



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

CENTRO DE CIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ANDREZA MACIEL ROCHA

**ESTRATÉGIAS DE AQUISIÇÃO E USO DE NUTRIENTES POR PLANTAS EM
GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ E DE FERTILIDADE DO SOLO NA
CAATINGA**

FORTALEZA

2025

ANDREZA MACIEL ROCHA

ESTRATÉGIAS DE AQUISIÇÃO E USO DE NUTRIENTES POR PLANTAS EM
GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ E DE FERTILIDADE DO SOLO NA
CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Terrestre.

Orientadora: Prof.^a. Dr.^a. Anna Abrahão

FORTALEZA

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- R571e Rocha, Andreza Maciel.
Estratégias de aquisição e uso de nutrientes por plantas em gradientes de disponibilidade de luz e de fertilidade do solo na caatinga / Andreza Maciel Rocha. – 2025.
36 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2025.
Orientação: Prof. Dr. Anna Abrahão.
1. Estratégias funcionais. 2. Herbáceas. 3. Caatinga. 4. Atributos radiculares. 5. Nutrição vegetal. I. Título.
- CDD 577
-

ANDREZA MACIEL ROCHA

ESTRATÉGIAS DE AQUISIÇÃO E USO DE NUTRIENTES POR PLANTAS EM
GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ E DE FERTILIDADE DO SOLO NA
CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Terrestre.

Aprovada em: 26/02/2025.

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a. Dr.^a. Anna Abrahão (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira
Universidade Estadual de Campinas (Unicamp)

Profa. Dra. Julia Caram Sfair
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

*Dedico este trabalho aos meus avós paternos e
maternos, "In Memorian".*

AGRADECIMENTOS

À Instituição Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (408392/2023-1), pelo apoio financeiro.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de auxílio.

À professora Dra. Anna Abrahão, por aceitar ser minha orientadora neste trabalho e pela excelência na orientação. Agradeço profundamente pela oportunidade de trabalhar sob sua orientação, pela sua compreensão, gentileza e paciência. Foi um privilégio aprender com a senhora, e sou imensamente grata por todo o apoio e ensinamentos ao longo dessa jornada.

A todos da equipe do LEV- Laboratório Ecofisiologia Vegetal que me ajudaram nos campos e nas análises. Essa pesquisa só foi possível por causa de vocês. Muito obrigado por me ajudarem no desenvolvimento da pesquisa.

Ao pesquisador Drº Wardsson Lustrino pela parceria para realização das análises químicas de solo e de nutrientes foliares na Embrapa.

Ao professor Drº Jaedson Cláudio Anunciato Mota pela parceria para realização das análises de física do solo no laboratório de física do solo e ao seu Franzé técnico do laboratório de física do solo pela orientação e disponibilidade na hora da realização das análises.

Ao laboratório de solos da Embrapa em especial as técnicas Vanderleia e Lilian por terem me orientado e ajudado nas análises químicas de solo e nutrientes foliares.

Ao professor Dr. Roberto Feitosa, por disponibilizar o espaço e o microscópio do Laboratório de histologia para a realização das análises de microscopia.

À professora Drª Denise Cavalcante Hissa e a todo grupo de professores que compõem Biolab – laboratório de biologia celular, por disponibilizarem o uso dos microscópios durante a greve para realização das análises de microscopia.

À toda a equipe da Fazenda Vale do Curu (FEVC)

Ao meu amor Matheus Nilton Vidal Nogueira, pelo incentivo, companheirismo nos momentos de estudo, principalmente não me deixar desistir, por ter sempre uma palavra de conforto nos momentos de dificuldade. Meu amor e gratidão serão eternos. Amo você

À minha família por todo o amor e preocupação.

Aos meus colegas de turma do Mestrado, passamos pouco tempo juntos, mas foi um prazer ter conhecido vocês.

RESUMO

As estratégias funcionais de plantas, tanto acima do solo quanto subterrâneas, refletem diferentes abordagens ecológicas de aquisição e uso de recursos, sendo analisadas por meio de atributos funcionais foliares e radiculares. Este trabalho objetivou investigar quais estratégias funcionais de absorção de nutrientes, levando em conta tanto a absorção autônoma quanto a dependência de simbiose, e de uso de nutrientes são apresentadas pelas herbáceas da Caatinga ao longo de um gradiente de disponibilidade de luz e de fertilidade do solo. Para isso, analisamos atributos como comprimento específico da raiz, teor de matéria seca da raiz, densidade do tecido radicular, área foliar específica e concentrações foliares de macro e micronutrientes, além da influência de interações simbióticas com fungos micorrízicos arbusculares e fungos endofíticos melanizados e parâmetros físico-químicos do solo na distribuição dessas herbáceas ao longo de um gradiente de disponibilidade de luz. A análise das estratégias funcionais de herbáceas da Caatinga em gradientes de luz e solo evidencia que plantas de sol exibem estratégias conservativas, com baixa concentração de nutrientes foliares e maior investimento em raízes para solubilização de nutrientes, enquanto plantas de sombra seguem uma estratégia aquisitiva, com maior teor foliar de P, N, Mg e K, favorecendo altas taxas de fotossíntese. Nas bordas, o pH ácido e a baixa disponibilidade de ferro levam a adaptações conservativas tanto na parte aérea quanto subterrânea. A colonização por fungos micorrízicos é generalizada, enquanto os fungos endofíticos melanizados também são frequentes, sem relação com a matéria orgânica do solo, indicando coexistência sem competição evidente. A relação negativa entre fósforo foliar e fósforo do solo sugere limitações na mobilidade desse nutriente e interações com a absorção de nitrogênio. Portanto, as herbáceas da Caatinga investem recursos em estratégias específicas que lhes permitem lidar com desafios ambientais variação de nutrientes e competição por luz. Esses dados fornecem subsídios teóricos para iniciativas de restauração de áreas degradadas da Caatinga.

