
- PRESTON, K. A.; CORNWELL, W. K.; DENOYER, J. L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 807-818. 2006.
- QUEIROZ, L. P. **Leguminosas da Caatinga**. Feira de Santana – BA: Universidade Estadual de Feira de Santana, 2009. 467 p.
- REYES-ACOSTA, J. L.; LUBCZYNSKI, M. W. Mapping dry-season tree transpiration of an oak woodland at the catchment scale, using object-attributes derived from satellite imagery and sap flow measurements. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 174–175, p. 184–201, 2013.
- SAMPAIO, E. V. S. B. **Espécies da flora nordestina de importância econômica potencial**. Recife: Associação de Plantas do Nordeste, 2005. 331 p.
- SANTIAGO, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FISHER, J. B.; MACHADO, K.; WOODRUFF, D.; JONES, T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543–550, 2004.
- SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, n. 3, p. 287-294. 1998.
- SAXE, H.; CANNELL, M. G.; JOHNSEN, O.; RYAN, M. G.; VOURLITIS, G. Tree and forest functioning in response to global warming. **New Phytologist**, v. 149, n. 3, p. 369-399, 2001.
- SHAN, N., JU, W., MIGLIAVACCA, M., MARTINI, D., GUANTER, L., CHEN, J.; GOULAS, Y.; ZHANG, Y. Modeling canopy conductance and transpiration from solar-induced chlorophyll fluorescence. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 268, p. 189–201, 2019.
- SHEN, H.; LEBLANC, M.; FRAPPART, F.; SEOANE, L.; O'GRADY, D.; OLIOSO, A.; TWEED, S. A Comparative Study of GRACE with Continental Evapotranspiration Estimates in Australian Semi-Arid and Arid Basins: Sensitivity to Climate Variability and Extremes. **Water**, v. 9, n. 9, p. 614, 2017.
- SONG, L.; ZHU, J.; LI, M.; ZHANG, J.; ZHENG, X.; WANG, K. Canopy transpiration of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in a sparse wood grassland in the semiarid sandy region of Northeast China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 250–251, n. January, p. 192–201, 2018.
- TIE, C.Q.; HU, H.C.; TIAN, F.Q.; GUAN, H.D.; LINC, H. Environmental and physiological controls on sap flow in a subhumid mountainous catchment in North China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 240, p. 46-57, 2017.
- TILLMAN, F. ; WIELE, S. M.; POOL, D. R. A comparison of estimates of basin-scale soil-moisture evapotranspiration and estimates of riparian groundwater evapotranspiration with implications for water budgets in the Verde Valley, Central Arizona, USA. **Journal of Arid**

Environments, v. 124, p. 278–291, 2016.

TOGNETTI, R.; GIOVANNELLI, A.; LAVINI, A.; MORELLI, G.; FRAGNITO, F.; D'ANDRIA, R. Assessing environmental controls over conductances through the soil-plant-atmosphere continuum in an experimental olive tree plantation of southern Italy. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 149, n. 8, p. 1229-1243, 2009.

VAN GELDER, H. A.; POORTER, L.; STERCK, F. J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, v. 171, n. 2, p. 367–378. 2006.

VAN HERK, I. G.; GOWER, S. T.; BRONSON, D. R.; TANNER, M. S. Effects of climate warming on canopy water dynamics of a boreal black spruce plantation. **Canadian journal of forest research**, v. 41, n. 2, p. 217-227, 2011.

WALLACE, J.; MCJANNET, D. Processes controlling transpiration in the rainforests of north Queensland, Australia. **Journal of Hydrology**, v. 384, n. 1–2, p. 107–117, 2010.

WANG, H.; TETZLAFF, D.; DICK, J. J.; SOULSBY, C. Assessing the environmental controls on Scots pine transpiration and the implications for water partitioning in a boreal headwater catchment. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 240, p. 58–66, 2017.

WILL, R. E.; WILSON, S. M.; ZOU, C. B.; HENNESSEY, T. C. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 366–374, 2013.

WILLIAMS, D. G.; CABLE, W.; HULTINE, K.; HOEDJES, J. C. B.; YEPEZ, E. A.; SIMONNEAUX, V.; ER-RAKI, S.; BOULET, G.; BRUIN, H.A.R.DE.; CHEHBOUNI, A.; HARTOGENSIS, O.K.; TIMOUK, F. Evapotranspiration components determined by stable isotope, sap flow and eddy covariance techniques. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 125, n. 3–4, p. 241–258, 2004.

ZHANG, B.; XU, D.; LIU, Y.; LI, F.; CAI, J.; DU, L. Multi-scale evapotranspiration of summer maize and the controlling meteorological factors in north China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 216, p. 1–12, 2016.

ZHANG, H.D.; WEI, W.; CHEN, L.D.; WANG, L.X. Effects of terracing on soil water and canopy transpiration of *Pinus tabulaeformis* in the Loess Plateau of China. **Ecological Engineering**, v. 102, p. 557-564, 2017.

ZHANG, J. G.; GUAN, J. H.; SHI, W. Y.; YAMANAKA, N.; DU, S. Interannual variation in stand transpiration estimated by sap flow measurement in a semi-arid black locust plantation, Loess Plateau, China. **Ecohydrology**, v. 8, n. 1, p. 137-147, 2015.

3. CAPÍTULO 2 – A SAZONALIDADE DA CHUVA ATUA DE FORMA DIFERENCIAL NAS RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E FENOLÓGICAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DO SEMIÁRIDO

Maria Juciléa dos Santos Medeiros¹; Cynthia Louise Wright^{2,4}; André Luiz Alves de Lima¹; Nielson Dinivan da Silva Brito¹; Rodolfo Marcondes Silva Souza³; Eduardo Soares de Souza¹

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, PE, Brasil.

²Texas A&M University, Department of Ecosystem Management and Science, College Station, TX, USA.

³Texas A&M University, Department of Biological and Agricultural Engineering, College Station, TX, USA.

⁴Oak Ridge National Laboratory de Oak Ridge, TN, USA.

3.1.RESUMO

Em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas há uma grande variação na dinâmica da água entre as estações úmida e seca, a qual influencia nas respostas morfofisiológicas das árvores. A relação entre fatores ambientais e a segurança do sistema ecohidrológico da planta são essenciais para entender a vulnerabilidade das espécies para evitar danos ao sistema hidráulico. No entanto, ainda não são claras as relações entre sazonalidade climática e fluxo de seiva, densidade de madeira, condutância estomática e fenologia em espécies de diferentes grupos funcionais. O objetivo deste trabalho foi relacionar a dinâmica sazonal de água nas árvores aos aspectos fisiológicos e fenológicos de espécies representantes de dois grupos funcionais do semiárido brasileiro. Árvores decíduas de cada grupo funcional de alta e baixa densidade de madeira (DM) foram selecionadas para instalação de sensores de fluxo de seiva e acompanhamento fenológico, medidas de potencial hídrico, índice de área foliar e condutância estomática mensal, durante 1 ano. Medidas discretas de umidade do solo foram obtidas por meio de dois sítios de acesso, além de dados meteorológicos obtidos de uma torre de fluxo para avaliação dos fatores ambientais. As espécies responderam aos fatores ambientais de diferentes formas. A espécie de baixa DM (*C. leptophloeos*) apresentou menor fluxo de seiva e estratégia armazenadora de água, mantendo o potencial hídrico e a condutância estomática elevados, especialmente na estação chuvosa, já que é uma espécie que perde suas folhas na estação seca. Por outro lado, a espécie de alta DM (*C. pyramidale*) apresentou maior fluxo de seiva mesmo durante a estação seca, seguindo padrão contrário de árvores de florestas úmidas. Estes resultados apontam para diferentes estratégias entre as espécies em função da densidade de madeira, sendo que cada estratégia está relacionada à diferentes caminhos de

segurança hidráulica do xilema. No semiárido do Brasil, espécies de alta DM podem possuir traços conservadores e maior aquisição de recursos, sendo essas estratégias, um indício de maior sobrevivência desse grupo funcional em cenários futuros.

Palavras-chave: caatinga, condutância estomática, densidade de madeira, fenologia, fluxo de seiva, funcionamento hidráulico, grupos funcionais, potencial hídrico

3.2.INTRODUÇÃO

Em decorrência das mudanças climáticas, recentes eventos de seca severa vêm ocorrendo no mundo, ocasionando a morte de diversas espécies florestais, sendo previsto que estas mudanças intensifiquem futuramente (Bréda et al., 2006; Grossiord et al., 2017; Steppe et al., 2015; Zeppel et al., 2008; IPCC — Intergovernmental Panel on Climate Change (2020). Nas regiões semiáridas, o efeito da seca é mais evidente, pois as condições atmosféricas como alta radiação solar, elevadas temperaturas, alto déficit de pressão de vapor (DPV), solos arenosos e rasos e principalmente baixa pluviosidade anual acentuam danos ao funcionamento hidráulico das plantas (Chen et al., 2014; Chen et al., 2011; Zhang et al., 2016). Além disso, a previsão é de que venham ocorrer chuvas mais concentradas e estações secas mais longas (Huxman et al., 2004). Diante dessa problemática, surge um novo desafio para entender quais mecanismos das plantas podem dar indícios da vulnerabilidade hidráulica das espécies a esta condição de estresse hídrico e assim poder prever o impacto do clima na estruturação das comunidades vegetais futuras (Aleixo et al., 2019; Anderegg et al., 2016).

Danos no funcionamento hidráulico das plantas é uma das principais causas de morte de espécies florestais, causados pelo processo de cavitação (expansão e formação de bolhas de ar na coluna de água contínua do xilema) (Rodriguez-Dominguez et al., 2018). Sob restrição hídrica, as plantas restringem suas trocas gasosas através do fechamento dos estômatos para diminuir a perda de água por transpiração e manter o potencial hídrico acima de um nível crítico, contribuindo também para evitar o processo de cavitação, que pode causar danos ao sistema de condução de água da planta por embolia (Song et al., 2018; Zhang et al., 2017). As trocas gasosas das árvores são influenciadas por vários fatores ambientais como precipitação, radiação solar, DPV, velocidade do vento e disponibilidade de água no solo, além de parâmetros morfofuncionais, como

tamanho da planta, índice de área foliar, espessura de folhas e densidade de madeira (Chave et al., 2009; Chen et al., 2014; Tie et al., 2017; Tognetti et al., 2009). A influência das variáveis abióticas juntamente aos traços funcionais das plantas, de forma integrada, constituem um elemento essencial para compreensão da fisiologia da árvore e dinâmica da transferência de água em experimentos florestais (Granier, 1985), além de serem essenciais para entender as relações entre as plantas e a gestão de recursos hídricos nas regiões áridas e semiáridas (Jiao et al., 2018; Zhang et al., 2017).