Palavras-chave: estratégias funcionais; herbáceas; caatinga; atributos radiculares; nutrição vegetal.

ABSTRACT

The functional strategies of plants, both above and belowground, reflect different ecological approaches to the acquisition and use of resources, and are analyzed by means of leaf and root functional traits. This work aimed to investigate which functional strategies for nutrient absorption, taking into account both autonomous absorption and symbiosis dependence, and nutrient use are presented by Caatinga herbaceous plants along a gradient of light availability and soil fertility. To this end, we analyzed attributes such as specific root length, root dry matter content, root tissue density, specific leaf area and leaf concentrations of macro- and micronutrients, as well as the influence of symbiotic interactions with arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophyte and soil physicochemical parameters on the distribution of these herbaceous plants along a gradient of light availability. The analysis of the functional strategies of Caatinga herbaceous plants in light and soil gradients shows that plants that occur in the sun exhibit conservative strategies, with a low concentration of leaf nutrients and greater investment in roots to solubilize nutrients, while shadow plants follow an acquisitive strategy, with a higher leaf content of P, N, Mg and K, favoring high rates of photosynthesis. At the edges, the acid pH and low iron availability lead to conservative adaptations in both the aerial and underground parts. Colonization by mycorrhizal fungi is widespread, while dark septate endophyte are also frequent, unrelated to soil organic matter, indicating coexistence without obvious competition. The negative relationship between leaf phosphorus and soil phosphorus suggests limitations in the mobility of this nutrient and interactions with nitrogen absorption. Therefore, Caatinga herbaceous plants invest resources in specific strategies that allow them to deal with environmental challenges such as nutrient variation and competition for light. These data provide theoretical support for initiatives to restore degraded areas of the Caatinga.

Keywords: functional strategies; herbaceous plants; caatinga; root attributes; plant nutrition.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Localização geográfica do município de Pentecoste - Ceará e delimitação das áreas estudo e localização da coleta de dados na Fazenda Experimental Vale do Curu (FEVC).....	16
Figura 2 -	Análise de covariância entre relação de Nitrogênio Foliar (g/kg) e o Fósforo do solo (mg/dm ³) sob diferentes condições de cobertura de dossel.....	24
Figura 3 -	Análise de covariância entre relação do Fósforo foliar (g/kg) e Fósforo do solo (mg/dm ³) sob diferentes condições de cobertura de dossel.....	24
Figura 4 -	Análise de covariância entre relação de FMA (Micorrizas Arbusculares %) e o Fósforo do solo (mg/dm ³) sob diferentes condições de cobertura de dossel.....	25
Figura 5 -	Análise de covariância entre relação de DSE (Dark septate endophytes %) e FMA (Micorrizas Arbusculares %) sob diferentes condições de cobertura de dossel.....	25
Figura 6 -	Análise de covariância entre relação de DSE (Dark septate endophytes %) e Matéria orgânica (g/kg) sob diferentes condições de cobertura de dossel.	26
Figura 7 -	Análise de Componentes Principais (PCA) entre as médias ponderadas da cobertura de dossel para cada característica funcional das herbáceas e do solo.....	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Lista de características funcionais de folhas avaliadas nas herbáceas.....	17
Tabela 2 -	Lista de características funcionais de raiz avaliadas nas herbáceas. N representa o número de espécies totais analisadas.....	18
Tabela 3 -	Lista de herbáceas coletadas nas parcelas da Fazenda Experimental Vale do Curu.....	23
Tabela 4 -	Resultado da ANOVA dos eixos da PCA planta/solo.....	29

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Al	Alumínio
Cu	Cobre
DSE	Fungos Endofíticos Melanizados
Fe	Ferro
FEVC	Fazenda Experimental Vale do Curu
FMA	Fungos Micorrízicos Arbusculares
K	Potássio
Mg	Magnésio
MO	Microscopia Óptica
N	Nitrogênio
Na	Sódio
P	Fósforo
RTD	Densidade do tecido radicular
SLA	Área foliar específica
SRL	Comprimento específico da raiz

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
1.1	Objetivo.....	15
2	MÉTODO.....	16
2.1	Área de estudo.....	16
2.2	Coleta de dados.....	17
2.3	Processamento de amostra.....	19
2.4	Análise químicas de solo.....	19
2.5	Análise físicas do solo.....	19
2.5.1	<i>Granulometria.....</i>	19
2.5.2	<i>Densidade.....</i>	19
2.6	<i>Características morfofisiológicas.....</i>	19
2.6.1	<i>Análise nutrientes foliares.....</i>	20
2.6.2	<i>Análise em microscopia óptica de FMA e DSE.....</i>	20
2.6.3	<i>Atributos morfofuncionais das raízes.....</i>	21
2.7	Análise estatísticas.....	21
3	RESULTADO.....	22
4	DISCUSSÃO.....	29
5	CONCLUSÃO.....	33
	REFERÊNCIAS.....	34