O crescente reconhecimento da fisiologia de plantas ligados a condições ambientais tem levado o uso de muitas tecnologias em experimentos ecohidrológicos, como por exemplo, a medida de fluxo de seiva em espécies florestais. Esta técnica pode ser avaliada pelo método de dissipação de calor, desenvolvido originalmente por Granier (1985), na qual a diferença de temperatura entre as sondas permite calcular o fluxo de água da planta (Bosch, Marshall, & Teskey, 2014; Tie et al., 2017). Através de estudos que avaliam as relações hídricas das plantas é possível determinar a densidade do fluxo de seiva e conseqüentemente estimar a transpiração do dossel das árvores (Bosch et al., 2014), juntamente com medidas de condutância estomática (Hernandez-Santana et al., 2016). Dentro desse contexto, o estudo da dinâmica do fluxo de seiva é fundamental para entender as respostas das plantas diante das condições estressantes do ambiente. Porém, existe uma lacuna de informação nas respostas de plantas com diferentes traços funcionais relacionados a ambientes sujeitos a seca prolongada. Segundo Venturas, Sperry, & Hacke (2017), existem muitos modelos preditivos para prever os efeitos da seca nas plantas, porém esses modelos não trazem informações claras sobre o comportamento das espécies frente as condições ambientais de seca do solo e do ar. Portanto, tendo em vista as diferenças nos potenciais hidráulicos das plantas, há uma maior necessidade de entender e caracterizar o funcionamento das plantas em experimentos florestais.

Muitas pesquisas têm explorado a dinâmica de pulsos de chuvas em regiões áridas e semiáridas (Brito et al., 2014), como por exemplo, nas pesquisas recentes de Song et al. (2018), que avaliaram a transpiração do dossel de pinheiros e de Chen et al. (2014) nas respostas do fluxo de seiva em *Ziziphus jujuba* Mill., ambas na China. No entanto, poucos estudos com essa temática foram conduzidos em florestas tropicais sazonalmente secas, ressaltando os trabalhos de Allen et al. (2017); Brodribb, Holbrook, & Gutiérrez (2002); Vico et al. (2014); Xu et al. (2016). Nesta perspectiva, alguns avanços científicos foram realizados para entender as respostas de plantas de

grupos funcionais distintos à sazonalidade (Borchert, 1994; Lima & Rodal, 2010; Oliveira et al., 2015; Souza, et al., 2015). Estes trabalhos indicam que mudanças sazonais no *status* da água das árvores, que está relacionado à densidade de madeira, influenciam fenologia das espécies. Entretanto, ainda são necessários estudos que avaliem outras respostas das espécies, como fluxo de seiva e condutância estomática, nos diferentes grupos funcionais frente a sazonalidade.

Lima e Rodal (2010), ao descreverem os grupos funcionais de plantas do semiárido brasileiro classificaram as plantas lenhosas como sendo de alta ou baixa densidade de madeira (DM). As plantas que possuem madeira mais densa, apresentam crescimento lento e folhas pequenas (Poorter et al., 2008), portanto, são consideradas conservadoras (possuem atributos que refletem uma alta capacidade de proteção da biomassa). Assim, plantas deste tipo funcional, possuem maior estabilidade mecânica e grande resistência sob baixa disponibilidade hídrica (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter et al., 2008). Além disso, são fortemente influenciadas pela disponibilidade de água no solo, e brotam e/ou florescem logo após as primeiras chuvas (Lima & Rodal, 2010). Por outro lado, as plantas com baixa densidade de madeira possuem rápido crescimento por apresentar características aquisitivas (atributos que refletem uma alta capacidade de aumentar a obtenção de recursos) como por exemplo, a própria densidade da madeira, maior área foliar e específica, desta forma, são capazes de captar maiores taxas de nutrientes (Poorter et al., 2008; Wright et al., 2004). Na caatinga, segundo Lima e Rodal (2010), plantas deste grupo, apresentam alta eficiência de armazenamento de água no caule e devido a isso, brotam e/ou florescem no final da estação seca, em função do aumento do fotoperíodo.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a dinâmica sazonal de água nas árvores em relação aos aspectos fisiológicos (fluxo de seiva, condutância estomática, potencial hídrico), morfológicos (densidade de madeira, área foliar específica) e fenológicos de espécies decíduas representantes de dois grupos funcionais do semiárido brasileiro: *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis (Fabaceae) – alta densidade de madeira e *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Burseraceae) – baixa densidade de madeira (Lima & Rodal, 2010). Diante do exposto, levantou-se as hipóteses: 1) Árvores de alta DM apresentam traços morfofisiológicos que promovem menor fluxo de seiva durante as estações chuvosa e seca para garantir maior segurança hidráulica; 2)

Árvores de baixa DM apresentam traços morfofisiológicos que promovem maior fluxo de seiva durante a estação chuvosa.

3.3.MATERIAL E MÉTODOS

Área experimental

O semiárido do Brasil representa um ecossistema exemplar para estudar a resposta vegetal devido a sua forte sazonalidade climática. Desta forma, há uma necessidade premente de melhor quantificar esse ecossistema associado ao funcionamento das plantas durante os períodos de limitação de água. Além disso, compreender a dinâmica das espécies da caatinga é essencial para avaliar as consequências das mudanças globais. O trabalho foi conduzido na Fazenda de Buenos Aires, em uma área experimental contínua de cerca de 180 hectares de caatinga (07° 56'50" S e 38° 23'29" W), município de Serra Talhada, PE (7°58'20" Sul, 38°17'32" Oeste e Altitude 499 m) (Figura 1), nessa área selecionou-se 10 indivíduos para avaliação em um local de aproximadamente 900 m² (Figura 2A). Segundo Köppen, o clima local é do tipo BSw^h' (muito seco, com estação chuvosa no verão). A precipitação pluvial média anual é de 632 mm, com o período mais chuvoso concentrado nos meses de janeiro a abril, com 65% das chuvas anuais. As temperaturas do ar médias mensais oscilam entre 23,6 e 27,7 °C, as temperaturas mínimas entre 18,4 e 21,6 °C e as temperaturas mais altas ocorrem durante os meses de novembro, dezembro e janeiro, com valores superiores a 32,0 °C (Pereira et al., 2015).

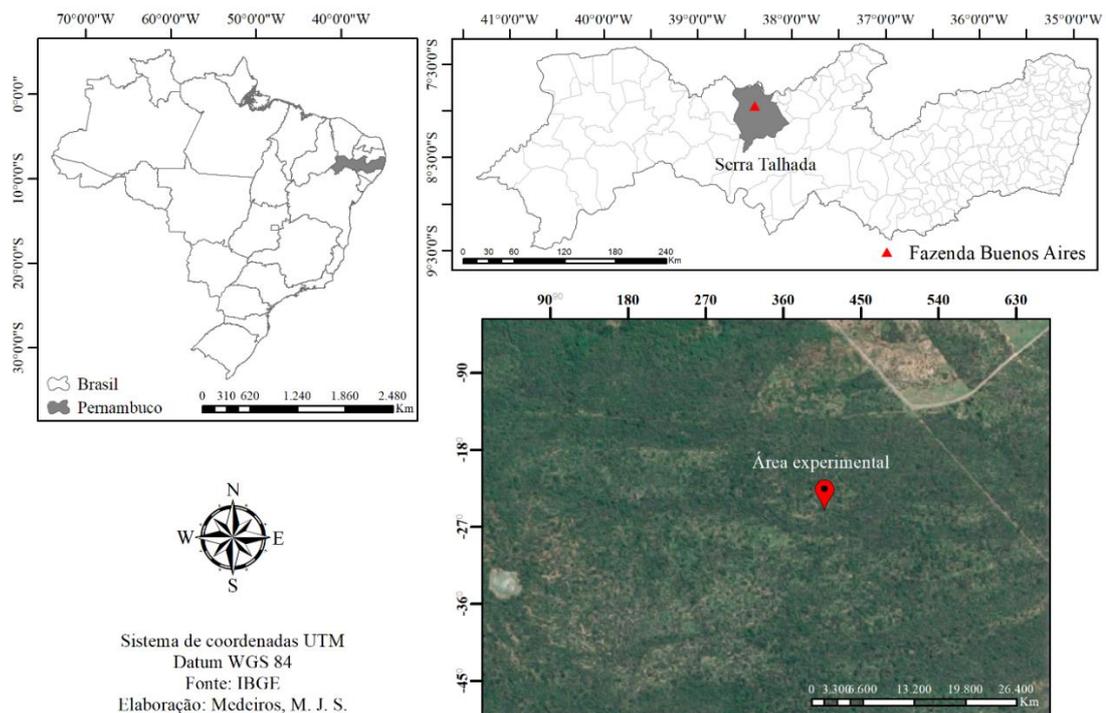


Figura 1. Mapa da localização da área experimental. Fazenda de Buenos Aires, município de Serra Talhada-Pernambuco, Brasil. Imagem (Google Earth).

De acordo com o estudo de Lima e Rodal (2010), selecionou-se duas espécies decíduas, sendo cada uma pertencente a um grupo funcional distinto, *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Burseraceae) de baixa densidade de madeira e *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis (Fabaceae) de alta densidade de madeira. De cada espécie selecionou-se cinco indivíduos adultos para a instalação dos sensores de fluxo de seiva (Figura 2). Foi determinada a altura e diâmetro do caule dos indivíduos, utilizando um hipsômetro (SNDWAY, SW-1000A) e uma fita métrica, respectivamente. Os indivíduos de *C. leptophloeos* tinham $5,46 \pm 0,95$ m de altura e $30,29 \pm 9,32$ cm de diâmetro e os de *C. pyramidale* tinham $5,84 \pm 1,35$ m de altura e $12,02 \pm 2,02$ cm de diâmetro.

O estudo foi realizado de dezembro de 2018 a novembro de 2019 e considerados dois subperíodos: a estação chuvosa (de dezembro de 2018 a maio de 2019) e a estação seca (de junho a novembro de 2019), de acordo com o regime hídrico local registrado durante o período experimental.

Densidade de madeira

Foram coletadas da extremidade de ramos das árvores, amostras de galhos de 2 cm de comprimento, as quais tiveram sua casca removida e em seguida foram mantidas submersas em água destilada até à saturação, durante 24 h, posteriormente as amostras foram secas em estufa a 70 °C durante 72 h (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

A densidade da madeira (DM) foi então determinada pelo método de deslocamento e calculada através da fórmula:

$$DM = \frac{m}{v} \quad (3)$$

onde m é a massa seca da amostra e v é o volume da amostra. O volume foi estimado por submersão da amostra num recipiente com água destilada em repouso numa balança digital com uma precisão de 0,001 g.