1. INTRODUÇÃO

Compreender a distribuição de plantas ao longo de gradientes de disponibilidade de recursos é uma das grandes questões da ecologia (Sutherland et al., 2013). Determinar as estratégias de aquisição e uso de nutrientes em diferentes níveis de disponibilidade pode revelar os mecanismos que geram e mantêm a diversidade nas comunidades vegetais (Li, Liu, McCormack, Ma, & Guo, 2017). Além disso, conhecer as estratégias de aquisição de nutrientes das plantas ao longo de gradientes de disponibilidade de nutrientes nos permite prever a ocorrência futura de plantas em caso de mudanças na disponibilidade de recursos e ajuda no planejamento de práticas para garantir restauração ecológica de áreas degradadas (Abrahão et al, 2019).

Em habitats com solos pobres em nutrientes, as espécies de plantas sofrem uma forte seleção para estratégias especializadas de aquisição e uso conservador de nutrientes, por meio de órgãos com baixas concentrações de nutrientes (Aerts & Chapin, 1999). Já em solos férteis, principalmente as plantas herbáceas anuais, apresentam taxas de crescimento mais rápidas e concentrações de nutrientes foliares mais altas (Killingbeck, 1996; Kobe, Lepczyk E Iyer, 2005). Esse crescimento rápido é especialmente importante em ambientes com uma janela temporal restrita de disponibilidade de água, como os ambientes semiáridos como a Caatinga (Caim, 1950; Mueller-Dombois E Ellenberg, 1974; Kovács- Lang et al, 2000).

A Caatinga, também conhecida como floresta tropical seca brasileira, apresenta uma vegetação que cresce sobre solos derivados de rochas cristalinas na chamada “depressão sertaneja”. A maior parte das áreas de vegetação da Caatinga apresenta uma distribuição onde a diversidade da flora herbácea excede a da flora lenhosa (Silva et al., 2012; Cabral et al., 2013; Paz et al., 2016; Tavares et al., 2016; Schulz et al., 2019). A flora herbácea é sensível às variações do micro habitats ao longo do tempo e no espaço (Araújo et al., 2007), que impactam diretamente nas interações bióticas, como competição por nutrientes, água e luz (Sagar et al., 2012). Além disso as herbáceas apresentam um importante papel na regulação microclimática das florestas, auxiliando na retenção de umidade do solo e proporcionando condições favoráveis ao estabelecimento das populações vegetais (Begon et al., 2006).

A quantidade de luz que atinge o chão de uma floresta é controlada pela cobertura de dossel, podendo contribuir para a heterogeneidade de habitats e influenciar no estabelecimento de espécies herbáceas (Lima & Gandolfi, 2009). A variação na densidade do dossel modifica a

penetração da luz no sub-bosque, criando um mosaico de microambientes favorecendo o estabelecimento de espécies com diferentes exigências ecológicas, desde aquelas adaptadas a condições de baixa luminosidade até plantas que necessitam de maior incidência solar para seu desenvolvimento (Soares Júnior et al., 2008). Em áreas de sol e bordas florestais, onde a incidência de luz é maior, ocorre um aumento na diversidade e biomassa das espécies herbáceas, devido à maior radiação solar disponível (McLane et al., 2011; Kelemen et al., 2012). Por outro lado, em áreas de dossel mais fechado, a redução da luz pode favorecer espécies tolerantes ao sombreamento, resultando em uma menor diversidade herbácea (Wallace et al., 2018; Vetaas et al., 2020).

De acordo com Reich et al. (2003), as estratégias funcionais das plantas, como a aquisição de nutrientes, estão associadas a características morfológicas que variam ao longo de gradientes ambientais, refletindo uma adaptação evolutiva a diferentes tipos de estresse. A variação nas estratégias de aquisição de nutrientes também está relacionada à eficiência na absorção e uso de nutrientes (McCormack E Santos, 2021).

As estratégias funcionais de plantas, tanto acima do solo quanto subterrâneas, refletem diferentes abordagens ecológicas de aquisição e uso de recursos, sendo analisadas por meio de atributos funcionais foliares e radiculares. As folhas, dentro do "espectro de economia foliar" (Wright et al., 2004), variam entre aquelas de construção barata e vida curta, otimizadas para uma aquisição rápida de recursos, e aquelas mais caras, com maior longevidade e taxas de retorno mais lentas. De forma similar, as raízes finas, que adquirem recursos do solo, são frequentemente consideradas o equivalente subterrâneo das folhas (Eissenstat, 1992). Até recentemente, a variação nas características das raízes finas também era tida como um espectro unidimensional, semelhante ao espectro foliar, que reflete diferentes estratégias de aquisição de recursos subterrâneos (Freschet et al., 2010; Reich, 2014).

No extremo "rápido" do espectro radicular, as plantas com estratégias de aquisição de recursos subterrâneos mais rápidas tendem a construir raízes longas e de diâmetro estreito, com investimento mínimo de biomassa, mas com altas taxas metabólicas, permitindo uma exploração eficiente do solo e captação de recursos (Eissenstat, 1992; Ostonen et al., 2007; Reich, 2014). Já no extremo oposto, plantas com estratégias "lentas" apresentam raízes mais densas e de diâmetro mais espesso, com maior longevidade e retorno prolongado sobre o investimento, adequando-se melhor a ambientes onde a disponibilidade dos recursos é mais limitada (Eissenstat, 1992; Ryser & Eek, 2000). Essas variações nas características foliares e

radiculares refletem as adaptações das plantas às condições ambientais, especialmente em gradientes de cobertura do dossel e disponibilidade de nutrientes no solo. As plantas aquisitivas, que prosperam em ambientes mais férteis, com maior disponibilidade de luz e água, possuem folhas finas e maior área foliar por unidade de peso, além de raízes finas e longas, maximizando a captura de carbono e nutrientes (Wright et al., 2004; Kong et al., 2014). Por outro lado, as plantas conservativas, adaptadas a ambientes mais estressantes, investem em folhas espessas e raízes densas, com menor área foliar por unidade de peso e raízes mais espessas, favorecendo a resistência ao estresse hídrico e uma maior longevidade foliar e radicular (Poorter et al., 2014; Kong et al., 2014). Portanto esse modelo segue um espectro unidimensional ao longo de um contínuo rápido-lento (Reich, 2014; Freschet et al., 2010).

Mais recentemente, em um arcabouço proposto por Bergmann et al. (2020), o espaço econômico das raízes das plantas é descrito como sendo determinado por um gradiente de colaboração com fungos micorrízicos, além do tradicional espectro de conservação de recursos. Portanto, a variação em atributos radiculares se daria ao longo de dois eixos: o de colaboração e o de conservação. A partir da análise de dados de traços radiculares, os autores identificaram que as plantas variam entre estratégias que favorecem a absorção autônoma de nutrientes e aquelas que dependem fortemente da simbiose com fungos para a aquisição de recursos (Bergmann et al. 2020). Esse modelo amplia a compreensão sobre a economia radicular ao destacar que a associação com microrganismos desempenha um papel fundamental na adaptação das plantas a diferentes condições ambientais. Em ecossistemas com baixa disponibilidade de nutrientes, como a Caatinga, essas interações simbióticas podem ser essenciais para a sobrevivência das plantas, influenciando estratégias funcionais associadas ao gradiente de disponibilidade de luz recursos no solo.

As micorrizas são uma associação mutualística entre plantas e fungos. Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) colonizam as raízes de aproximadamente 80% das espécies de plantas terrestres, trocando P adquirido por meio das hifas por carboidratos oriundos da fotossíntese (Smith E Read, 2008). Os custos de produção de hifas são baixos quando comparados com o custo de produção de raízes, e essa simbiose se torna favorável para plantas em solos com quantidades baixas a intermediárias de P. Os FMA afetam o desempenho das plantas hospedeiras, por exemplo, aumentando a sobrevivência das mudas (Miranda E Miranda, 2001). Essa associação pode ainda reduzir alguns dos efeitos negativos da perturbação humana e das mudanças climáticas no estabelecimento e crescimento das plantas (Violi et al., 2008;

Uibopuu et al., 2009). De fato, a simbiose com FMA pode ser crucial para o estabelecimento de plantas, especialmente em face do déficit hídrico do solo, pois os FMA podem aumentar o ganho e a transferência de água para a planta através das hifas (Hardie, 1985; Ruiz-Lozano E Azcón, 1995), aumentar as propriedades de retenção de água do solo por meio da liberação de glomalinas (AUGÉ, 2001; RILLIG E MUMMEY 2006), melhorar o ajuste osmótico (Augé et al., 1992; RUIZ-LOZANO Et Al., 1995 KUBIKOVA et al, 2001), aumentar a eficiência das trocas gasosas e do uso da água (Augé et al., 1992; Ruiz-Lozano et al., 1995; Frosi et al., 2016b) proteger dos danos oxidativos gerados pela seca (Ruiz-Lozano et al., 2001; Porcel et al., 2003; Porcel et al., 2004) e facilitar o estabelecimento de plantas em solos inférteis, aumentando sua capacidade de absorção de nutrientes, principalmente fósforo (Karanika et al., 2008; Dostálek et al. 2013). Portanto, em solos pobres em fósforo, é de se esperar uma maior abundância de FMAs.

Outro grupo de fungos endofíticos, conhecido como fungos melanizados com hifas septadas (*Dark Septate Endophytes*, DSE), estabelece associações com diversas espécies de plantas, colonizando suas raízes sem causar danos aos órgãos vegetais (Jumpponen E Trappe 1998). Esses fungos, classificados como parafiléticos, pertencentes a Ascomycota ou Basidiomycota, são frequentemente encontrados em plantas que crescem em ambientes considerados estressantes, como solos de altas latitudes ou altitudes, regiões áridas, com alto teor de sal, baixa fertilidade, alta concentração de CO₂ ou até mesmos solos contaminados por metais pesados (Newsham 2011; Santos et al. 2021). Os DSE desempenham um papel significativo no favorecimento do crescimento das plantas sob estresse, por meio de mecanismos como aquisição de nutrientes de fontes orgânicas inacessíveis às plantas, estimulação do crescimento da planta hospedeira através da liberação de fitohormônios e conferindo resistência a fitopatógenos (Knapp et al. 2018; Berthelot et al. 2019). Portanto, esses fungos deverão ser mais abundantes em locais de alta disponibilidade de matéria orgânica.