Medidas do fluxo de seiva

O método aplicado para determinação do fluxo de seiva neste experimento teve como base o sistema *Sap Flow meter*, que mede a taxa de transferência de calor quando a seiva do xilema é continuamente submetida ao calor. Dois orifícios de acesso foram perfurados através da haste principal no xilema, com cerca de 10 mm de profundidade. Duas sondas foram inseridas nos tubos de acesso com aproximadamente 10 cm de distância. A sonda superior é aquecida, enquanto a inferior (a de referência), lê a temperatura absorvida pela seiva. A diferença de temperatura entre as sondas é a taxa de transferência de calor. Quando a temperatura da sonda superior for igual a da sonda inferior, então a seiva está sendo transportada tão rapidamente ao topo da árvore que ela está levando embora o calor. Os dados foram registrados em data logger (CR1000, Campbell Scientific) (Figura 2B).

O fluxo total (Sap Flow) pôde ser calculado tomando como base os critérios propostos por Granier (1987) e apresentado a seguir.

Inicialmente, a partir dos dados dos sensores de temperatura instalado nas árvores, a taxa de transferência de calor (adimensional) foi calculada como:

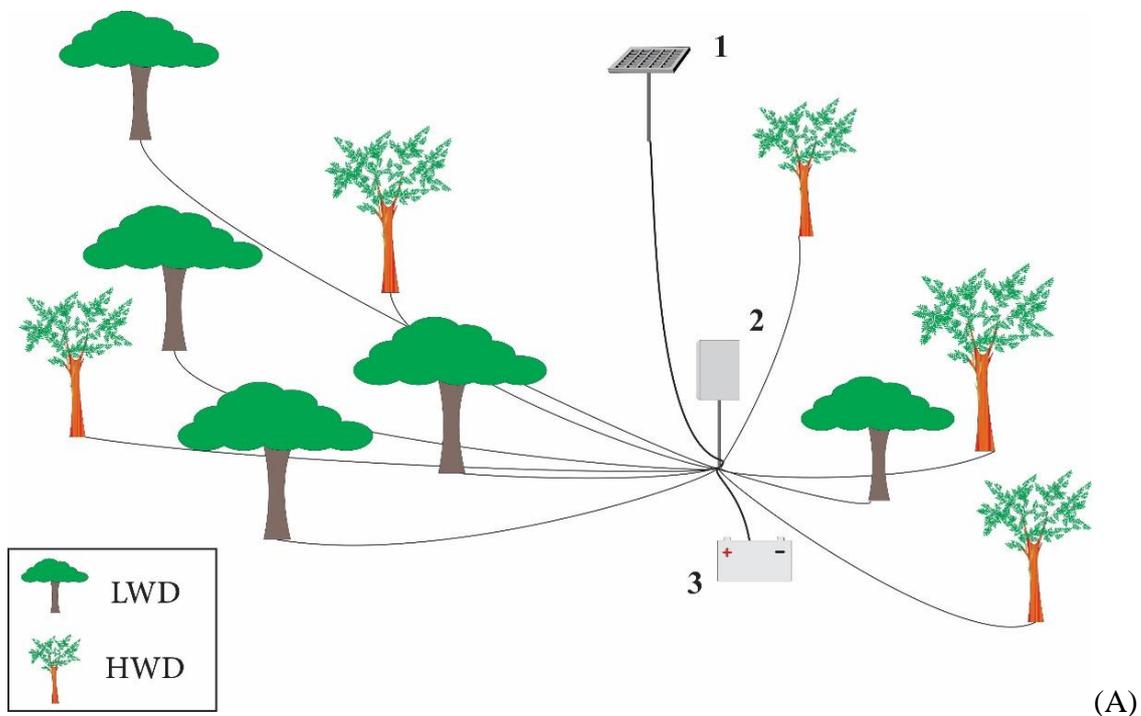
$$K = (\Delta T_M - \Delta T) / \Delta T \quad (2)$$

onde ΔT_M é a diferença de temperatura entre as duas sondas quando o fluxo de seiva é zero e ΔT é a diferença de temperatura entre as sondas quando a árvore está transpirando e a seiva está fluindo.

Em seguida, a densidade média do fluxo de seiva, J_s ($m\ s^{-1}$), ou simplesmente o fluxo de água, foi calculada como:

$$J_s = 119 * 10^{-6} * K^{1,23} \quad (3)$$

A transpiração foi escalonada para a árvore inteira, tendo-se os devidos cuidados quanto ao limitado tamanho amostral e a heterogeneidade. Devido existir algumas desvantagens no método de dissipação de calor, algumas medidas foram tomadas para minimizar o erro experimental: (1) Os sensores foram instalados nos troncos das árvores em duas direções (Norte-Sul e Leste-Oeste), pois o xilema ativo nem sempre tem a mesma largura em todo o diâmetro e pode levar a erros nos cálculos de transpiração; (2) ΔT_M foi obtido para cada espécie à noite ou com o calor removido, com o intuito de obter o ΔT máximo entre as sondas; (3) realizou-se isolamento térmico no caule para reduzir os efeitos da entrada de calor e a incidência da radiação solar no mesmo; (4) Instalou-se uma placa solar e uma bateria para alimentar o sistema, pois o mesmo requer bom fornecimento de energia para aplicação contínua de calor.



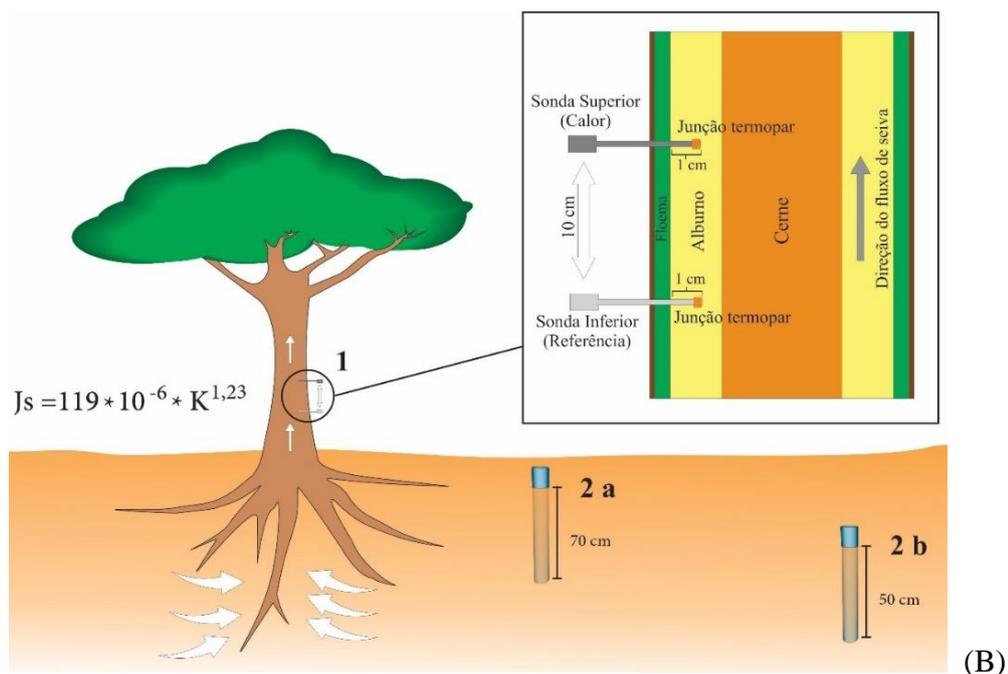


Figura 2. (A) Croqui experimental. LWD = Espécies de baixa densidade de madeira, HWD = Espécies de alta densidade de madeira. 1 = placa solar que alimenta o sistema, 2 = data logger, 3 = bateria que fornece energia para o sistema. (B) Esquema de fluxo de seiva. 1 = sondas de calor e referência inseridas no tronco da árvore, 2 a e 2 b = tubos de acesso para medidas discretas de umidade do solo. (Adaptado de Granier, 1987).

Variáveis meteorológicas

A área experimental possui uma torre de fluxo de 11 m de altura, sendo 3 m acima do dossel das árvores, dispondo de equipamentos que constituem o método da covariância dos vórtices turbulentos (Eddy covariance), sendo composto por um anemômetro sônico tridimensional (CSAT3, Campbell Scientific) e um analisador de gás por infravermelho IRGA modelo LI7500DS (LI-COR). A precipitação total foi medida com um pluviômetro (modelo TE 525 WS-L, Texas Electronics, Dallas, TX, EUA). Os dados de todos os sensores foram registrados por um data logger (modelo CR1000, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, EUA) a cada 60 s e os dados de média/soma foram registrados a cada 1800 s.

Fenologia

Mensalmente, foram realizadas observações de cinco fenofases das espécies, definidas como: 1) Copa - cobertura da copa, ou seja, total de folhas maduras; 2) Queda foliar – ausência de folhas na copa e/ou presença de folhas no chão; 3) Brotamento – brotos de folhas; 4) Floração –

surgimento de flores; 5) Frutificação – surgimento de frutos. A fenologia das espécies foi avaliada, pois o desencadeamento das fenofases podem indicar maior ou menor consumo de água das plantas.

Para as observações em campo, foi estabelecida uma escala de 0 a 100%, baseando-se na intensidade de cada fenofase. A partir dessas observações, aplicou-se o Percentual de Intensidade de Fournier (1974) para avaliação da fenologia, no qual estima a intensidade de cada fenofase através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0-4), com intervalos de 25% entre cada uma delas: zero – ausência de fenofase; 1 – presença da fenofase com magnitude atingida entre 1 a 25%; 2 – presença de fenofase com magnitude atingindo entre 26 a 50%; 3 - presença de fenofase com magnitude atingindo entre 51 a 75%; 4 - presença de fenofase com magnitude atingindo entre 76 a 100%.

Armazenamento de água no solo

Na área foram instalados dois sítios com tubos de acesso (PVC) de 50 cm de profundidade (camadas de 10 cm) para realização de medidas discretas mensais de umidade solo, através da reflectometria no domínio da frequência (FDR), utilizando uma sonda capacitiva (Diviner, 2000). Para obtenção do armazenamento de água no solo (Arm), realizou-se a soma dos valores de umidade das camadas e a média dos sítios.

Condutância estomática e Potencial hídrico da planta

As medidas de condutância estomática (g_s) e de potencial hídrico (Ψ_w) foram realizadas em três folhas de cada indivíduo, mensalmente. As medidas g_s foram realizadas em dois intervalos (9h00 às 10h00 e 14h00 às 15h00), utilizando um porômetro (Decagon Devices, Inc. 2365 NE Hopkins Court Pullman WA 99163) e as medidas de Ψ_w antes do amanhecer (*predawn*) e ao meio dia (*midday*), ao longo do período de avaliação, utilizando uma câmara de pressão do tipo Scholander (PMS Instrument Company, 1505D). Nos meses da estação seca foi considerado o Ψ_w de galhos da extremidade de ramos devido as árvores terem perdido completamente suas folhas. Nos meses mais secos (setembro e outubro), na espécie de alta densidade de madeira, só foi possível medir o Ψ_w antes do amanhecer, pois após meio dia os valores de Ψ_w foram < -60 bares, não sendo mensuráveis pela câmara de pressão, portanto nesses meses assumimos o mesmo valor *midday* ($\Psi_w -60$ bares) para todas as árvores da espécie.