Os diferentes levantamentos realizados na Caatinga mostram que os FMA estão associados a muitas espécies arbóreas nativas da região (Mello et al. 2012; Souza et al., 2016; Moura E Cabral 2019), mas pouco se sabe sobre as micorrizas em plantas herbáceas. Na Caatinga, há uma grande variação no número de propágulos (esporos) desses fungos devido às variações da comunidade vegetal e da composição química do solo (Pagano et al. 2013; Moura E Cabral 2019). Não encontramos registros de fungos DSE na Caatinga na literatura, mas nossos estudos pilotos em espécies arbóreas mostraram que eles estão fortemente associados

com plantas pioneiras como o mofumbo (*Combretum leprosum* Mart.) e o marmeiro preto (*Croton sonderianus* Müll.Arg.), mas ainda não analisamos amostras de herbáceas.

Um estudo investiga a estrutura funcional de comunidades herbáceas ao longo de um gradiente de regeneração natural em uma floresta tropical sazonalmente seca na Caatinga (Cintra et al., 2024). Com base na teoria CSR (Competitivas, tolerantes a estresse e ruderais) de Grime, os autores analisam como os traços funcionais das plantas variam em resposta às mudanças ambientais durante a sucessão ecológica. O resultado desse estudo nos mostra que, em estágios iniciais de regeneração, predominam espécies ruderais, caracterizadas por crescimento rápido, ciclo de vida curto e folhas pequenas e suculentas. Com o avanço da sucessão, espécies competitivas tornam-se mais frequentes, investindo em maior biomassa, altura e massa de sementes. Além disso, há um aumento na relação carbono: nitrogênio (C:N) e na produção de compostos fenólicos, sugerindo adaptações ao estresse ambiental e às mudanças na disponibilidade de recursos. O estudo destaca a importância da plasticidade fenotípica das herbáceas da Caatinga na adaptação às condições variáveis do ambiente, contribuindo para a compreensão dos processos ecológicos que moldam a composição e funcionalidade dessas comunidades ao longo da regeneração florestal. Embora estudos tenham explorado as estratégias funcionais das herbáceas da Caatinga ao longo de gradientes de regeneração (Cintra et al., 2024), ainda há uma lacuna no entendimento sobre como essas estratégias funcionais, principalmente as subterrâneas e de colaboração com simbiontes, variam com a disponibilidade de luz.

Dentro do escopo desse projeto de pesquisa, propomos testar o arcabouço proposto por Bergmann et al. (2020), que propõe um modelo bidimensional para a economia radicular das plantas, considerando não apenas as estratégias de conservação de recursos, mas também a colaboração com fungos micorrízicos. Pretendemos responder a seguinte pergunta: como a integração entre as características da parte aérea e subterrâneas podem explicar a distribuição de espécies herbáceas em um gradiente de disponibilidade de luz e de fertilidade do solo na Caatinga? E testar as seguintes hipóteses: entre as plantas herbáceas, esperamos, ao longo de um gradiente de disponibilidade de luz e de fertilidade do solo na Caatinga encontrar 1) que as herbáceas apresentarão maiores concentrações de N e P foliares e uma menor colonização por FMA em plantas que ocorrem em solos mais ricos em P, 2) que plantas que crescem em áreas com maiores teores de matéria orgânica do solo terão maior colonização por DSE, uma vez que esses são capazes de obter nutrientes na forma orgânica e 3) que as estratégias das partes aéreas

das plantas estariam distribuídas ao longo de um eixo rápido-lento, no qual as plantas de com maior incidência de luz seriam mais conservativas, enquanto que plantas em ambientes com incidência menor de luz seriam aquisitivas. Além disso, esperamos que as estratégias radiculares se distribuam no espaço bidimensional (um eixo de colaboração e um eixo de conservação), no qual um maior diâmetro da raiz esteja relacionado com uma maior colaboração com FMAs e um maior comprimento específico da raiz esteja relacionado maior aquisição de recursos, enquanto uma maior densidade do tecido radicular esteja relacionada com a conservação de recursos.

2. Objetivo

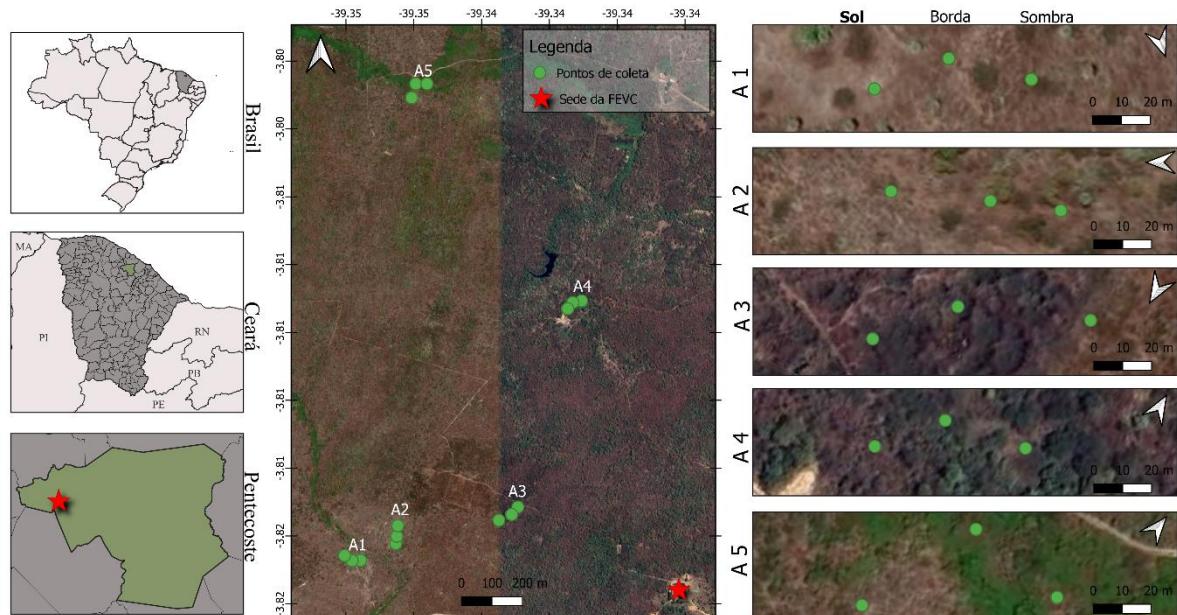
Investigar como as herbáceas da Caatinga em um gradiente de disponibilidade de luz e de fertilidade do solo ajustam suas estratégias funcionais de absorção e uso de nutrientes, levando em conta tanto a absorção autônoma quanto a dependência de simbiose com FMA e DSE.

3. MÉTODO

3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Fazenda Experimental Vale do Curu (FEVC) no município de Pentecoste, Ceará (coordenadas $3^{\circ}48'26,60''S$ e $39^{\circ}21'8,40''O$) (Fig. 1). A área de estudo tem uma altitude de 71 m, com variação climática sazonal e interanual pronunciada. O clima na região é tropical semiárido (Bsh), de acordo com o sistema de classificação de Koppen (Alvares et al., 2014). A temperatura média anual varia entre $26^{\circ}C$ e $28^{\circ}C$, índice de aridez (IA) é de 56,92 e a precipitação média anual (PMA) de 791 mm. A precipitação média anual é distribuída majoritariamente nos meses de fevereiro a maio, com uma estação seca bem definida entre junho e fevereiro, com umidade relativa média do ar de 73,7%. (Funceme, 2023). O solo da área é caracterizado por textura franca, classificado como Neossolo Flúvico, que segundo Andrade et al. (2010) apresenta como característica central sua origem associada à deposição de sedimentos aluviais. A vegetação dominante faz parte do domínio fitogeográfico da Caatinga, a maior área de floresta neotropical sazonalmente seca (FNSS), que se localiza no nordeste do Brasil. (IBGE, 2014).

Fig 1. – Localização geográfica do município de Pentecoste - Ceará e delimitação das áreas de estudo e localização da coleta de dados na Fazenda Experimental Vale do Curu (FEVC).



Fonte: Elaborado pelos autores.

3.2. Coleta de dados

Para este estudo, foram selecionadas cinco áreas denominadas: (A1) fazendinha 1; (A2) fazendinha 2; (A3) juremal 1; (A4) centro de manejo 2; (A5) centro de manejo 1. Em cada área foi traçado um transecto (gradiente) de 90 m. Todas as áreas consistiam de áreas de Caatinga preservada com um gradiente de abertura de dossel. Ao longo de cada transecto, as plantas foram amostradas em parcelas de 1 m² e em três áreas determinadas de sol, borda e sombra, espaçadas por 30 metros de distância cada. As parcelas de sol estavam localizadas fora da influência direta de luz, as de borda posicionadas na transição entre a incidência intermediária e pouca incidência de luz, e as parcelas de sombra estavam situadas sob menor incidência de luz. As áreas abertas eram tanto naturais, por fatores edáficos (áreas Fazendinha 1 e 2), quanto por desmatamentos recentes (< 20 anos, outras áreas).

A abundância relativa das espécies foi obtida contando-se o número de indivíduos por espécie em uma subparcela de 25 × 25 cm, lançado de forma aleatória em cada parcela de 1 m². Amostramos seis indivíduos de cada uma das quatro espécies de herbácea mais abundantes de cada subparcela, totalizando 24 indivíduos por parcela, 72 por transecto e 360 indivíduos no total. Caso não houvesse indivíduos suficientes dentro da parcela, esses foram amostrados até 5 m de distância, na mesma condição de disponibilidade de luz.

A coleta foi realizada de 20 a 23 de abril de 2024, durante a estação chuvosa. Uma planta foi considerada herbácea se apresentasse caule verde e ausência ou baixo nível de lignificação. Mudas de espécies arbóreas foram excluídas. O material botânico coletado foi herborizado de acordo com as técnicas gerais de preparo, secagem e montagem de exsicatas, identificado por observação e análise das características morfológicas, chaves dicotômicas e comparação com material depositado no Herbário Prisco Bezerra da UFC. Todo processo de identificação foi realizado e após finalizado, o material foi depositado no mesmo herbário.