Índice de Área Foliar e Radiação Fotossinteticamente Ativa

Foi determinado o Índice de área foliar (IAF) do dossel das árvores e a Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) mensalmente, utilizando um ceptômetro (Decagon Devices, Inc. AccuPAR LP-80). As leituras foram realizadas às 12h00, pois a radiação emitida pelo sol neste horário incide com menor obliquidade, diminuindo o erro experimental. Além disso, as medidas do IAF foram realizadas em quatro direções (norte, sul, leste e oeste) abaixo de cada árvore para obtenção de índices mais representativos dos indivíduos (Zhang et al., 2016).

Análise de dados

Foram realizadas correlações de Pearson entre variáveis fisiológicas das árvores: J_s (cm h^{-1}), Ψ_w (bar), g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), IAF ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) e variáveis ambientais: PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), DPV (KPa), chuva (mm), ET (mm), Arm (mm) coletadas durante todo período experimental.

O Ψ_w *predawn* foi comparado com Ψ_w *midday*, bem como, na análise entre as estações chuvosa e seca. A g_s também foi comparado da mesma forma nos respectivos intervalos de leituras e entre as estações chuvosa e seca. Os dados foram então submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-wilk e atendendo as premissas realizou-se a análise de variância (ANOVA), quando verificada diferenças, as médias foram comparadas através do teste de Tukey ($p < 0,05$). Para essa análise, adotou-se o delineamento inteiramente casualizado (DIC), visto que a área experimental apresenta condições homogêneas.

Além disso, realizou-se uma Análise de Componentes Principais (PCA) para agrupamento de variáveis que pudessem ajudar a explicar o fluxo de seiva de cada espécie.

Todos os dados foram analisados a partir da linguagem de programação R v.3.5.3 com base nos pacotes (R Core Team, 2019). Para correlação de Pearson foi utilizado o pacote *corrplot* (Wei & Simko, 2017), para o teste de Tukey o pacote *ExpDes.pt* (Ferreira et al., 2018) e para a PCA foram utilizados os pacotes *pca3d* (Weiner, 2019), *FactoMineR* (Le et al., 2008) e *factoextra* (Kassambara & Mundt, 2019).

3.4. RESULTADOS

Ao contrário do que esperávamos, a espécie de alta DM, *Cenostigma pyramidale*, apresentou o fluxo de seiva mais elevado (2 vezes maior) e mais duradouro ao longo das estações chuvosa e seca, quando comparado à espécie de baixa DM (*Commiphora leptophloeos*) (Figura

4). Ambas espécies apresentaram um aumento no fluxo de seiva nos meses correspondentes ao período chuvoso, com picos em maio (Figuras 3 e 6).

Os valores de Js responderam ao desencadeamento das fenofases (Figura 4), sendo maiores nos meses com maior cobertura da copa (dezembro a maio) e menores nos meses secos que corresponderam a maior queda foliar (julho a novembro) (Figura 4). O brotamento, floração e frutificação também influenciaram na Js, especialmente na espécie de baixa DM, na qual apresentou o início do brotamento em dezembro, antes da ocorrência de chuvas e se estendeu até julho (Figura 4A). A floração ocorreu entre os meses de dezembro e janeiro e a frutificação entre os meses de dezembro a maio (Figura 4A). Por outro lado, a espécie de alta DM apresentou o maior brotamento no início do período chuvoso, em dezembro de 2018, embora tenha brotado também em outros momentos do ano (janeiro, fevereiro, abril, junho e novembro de 2019) (Figura 4B), à medida que ocorria mudanças na umidade do solo (Figura 6). Esta espécie não apresentou fenofases de floração e frutificação em nenhum mês do período experimental (Figura 4B).

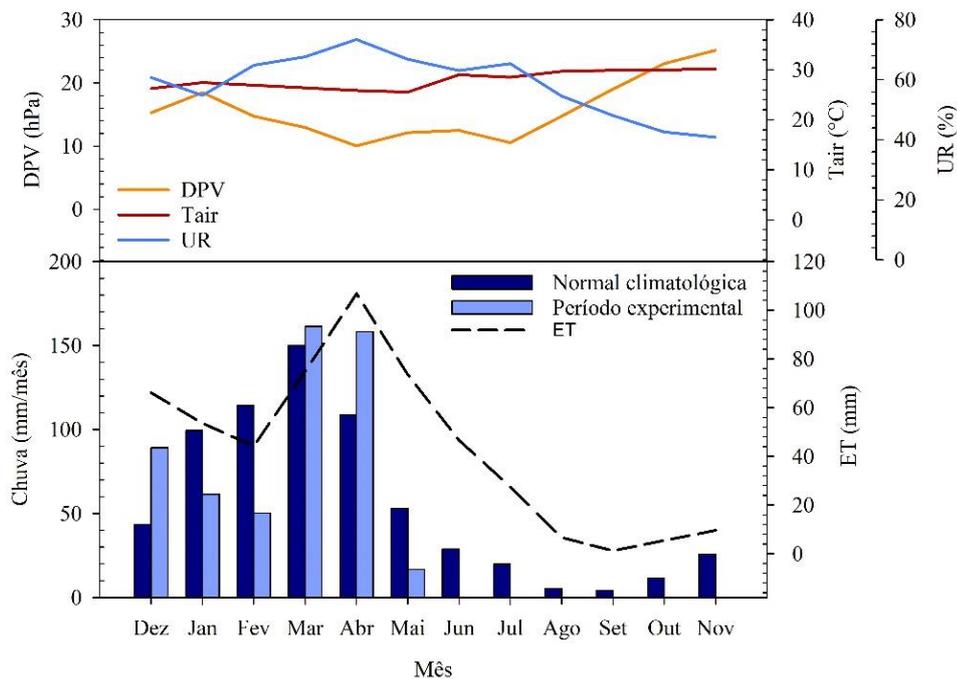


Figura 3. Variação sazonal da chuva, evapotranspiração (ET), déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura do ar (Tair) e umidade relativa do ar (UR) durante o período experimental (dez/2018 – nov/2019) e Normal Climatológica (1974-2019) para Serra Talhada – PE, Agência Nacional de Águas – ANA.

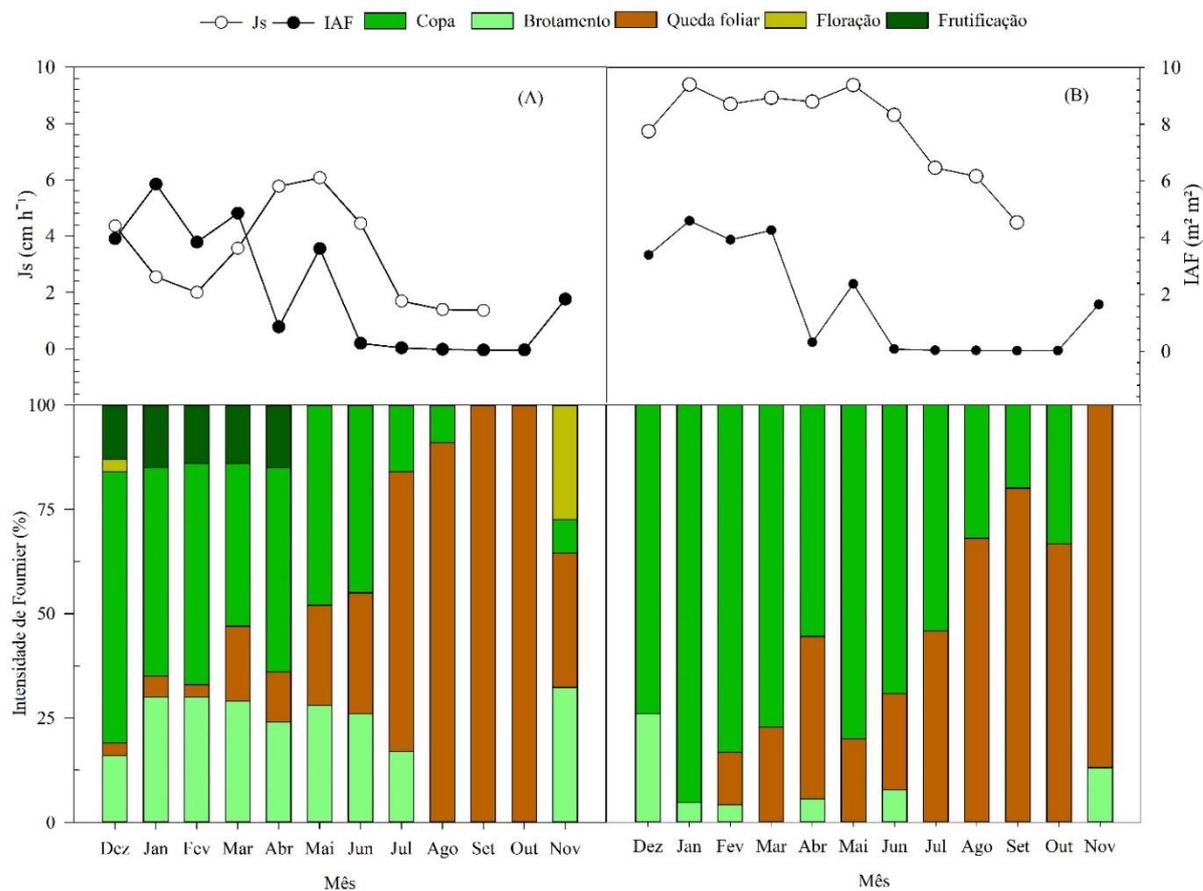


Figura 4. Intensidade de Fournier, densidade média de fluxo de seiva mensal (J_s) e Índice de Área Foliar (IAF) para árvores de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) (A) e alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) (B) durante o período de dez/2018 a nov/2019.

O potencial hídrico (Ψ_w) e a condutância estomática (g_s), seguiram um comportamento similar: as médias mais altas no *predawn* e AM e mais baixas no *midday* e PM, respectivamente, em ambas espécies (Figura 5). No entanto, os valores foram sempre superiores na espécie de baixa DM, tanto na estação chuvosa quanto na seca (Figura 5A).

O índice de área foliar (IAF), também foi maior na espécie de baixa DM (Figura 4). Quando as árvores começaram a perder mais folhas com o início da estação seca, ocorreu redução de 92% do IAF em *C. leptophloeos* e 96% em *C. pyramidale* (Figura 4).

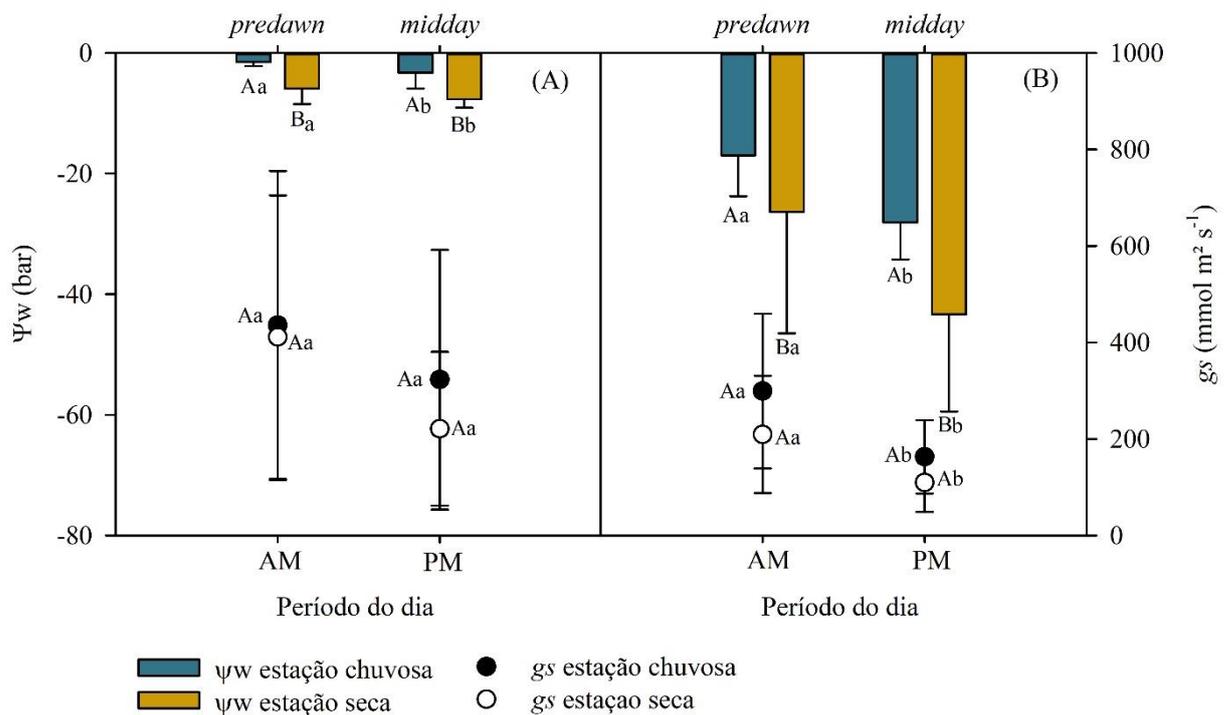


Figura 5. Potencial hídrico (Ψ_w) e condutância estomática (g_s) para árvores de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) (A) e alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) (B) nos intervalos AM (*Ante Meridiem*) e PM (*Post Meridiem*) na estação chuvosa e seca, durante o período de dez/2018 a nov/2019. Letras maiúsculas comparam as estações dentro de cada período do dia e letras minúsculas comparam entre os períodos do dia, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

O armazenamento de água no solo foi maior em abril (Figura 6) devido ao volume de chuva registrado nesse mês (Figura 3), no entanto, os fluxos de seiva alcançaram os maiores valores, com médias iguais a 6,07 e 9,39 cm h⁻¹, para as espécies de baixa e de alta DM, respectivamente.

Em ambas as estações, seca e chuvosa, a espécie de alta DM (*C. pyramidale*) retratou maior densidade de fluxo de seiva diária, sendo mais alta na estação chuvosa, nas primeiras horas do dia, com o fluxo iniciado por volta das 6h00 em ambas espécies (Figura 7). Em *C. pyramidale* o pico de J_s foi verificado às 10h00 na estação chuvosa (Figura 7A) e às 11:00 h na estação seca (Figura 8B), com decaimento a partir das 14h00, resultando em valores de J_s muito baixos ao final do dia (Figura 7). Já em *C. leptophloeos* o pico de J_s foi verificado duas horas mais tarde, às 13h00 na estação chuvosa (Figura 7A) e às 14h00 na estação seca (Figura 7B). Ocorreu redução do fluxo de seiva em ambas espécies a partir das 14h00 quando foi registrado maior DPV (Figura 7).

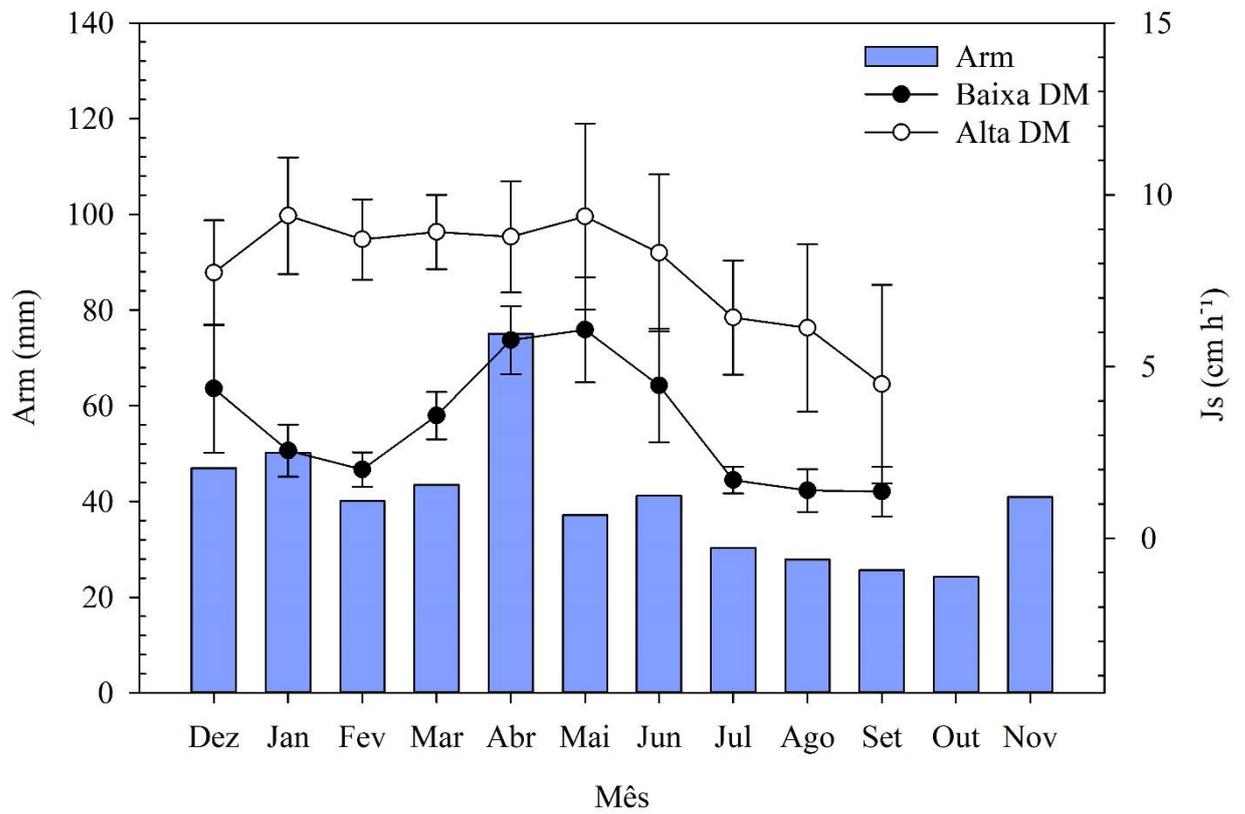


Figura 6. Armazenamento de água no solo (Arm) e densidade média de fluxo de seiva (Js) de espécie de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) e de alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) no período de dez/2018 a nov/2019.

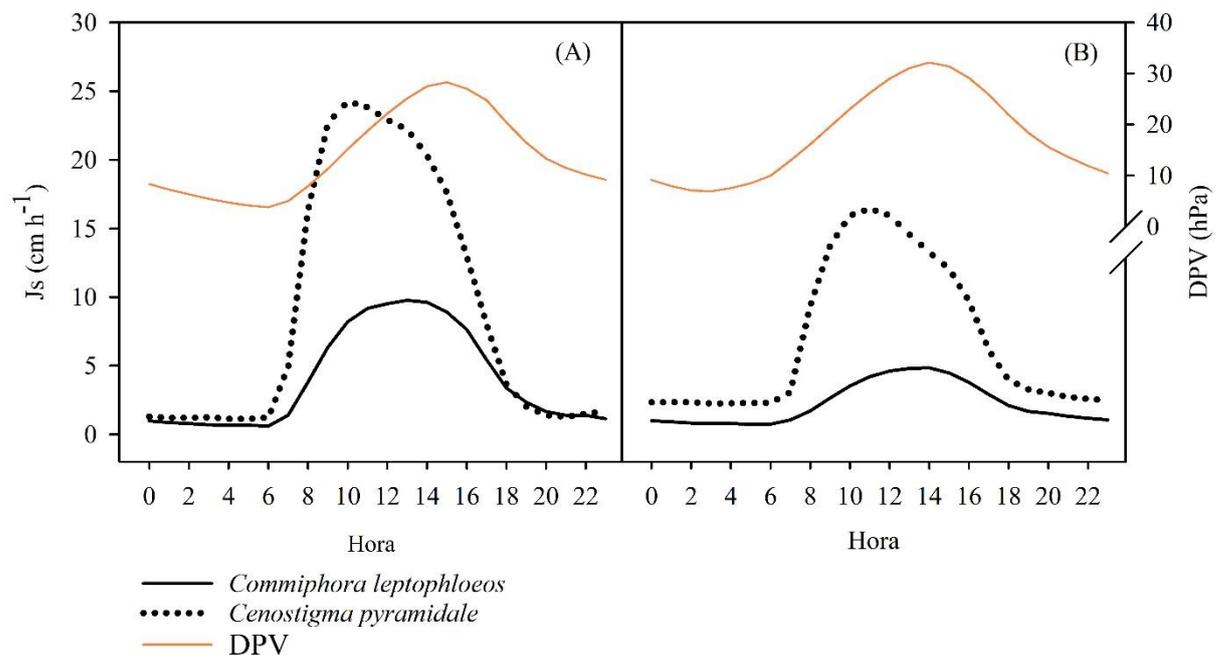


Figura 7. Densidade de fluxo de seiva horário (J_s) e déficit de pressão de vapor (DPV) para a espécie de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) e alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) durante a estação chuvosa (A) e estação seca (B) no período de dez/2018 a nov/2019.

A correlação de Pearson revelou fortes influências das variáveis meteorológicas sobre J_s em ambas espécies. À medida que a demanda atmosférica aumentava com o DPV, o fluxo de seiva reduzia (Tabela 1). A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) não apresentou correlação significativa em nenhuma das espécies (Tabela 1).