Tabela 1: Lista de características funcionais de folhas avaliadas nas herbáceas

Traços Funcionais	Variável	Relevância Ecológica ¹
Altura	Contínua	Capacidade competitiva
Área foliar	Contínua	Captura Luz, evita estresse
Área foliar específica	Contínua	Captura e retenção de recursos
Massa seca foliar	Contínua	Captura e retenção de recursos
Massa fresca foliar	Contínua	Captura Luz, evita estresse
Teor de matéria seca da folha	Contínua	Captura e retenção de recursos

¹BASEADO EM Cornelissen et al. (2003).

Fonte: Dados da pesquisa

Para cada indivíduo coletado medimos altura, coletamos as folhas onde medimos seis características funcionais, área foliar, área foliar específica, peso seco, peso fresco e teor de matéria seca da folha (Tabela 1). Avaliamos o teor dos macronutrientes foliares (N, P, K, Ca, Mg, S) e micronutrientes foliares (Cu, Fe, Zn, Mn, B). As folhas foram armazenadas em sacos de papel e levadas ao laboratório para realização das análises.

Tabela 2: Lista de características funcionais de raiz avaliadas nas herbáceas. N representa o número de espécies totais analisadas.

Traços Funcionais	Variável	Relevância Ecológica ²
Comprimento total da raiz	Contínua	Capacidade de explorar o solo em busca de água e nutrientes
Diâmetro médio	Contínua	Aquisição de recursos e resistência e longevidade
Teor de água	Contínua	Captura e retenção de recursos
Massa seca	Contínua	Captura e retenção de recursos
Massa fresca	Contínua	Captura e retenção de recursos
Teor relativo de água	Contínua	Captura e retenção de recursos
Comprimento específico da raiz	Contínua	Aquisição de recursos
Teor relativo da matéria seca	Contínua	Captura e retenção de recursos
Volume	Contínua	Explorar habitat

² Perez-Hargindenguy et al 2013.

Fonte: Dados da pesquisa

As coletas de raízes foram destinadas a duas análises distintas: dos seis indivíduos coletados por espécie: três foram direcionados avaliação da colonização por FMA e DSE, cujas raízes foram armazenadas etanol 50% e as raízes de três indivíduos foram armazenadas água destilada e armazenados em geladeira a 4°C até serem escaneadas. No total medimos nove características funcionais subterrâneas: comprimento total da raiz, diâmetro médio, volume, massa seca, massa fresca, teor de água, teor relativo de água, comprimento específico da raiz, teor relativo da matéria seca (Tabela 2) seguindo os protocolos de Perez-Hargindenguy et al (2013).

Foram coletadas 15 amostras deformadas de solo, compostas por cinco coletas ao redor de cada quadrante de 1 m² por parcela, essas amostras foram retiradas com um cano PVC de circunferência de 5 cm e profundidade 10 cm.

3.3. Processamento de amostras

3.3.1. Análises químicas de solo

As amostras de solo foram secas ao ar e à sombra por 72 horas, em casa de vegetação. Em seguida, elas foram destorroadas manualmente e peneiradas em malha de 0,2 mm para que a fração de terra fina seca ao ar (TFSA) fosse obtida e utilizada nas análises química e granulométrica. Todas as análises foram realizadas com 18 amostras, sendo 15 de solo e 3 brancos. A determinação do pH do solo foi realizada conforme a metodologia de medição do potencial hidrogeniônico, por meio de um eletrodo combinado imerso em suspensão solo: líquido (Teixeira et al., 2017). A fração do teor total de fósforo no solo foi determinada por meio da formação do complexo fósforo-molíbdico de cor azul, obtido após a redução do molibdato com ácido ascórbico, seguida pela determinação por espectrofotometria (Teixeira et al., 2017). A determinação dos micronutrientes foi realizada por espectrometria de emissão ótica com plasma indutivamente acoplado (ICP-OES, LI-COR Bioscience, EUA). Para a determinação da matéria orgânica do solo pelo método via úmida, a matéria orgânica foi oxidada com uma mistura de dicromato de potássio (Teixeira et al., 2017). Os cátions trocáveis (Al^{3+} , Ca^{2+} e Mg^{2+}) foram determinados utilizando-se uma solução extratora, sendo o método do KCl 1 mol L^{-1} o preferencialmente empregado (Teixeira et al., 2017). O hidrogênio extraível foi determinado como a diferença entre a acidez potencial e o alumínio trocável do solo (Teixeira et al., 2017).

3.3.2. Análises físicas do solo

3.3.2.1. Granulometria

Para a determinação da granulometria, foi utilizado o método da pipeta, que se baseia na velocidade de sedimentação das partículas do solo (Teixeira et al., 2017).

3.3.2.2. Densidade

A densidade do solo foi determinada pelo método da proveta (Teixeira et al., 2017). Esses métodos possibilitaram a obtenção de dados detalhados sobre as frações granulométricas e a densidade do solo, contribuindo para a análise das características físicas do solo nas áreas estudadas.