Em *C. leptophloeos*, espécie de baixa DM, os traços morfofisiológicos, tal como potencial hídrico foliar, condutância estomática, densidade de fluxo de seiva e IAF foram correlacionados positivamente entre si e com o armazenamento de água no solo, umidade relativa do ar e evapotranspiração. Porém foram correlacionados negativamente com o DPV e temperatura do ar, ou seja, essas variáveis meteorológicas são inversamente proporcionais aos traços morfofisiológicos da espécie (Tabela 1). Em *C. pyramidale*, espécie de alta DM, nem todas os traços morfofisiológicos apresentaram correlação significativa entre si, como por exemplo o Ψ_w não foi significativo para a J_s e IAF e nem para as variáveis meteorológicas: DPV, umidade relativa e temperatura do ar, evapotranspiração e chuva (Tabela 1). A condutância estomática foi correlacionada positivamente com o fluxo de seiva, armazenamento de água no solo, umidade

relativa do ar e evapotranspiração (Tabela 1), enquanto que o fluxo de seiva apresentou correlação positiva com a umidade do ar e evapotranspiração (Tabela 1). Portanto, as variáveis ambientais resultam em respostas diferentes quando comparadas entre tipos funcionais, indicando um gradiente de estratégias exploradoras ou conservadoras entre as espécies.

Tabela 1. Matriz de Correlação de Pearson para *Commiphora leptophloeos* e *Cenostigma pyramidale* comparando entre as variáveis fisiológicas: Ψ_w predawn = potencial hídrico antes do amanhecer, g_s = condutância estomática, J_s = densidade de fluxo de seiva e IAF = Índice de Área Foliar; e as variáveis ambientais: PAR = Radiação Fotossinteticamente Ativa, Arm = Armazenamento de água no solo, DPV = Déficit de pressão de vapor, UR = Umidade relativa do ar, T_{air} = Temperatura do ar, ET = Evapotranspiração e P = Chuva. * ($P < 0,05$), ** ($P < 0,01$).

	Espécies									
	<i>Commiphora leptophloeos</i>					<i>Cenostigma pyramidale</i>				
	Ψ_w predawn	g_s	J_s	IAF	PAR	Ψ_w predawn	g_s	J_s	IAF	PAR
Ψ_w predawn	1					1				
g_s	0,64 *	1				0,58 *	1			
J_s	0,74 **	0,79 **	1			0,42	0,72 **	1		
IAF	0,66 *	0,22	0,31	1		0,28	0,07	0,47	1	
PAR	0,10	-0,16	-0,28	0,18	1	-0,22	-0,39	0,08	0,43	1
Arm	0,58 *	0,83 **	0,70 *	0,32	-0,46	0,58 *	0,75 **	0,53	0,25	-0,54
DPV	-0,62 *	-0,59 *	-0,74 **	-0,04	0,03	-0,39	-0,75 **	-0,81 **	0,01	0,25
UR	0,77 **	0,68 *	0,81 **	0,26	-0,09	0,46	0,78 **	0,86 **	0,22	-0,24
T_{air}	-0,81 **	-0,61 *	-0,83 **	-0,65 *	0,25	-0,38	-0,67 *	-0,79 **	-0,59 *	0,23
ET	0,79 **	0,83 **	0,89 **	0,51	-0,34	0,53	0,82 **	0,75 **	0,43	-0,38
P	0,58 *	0,57	0,54	0,51	-0,25	0,41	0,51	0,52	0,50	-0,26

A análise de componentes principais (PCA) foi realizada para verificar e resumir através do agrupamento, quais variáveis influenciavam mais na J_s . A PCA nas espécies de baixa e alta DM, demonstraram maior relação positiva entre as variáveis J_s , g_s , P_w , ET, Arm, P e UR e relação negativa com DPV e T_{air} , enquanto que a PAR não apresentou nenhuma influência nas demais variáveis (Figura 8). Desta forma, constata-se que as variáveis foram igualmente agrupadas entre as espécies, no entanto, houve oscilação na contribuição dessas variáveis para cada espécie, como pode-se observar nas escalas (Figura 8).

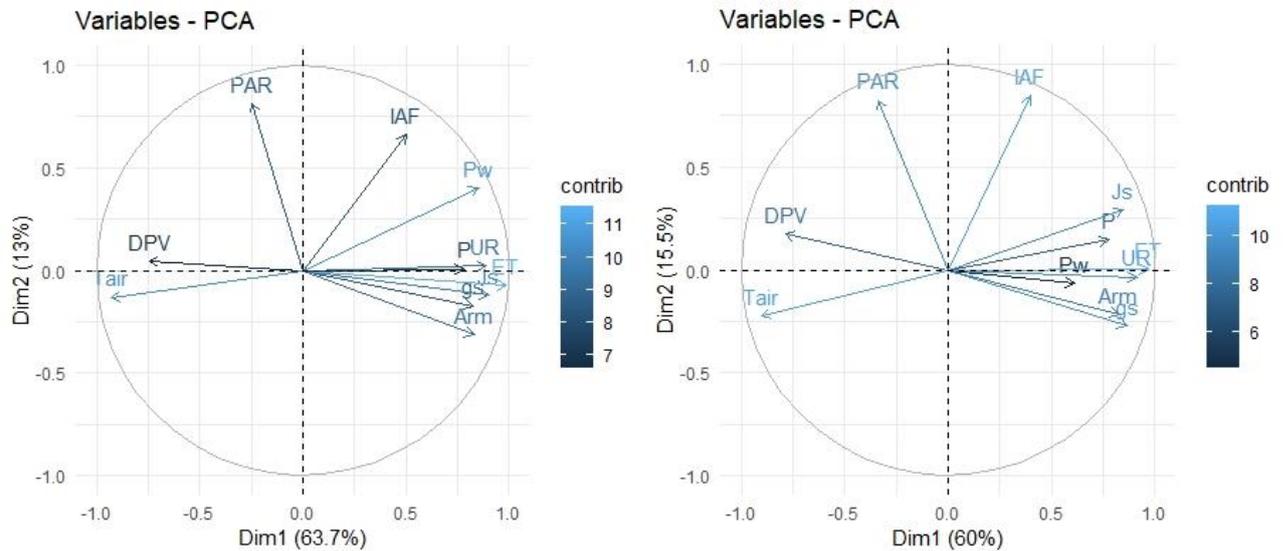


Figura 8. Análise de Componentes Principais (PCA) de *Commiphora leptophloeos* (PCA 1) e de *Cenostigma pyramidale* (PCA 2). PAR = Radiação Fotossinteticamente Ativa, Arm = Armazenamento de água no solo, DPV = Déficit de pressão de vapor, UR = Umidade relativa do ar, Tair = Temperatura do ar, ET = Evapotranspiração, P = Chuva, Pw = potencial hídrico, gs = condutância estomática, Js = densidade de fluxo de seiva e IAF = Índice de Área Foliar.

3.4.DISCUSSÃO

Os resultados revelaram que a espécie de alta densidade de madeira apresenta maior fluxo de seiva do que a de baixa densidade, demonstrando que a espécie *C. leptophloeos* não segue o mesmo padrão das espécies de florestas úmidas, nas quais as árvores de baixa DM possuem características aquisitivas que lhes favorecem altas taxas de fluxo de seiva para crescimento rápido, característica de espécies pioneiras desses ambientes (Poorter et al., 2010). De acordo com os resultados para a Caatinga, as árvores de baixa DM podem possuir estratégia conservadora, no qual a madeira de baixa densidade torna-se um traço funcional que proporciona armazenamento de água em seus tecidos para evitar a seca e colapso do sistema hidráulico. Poorter et al. (2019) constataram que as florestas tropicais úmidas e secas mostram caminhos sucessionais opostos na densidade da madeira. Nestas florestas, a sucessão em uma comunidade ocorre no sentido de baixa densidade de madeira (característica aquisitiva) para alta densidade de madeira (característica conservadora), ou seja, exploram recursos para adquirir maior biomassa e conservá-la, de acordo com a teoria de

sucessão padrão (Poorter et al., 2019). Ao contrário, no semiárido, as espécies apresentam estratégias diferentes, as espécies de alta densidade exploram exaustivamente os recursos, enquanto que as de baixa densidade se limitam a ser conservadoras, mais restritas ao período chuvoso, quando o recurso água é mais abundante.

Embora não tenhamos avaliado a sucessão de espécies, nosso resultado corrobora com Poorter et al. (2019) no sentido de que a espécie de baixa DM aqui estudada, apresentou-se como conservadora. Mesmo apresentando altos valores de potencial hídrico e tendo muita água armazenado nos seus tecidos, a espécie decídua de baixa DM não teve alto Js. Seus vasos xilemáticos, frequentemente preenchidos por seiva, promovem o aumento do potencial hídrico ($-10 \text{ bar} < \Psi_w < 0$), mas reduzem sua magnitude ($-3,27 \text{ bar} < \Delta\Psi_w < -1,50$) entre *predawn* e *midday* e por esta razão a densidade de fluxo tende a ser mais baixa. Segundo Carrasco et al. (2015), o armazenamento de água no caule é muito importante para economia de água de árvores, pois age como uma fonte intermediária para transpiração. Nesse caso, em ambientes semiáridos sujeitos a longos períodos de seca podemos afirmar que a segurança hidráulica prevalece para evitar danos ao sistema condutor, evitando embolia e cavitação nos vasos xilemáticos (Markesteyn et al., 2011; Poorter et al., 2019). Além disso, a perda de folhas no fim da estação chuvosa sugere que as árvores de baixa densidade possuem esse comportamento para evitar a perda de água e manter altos valores do *status* hídrico durante a estação seca subsequente e assim evitar danos ao sistema hidráulico.

Espécies de alta densidade de madeira estão associadas a maior resistência a cavitação (Pineda-García, Paz, & Meinzer, 2013), possuem folhas mais longevas e respondem rapidamente ao conteúdo de água no solo (Lima & Rodal, 2010; Poorter et al., 2010). Possivelmente, devido a essas características as plantas de alta DM apresentaram maiores densidades de fluxo de seiva ao longo do ano. A exposição das folhas ao longo do período seco, bem como altos valores de Js indica que as plantas de alta DM conseguem reduzir o potencial hídrico para explorar ao máximo as escassas reservas de água do solo, sem danificar o sistema hidráulico tendo em vista a sua maior resistência, conferida pela alta densidade de madeira, certamente, em função de paredes celulares mais resistentes (Venturas et al., 2017).

Quanto a fenologia, as árvores de baixa DM perderam suas folhas no início da estação seca para evitar a perda de água e começaram a brotar e florescer antes do período chuvoso, pois provavelmente utilizam a água armazenada no caule (Lima et al., 2012). Estrategicamente, essa espécie atinge o pico de floração e frutificação na época chuvosa, quando é possível repor a água

dos seus tecidos, fato esse verificado a partir dos altos valores de Js. Por outro lado, as espécies de alta DM da Caatinga respondem rapidamente a água no solo, começando a brotar com as primeiras chuvas e com o início da brotação houve aumento do fluxo de seiva (Lima & Rodal, 2010).

O pico de fluxo no mês de maio se deve a maior disponibilidade de água no solo e ao baixo déficit de pressão de vapor. Durante o período seco (junho a novembro) ambas espécies apresentaram redução no fluxo de seiva (28% em *C. leptophloeos* e 21% em *C. pyramidale*) em resposta a redução de água no solo e perda de folhas, realçada com a diminuição do IAF. A perda de folhas na Caatinga é uma estratégia de espécies caducifólias, as quais evitam o período de estresse reduzindo a área de transpiração por meio da abscisão foliar durante a estação seca (Barros & Soares, 2013). Possivelmente, em decorrência do estresse hídrico de anos anteriores, não foi observado floração e frutificação na espécie de alta DM no período experimental. Devido ao déficit hídrico, algumas plantas podem não apresentar essas fenofases por algum período após eventos de seca prolongada, sendo capazes de alterar os padrões de floração em resposta aos efeitos das mudanças climáticas (Pinto, Morellato, & Barbosa, 2008). Possivelmente essa resposta pode ser considerada uma estratégia de segurança hidráulica, existindo um *trade-off* entre segurança e eficiência na condução de água (Hacke, 2015; R. S. Oliveira et al., 2019; Sperry, Stiller, & Hacke, 2003), no qual a planta deixa de se reproduzir em detrimento de maior investimento em segurança para evitar cavitação dos vasos xilemáticos. Desta forma, a planta pode ter fluxo ativo mesmo sob condições de baixa disponibilidade hídrica, como foi possível observar na espécie de alta DM aqui estudada.

O fluxo de seiva diário foi alto pela manhã com decaimento após às 14:00 horas, resultando em Js muito baixo ao final do dia. Além disso, o maior Js foi observado na espécie de alta DM, sendo maior ainda no período chuvoso (32,2%), considerando o maior pico na estação chuvosa para a estação seca. Provavelmente, em ambientes sazonalmente secos, as espécies decíduas tendem a maximizar a eficiência de transporte de água captando muito CO₂ na estação chuvosa e evitando a cavitação através da queda foliar na estação seca (Vico et al., 2014). No entanto, a variação de fluxo de seiva diário da espécie de baixa DM não foi alta, possivelmente porque a espécie conserva a água armazenada para evitar danos ao sistema hidráulico, visto que espécies desse grupo funcional não investem muito em estrutura hidráulica reforçada (Poorter et al., 2008; Poorter et al., 2010; Sperry et al., 2003) e correria risco de colapso no sistema de condução, caso não possuísse água em seus tecidos durante a estação seca. Segundo Carrasco et al. (2014), plantas

com maior quantidade de água armazenada no caule têm maior eficiência no uso diário de água para o dossel durante os períodos de baixa disponibilidade hídrica.

Verificou-se que o DPV foi um fator que influenciou fortemente no fluxo de seiva, tanto diário, provocando reduções na J_s no período mais quente do dia, quanto na estação seca resultando em menores taxas de J_s . O DPV mais elevado indica baixa umidade do ar e estímulo a transpiração das árvores quando há água disponível, seja no solo ou nos tecidos da planta. Se há pouca água disponível, a planta tende a fechar os estômatos para evitar a perda de água, resultando em murcha da planta, como consequência do fechamento estomático, ocorre limitação na captura de CO_2 e redução da taxa fotossintética (Vico et al., 2014; Yu et al., 2019). Chen et al. (2014) também observaram que o fluxo de seiva foi influenciado pelas mudanças no DPV e o aumento do fluxo se deu após o nascer do sol em função do aumento de radiação solar e DPV. Ainda de acordo com estes autores, o DPV limite varia de espécies para espécies de árvores, de regiões geográficas e condições ambientais.

O estudo realizado por Chen et al. (2011) avaliando o controle biofísico da transpiração de árvores em um ambiente urbano no norte da China, evidenciou que as árvores avaliadas possuem a capacidade de buscar água nas camadas mais profundas do solo e controlar a transpiração sob altas condições evaporativas, evitando desidratação e tendo maior eficiência no uso da água. Os autores também notaram que o DPV foi o fator dominante na transpiração das árvores, as quais são capazes de controlar a condutância do dossel para limitar a transpiração quando estavam sob estresse hídrico.

Com relação ao potencial hídrico foliar, esse foi maior na espécie de baixa DM justamente devido ao armazenamento de água e isso provavelmente foi o fator que reduziu os efeitos no fechamento estomático, ou seja, manteve maiores valores de condutância estomática durante os dias na estação chuvosa, resultando também em baixos gradientes de Ψ_w e g_s . Os estômatos respondem ao abastecimento de água para as folhas através do sistema solo-planta-atmosfera e quando o suprimento de água no solo diminui, a condutância estomática também precisa diminuir para evitar potenciais hídricos excessivamente negativos (Vico et al., 2014). Isso contribui também para evitar o processo de cavitação por embolia, que pode causar danos ao sistema hidráulico da planta (Zhang et al., 2017).

Com os resultados desse estudo, percebe-se que as duas espécies avaliadas respondem aos fatores ambientais de diferentes formas, isso por que espécie de baixa DM (*C. leptophloeos*)

apresenta estratégia armazenadora de água para evitar danos no sistema hidráulico, mantendo alto potencial hídrico e alta condutância estomática para obtenção de taxas satisfatórias de CO₂, especialmente na estação chuvosa, já que é uma espécie que perde completamente suas folhas na estação seca. Por outro lado, a espécie de alta DM (*C. pyramidale*), mantém altas taxas de fluxo de seiva ao longo do ano, é uma espécie decídua tardia e isso prolonga obtenção de CO₂ durante o ano, porém foi possível verificar que possuem um maior controle estomático, pois dependem da umidade do solo para transpiração e qualquer variação no conteúdo de água no solo, reflete rapidamente no fechamento estomático. Além disso, *C. pyramidale* apresentou potencial hídrico muito negativo, provavelmente para manter a captação de água de camadas mais profundas do solo e garantir a transpiração (Chen et al., 2011; Song et al., 2018).

Observou-se também que a fenologia é um reflexo da fisiologia das espécies e pode sofrer alterações em resposta a disponibilidade hídrica no solo. Portanto, as medidas realizadas nesse trabalho foram de grande importância para compreensão do funcionamento das árvores representantes dos grupos de alta e baixa densidade de madeira na Caatinga.

3.5. CONCLUSÕES

Nesse estudo, foi verificado que mesmo as espécies sendo decíduas, elas apresentam diferentes estratégias e respostas morfofisiológicas à sazonalidade climática, que por sua vez demandaram maior fluxo de seiva das árvores, quando houve aumento cobertura de copa, brotamento, floração e frutificação ou diminuição do fluxo, no caso de perda foliar e isso se torna uma estratégia de suma importância de espécies decíduas para evitar transpiração na estação seca.

A disponibilidade hídrica do solo foi o fator mais importante para espécie de alta densidade de madeira decídua, visto que dependem da umidade do solo para seu funcionamento. O armazenamento de água no caule da espécie de baixa densidade foi essencial para manter alto potencial hídrico e condutância estomática, evitando colapso em seu sistema hidráulico.

Podemos concluir que as árvores da espécie decídua representante do grupo de alta densidade de madeira apresentam maior fluxo de seiva comparado as da espécie de baixa densidade de madeira, seguindo padrão contrário de árvores de florestas úmidas, ambiente de baixa sazonalidade climática. Por outro lado, plantas de espécies decíduas de baixa densidade de madeira podem estar mais susceptíveis aos efeitos estressantes consequentes de mudanças climáticas.

3.6.AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Fundação do Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco – FACEPE pelo apoio financeiro (APQ-1196-5.03/15) e pela concessão da bolsa da primeira autora (Bolsista FACEPE - IBPG-1009-5.01/18). Aos projetos que apoiaram os trabalhos e manutenções das áreas experimentais: Observatório Nacional da Dinâmica da Água e de Carbono no Bioma Caatinga – ONDACBC: FACEPE (APQ-0532-5.01/14); Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (465764/2014-2); Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES (88887.136369/2017-00); AIC-GRHASSA: FACEPE (APQ-0296-5.01/17) e PEGASUS: CNPq (441305/2017-2). À CAPES/TAMU (006/2014); NSF GRFP (DGE-1252521), 2017; à David L. Boren Fellowship to Brazil e a Oak Ridge National Laboratory pelo apoio.

3.7.REFERÊNCIAS

- Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L., Barbosa, A., Prata, E., Costa, F., & Poorter, L. (2019). Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change*, 9(5), 384–388. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>
- Allen, K., Dupuy, J. M., Gei, M. G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., ... Powers, J. S. (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*, 12(2). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Anderegg, W. R. L., Klein, T., Bartlett, M., Sack, L., Pellegrini, A. F. A., Choat, B., & Jansen, S. (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(18), 5024–5029. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525678113>
- Barros, I. O., & Soares, A. A. (2013). Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. *Revista Ciencia Agronomica*, 44(1), 192–198. <https://doi.org/10.1590/s1806-66902013000100024>
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Bosch, D. D., Marshall, L. K., & Teskey, R. (2014). Forest transpiration from sap flux density measurements in a Southeastern Coastal Plain riparian buffer system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 187, 72–82. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.12.002>
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625–644.
- Brito, P., Lorenzo, J. R., González-Rodríguez, Á. M., Morales, D., Wieser, G., & Jimenez, M. S. (2014). Canopy transpiration of a *Pinus canariensis* forest at the tree line: Implications for its

- distribution under predicted climate warming. *European Journal of Forest Research*, 133(3), 491–500. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0779-5>
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., & Gutiérrez, M. V. (2002). Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 25(11), 1435–1444. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00919.x>
- Carrasco, O. L., Bucci, S. J., Di Francescantonio, D., Lezcano, O. A., Campanello, P. I., Scholz, F. G., ... Goldstein, G. (2014). Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. *Tree Physiology*, 35(4), 354–365. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu087>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chen, D., Wang, Y., Liu, S., Wei, X., & Wang, X. (2014). Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in semiarid Northwest China. *Agricultural Water Management*, 136, 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2014.01.001>
- Chen, L., Zhang, Z., Li, Z., Tang, J., Caldwell, P., & Zhang, W. (2011). Biophysical control of whole tree transpiration under an urban environment in Northern China. *Journal of Hydrology*, 402(3–4), 388–400. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.03.034>
- Fournier, L. A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24(4), 422–423.
- Granier, A. (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales Des Sciences Forestières*, 42(2), 193–200. <https://doi.org/10.1051/forest:19850204>
- Granier, A. (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3(4), 309–320. <https://doi.org/10.1093/treephys/3.4.309>
- Grossiord, C., Sevanto, S., Borrego, I., Chan, A. M., Collins, A. D., Dickman, L. T., ... McDowell, N. G. (2017). *Tree water dynamics in a drying and warming world*. <https://doi.org/10.1111/pce.12991>
- Hacke, U. (2015). Functional and ecological Xylem anatomy. In *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hernandez-Santana, V., Fernández, J. E., Rodríguez-Domínguez, C. M., Romero, R., & Díaz-Espejo, A. (2016). The dynamics of radial sap flux density reflects changes in stomatal conductance in response to soil and air water deficit. *Agricultural and Forest Meteorology*, 218–219, 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.11.013>
- Huxman, T. E., Snyder, K. A., Tissue, D., Leffler, A. J., Ogle, K., Pockman, W. T., ... Schwinning, S. (2004). Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 254–268. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1682-4>
- IPCC — Intergovernmental Panel on Climate Change. (n.d.). Retrieved July 22, 2020, from <https://www.ipcc.ch/>
- Jiao, L., Lu, N., Fu, B., Wang, J., Li, Z., Fang, W., ... Zhang, L. (2018). Evapotranspiration

- partitioning and its implications for plant water use strategy: Evidence from a black locust plantation in the semi-arid Loess Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 424, 428–438. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.011>
- Lima, A. L.A., & Rodal, M. J. N. (2010). Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 74(11), 1363–1373. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.009>
- Lima, André Luiz Alves de, Sá Barretto Sampaio, E. V. de, Castro, C. C. de, Rodal, M. J. N., Antonino, A. C. D., & Melo, A. L. de. (2012). Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees - Structure and Function*, 26(5), 1605–1616. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0735-2>
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., & Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Oliveira, C. C., Zandavalli, R. B., de Lima, A. L. A., & Rodal, M. J. N. (2015). Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. *Austral Ecology*, 40(1), 40–49. <https://doi.org/10.1111/aec.12165>
- Oliveira, R. S., Costa, F. R. C., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P. R., Almanza, Y., ... Poorter, L. (2019). Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*, 221(3), 1457–1465. <https://doi.org/10.1111/nph.15463>
- Pereira, P. D. C., Da Silva, T. G. F., Zolnier, S., De Moraes, J. E. F., & Dos Santos, D. C. (2015). Morfogênese da palma forrageira irrigada por gotejamento. *Revista Caatinga*, 28(3), 184–195.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pineda-García, F., Paz, H., & Meinzer, F. C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: The interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment*, 36(2), 405–418. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x>
- Pinto, A. M., Morellato, L. P. C., & Barbosa, A. P. (2008). Fenologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 38(4), 643–649. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000400006>
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... Wright, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908–1920. <https://doi.org/10.1890/07-0207.1>
- Poorter, Lourens, McDonald, I., Alarcon, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Carlos, M., ... Sassa-klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species - Poorter - 2009 - New Phytologist - Wiley Online Library. *New Phytologist*, (185), 481–492. Retrieved from

papers2://publication/uuid/DE9ED012-4BFC-4D42-B1A9-BBDEA79D90A1

- Poorter, Lourens, Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J. S., Almeyda Zambrano, A. M., Álvarez, F. S., ... Westoby, M. (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology and Evolution*, 3(6), 928–934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Rodriguez-Dominguez, C. M., Carins Murphy, M. R., Lucani, C., & Brodrribb, T. J. (2018). Mapping xylem failure in disparate organs of whole plants reveals extreme resistance in olive roots. *New Phytologist*, 218(3), 1025–1035. <https://doi.org/10.1111/nph.15079>
- Song, L., Zhu, J., Li, M., Zhang, J., Zheng, X., & Wang, K. (2018). Canopy transpiration of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in a sparse wood grassland in the semiarid sandy region of Northeast China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 250–251(January), 192–201. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.260>
- Souza, B. C. de, Oliveira, R. S., De Araújo, F. S., De Lima, A. L. A., & Rodal, M. J. N. (2015). Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. *Rodriguesia*, 66(1), 21–32. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566102>
- Sperry, J. S., Stiller, V., & Hacke, U. G. (2003). Xylem Hydraulics and the Soil–Plant–Atmosphere Continuum. *Agronomy Journal*, 95(6), 1362. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.1362>
- Steppe, K., Vandegehuchte, M. W., Tognetti, R., & Mencuccini, M. (2015). Sap flow as a key trait in the understanding of plant hydraulic functioning. *Tree Physiology*, 35(4), 341–345. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv033>
- Tie, Q., Hu, H., Tian, F., Guan, H., & Lin, H. (2017). Environmental and physiological controls on sap flow in a subhumid mountainous catchment in North China. *Agricultural and Forest Meteorology*. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.03.018>
- Tognetti, R., Giovannelli, A., Lavini, A., Morelli, G., Fragnito, F., & d’Andria, R. (2009). Assessing environmental controls over conductances through the soil-plant-atmosphere continuum in an experimental olive tree plantation of southern Italy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(8), 1229–1243. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.02.008>
- Venturas, M. D., Sperry, J. S., & Hacke, U. G. (2017). Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59(6), 356–389. <https://doi.org/10.1111/jipb.12534>
- Vico, G., Thompson, S. E., Manzoni, S., Molini, A., Albertson, J. D., Almeida-Cortez, J. S., ... Porporato, A. (2014). Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrology*, 8(4), 660–681. <https://doi.org/10.1002/eco.1533>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Gulias, J. (2004). *Wright et.al.; 2004 The worldwide leaf economics spectrum.pdf*. 12, 821–827.
- Xu, X., Medvigy, D., Powers, J. S., Becknell, J. M., & Guan, K. (2016). Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *The New Phytologist*, 212(1), 80–95. <https://doi.org/10.1111/nph.14009>
- Yu, T., Feng, Q., Si, J., & Pinkard, E. A. (2019). Coordination of stomatal control and stem water

storage on plant water use in desert riparian trees. *Trees - Structure and Function*, 33(3), 787–801. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01816-7>

Zeppel, M. J. B., Macinnis-Ng, C. M. O., Yunusa, I. A. M., Whitley, R. J., & Eamus, D. (2008). Long term trends of stand transpiration in a remnant forest during wet and dry years. *Journal of Hydrology*, 349(1–2), 200–213. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2007.11.001>

Zhang, B., Xu, D., Liu, Y., Li, F., Cai, J., & Du, L. (2016). Multi-scale evapotranspiration of summer maize and the controlling meteorological factors in north China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 216, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.09.015>

Zhang, H., Wei, W., Chen, L., & Wang, L. (2017). Effects of terracing on soil water and canopy transpiration of *Pinus tabulaeformis* in the Loess Plateau of China. *Ecological Engineering*, 102, 557–564. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.02.044>

3.8.INFORMAÇÕES DE SUPORTE

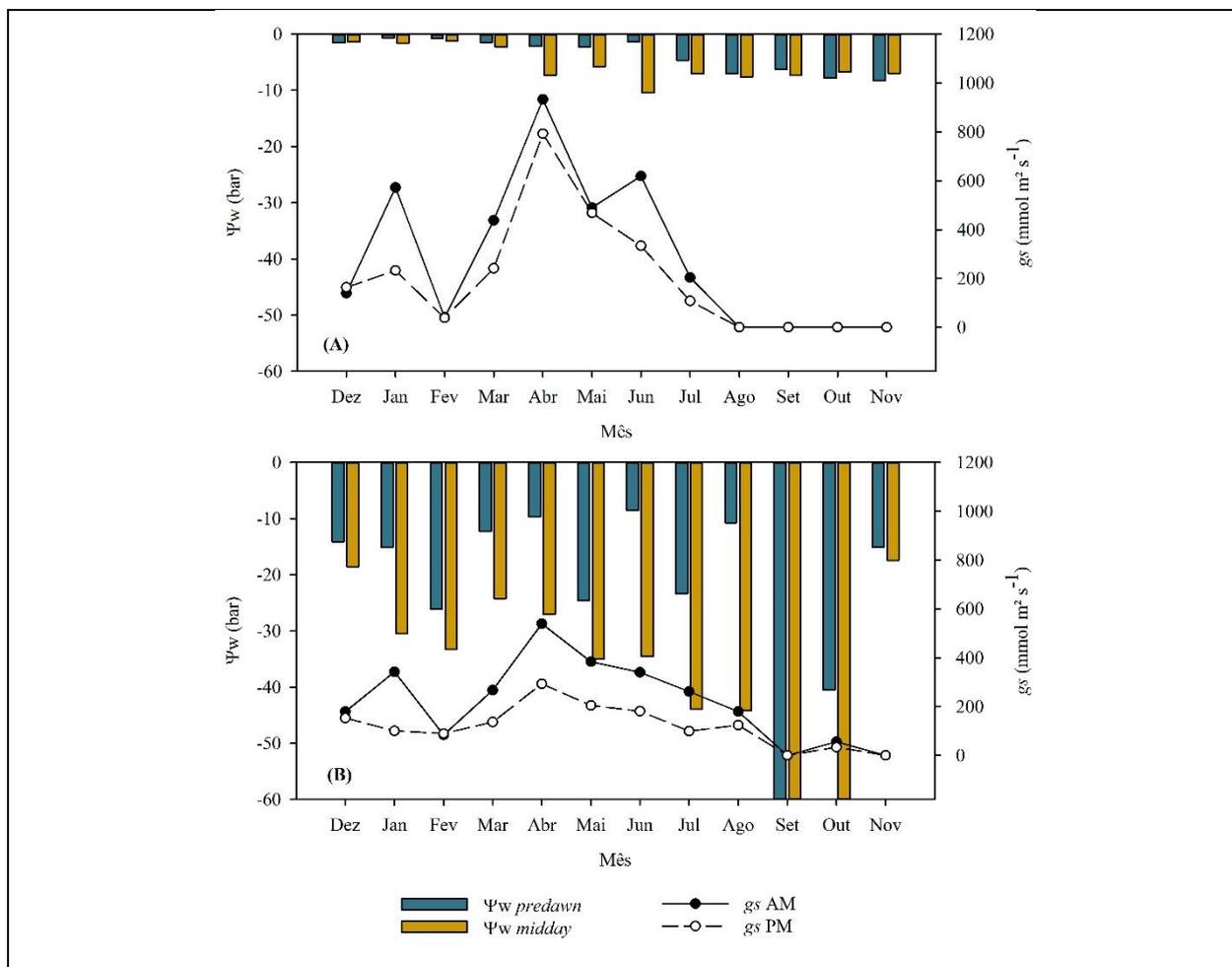


Figura S1. Potencial hídrico (Ψ_w) e condutância estomática (g_s) para árvores de baixa densidade de madeira (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J. B. Gillett) (A) e alta densidade de madeira (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G. P. Lewis) (B) nos intervalos de *predawn* e *midday* e AM (*Ante Meridiem*) e PM (*Post Meridiem*), respectivamente, durante o período de dez/2018 a nov/2019.