3.3.3. Características morfofisiológicas

Altura de cada indivíduo foi medida com auxílio de uma fita métrica. A área foliar foi calculada logo após a coleta em campo (no mesmo dia). As folhas frescas foram escaneadas em

um medidor portátil de área foliar modelo LI-3050C (LI-COR Bioscience, EUA). Após, as folhas foram pesadas em balança semianalítica para obtenção do peso fresco e armazenadas em sacos de papel e levadas para secagem em estufa a (60°C, 72h). Após esse período, as folhas secas foram pesadas em balança semianalítica para obtenção de peso seco. A área foliar específica e o teor de matéria seca da folha foram calculados a partir das seguintes equações respectivamente:

$$AFE = \text{Massa seca da folha} / \text{Área foliar}$$

$$TMS = \text{Massa fresca da folha} / \text{Massa seca da folha} \times 100$$

3.3.4. *Análise nutrientes foliares*

As amostras de folhas secas foram levadas ao Laboratório de Solos da Embrapa Agroindústria Tropical. As seis réplicas de cada espécie foram misturadas para obtenção de massa suficiente para a análise, e trituradas em um miniprocessador até a obtenção de um pó homogêneo. No total, foram analisadas 49 amostras, sendo 46 amostras de folhas e 3 tubos brancos utilizados como controle. Quatorze espécies não foram analisadas devido à insuficiência de material. As análises seguiram o método de digestão úmida para obtenção do extrato, que foi quantificado utilizando um espectrômetro de emissão óptica com plasma indutivamente acoplado (ICP-OES, Agilent Technologies, EUA) (CARMO et al., 2000).

Para determinar o nitrogênio total nas amostras de folhas, foi utilizado o método Kjeldahl, que consiste na digestão da amostra em ácido sulfúrico concentrado sob aquecimento contínuo até a digestão completa. Após esse processo, a amostra passa por destilação e titulação com ácido diluído (Miyazawa et al., 2009).

3.3.5. *Análise em microscopia óptica de FMA e DSE*

Para a análise de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e fungos melanizados endofíticos (DSE), as raízes foram clarificadas utilizando KOH a 10% em temperatura ambiente, monitorando diariamente até que as raízes estivessem completamente claras e substituindo o KOH sempre que necessário. Após a limpeza, as raízes foram enxaguadas e acidificadas em ácido acético a 6%. A coloração foi realizada por imersão em corante Pelikan 5% em vinagre 6% por 4 horas. As raízes coradas foram armazenadas em glicerol acidificado até a avaliação da colonização.

Foram montadas lâminas com 10 segmentos de raízes de aproximadamente 1 cm cada, em triplicata por espécie, para análise. A proporção de raízes colonizadas por fungos FMA e

DSE foi avaliada em 30 cm de raízes no total. A visualização e a contagem da presença ou ausência de FMA e DSE foram realizadas em microscópio óptico, utilizando ampliação de 400 × e examinando 10 campos visuais por segmento. Para as análises, foi utilizado o valor médio de colonização nos 30 cm avaliados. A presença de FMA foi registrada quando foram observadas hifas, arbúsculos, esporos ou vesículas, e a presença de DSE quando foram observadas hifas melanizadas septadas ou microesclerótios.

3.3.6. Atributos morfológicos das raízes

Para a análise dos atributos morfológicos das raízes, pesei as amostras em uma balança semianalítica e as escaneei em um scanner HP 3050. As imagens obtidas foram analisadas no software RhizoVision Explorer (Seethepalli et al., 2021), que possibilitou o cálculo do comprimento total da raiz, diâmetro médio e volume radicular. Em seguida, as raízes foram secas em estufa a 60°C por 72 horas, e a massa seca foi medida em balança semianalítica após o resfriamento.

A partir dos dados coletados, calculei o conteúdo de água, a densidade do tecido radicular, o comprimento específico da raiz e o teor de matéria seca da raiz com base nas seguintes equações:

$$\text{Conteúdo de água} = \text{Massa fresca} - \text{Massa seca} / \text{Massa seca} \times 100$$

$$\text{Densidade do tecido radicular} = \text{Volume da raiz} / \text{Massa seca}$$

$$\text{Comprimento específico da raiz} = \text{Massa seca} / \text{Comprimento total da raiz}$$

$$\text{Teor da matéria seca da raiz} = \text{Massa fresca} / \text{Massa seca} \times 100$$

3.3.7. Análises estatísticas

Para avaliar como as condições de disponibilidade de luz (sol, borda e sombra) influenciam os atributos morfológicos das plantas e suas interações com variáveis microbiológicas e nutricionais, foram utilizadas análises estatísticas multivariadas e análises de variância (ANOVAs). A análise de componentes principais (PCA) foi aplicada para reduzir a dimensionalidade dos dados, permitindo identificar padrões de variação nos atributos morfológicos (Legendre, 2008). As variáveis foram testadas para colinearidade usando o pacote car e as variáveis colineares foram removidas usando a função vifcor (Fox, J., & Weisberg, S. 2019). A cobertura foi considerada como variável preditora, e os escores dos componentes principais gerados pela PCA serviram como base para interpretar as diferenças entre os tratamentos. Na figura 7 são mostradas apenas as variáveis com carga maior do que 0,2

(loadings). A análise de variância (ANOVA) avaliou as diferenças entre as condições de cobertura em relação aos escores do PC1 e PC2. Como complemento, o teste *a posteriori* de Tukey foi aplicado para identificar quais pares de tratamentos apresentaram diferenças significativas. Essas análises permitiram detectar como os atributos funcionais variam entre as diferentes condições ambientais representadas pela cobertura.

Além disso, foram realizadas análises de covariância (ANCOVA) para explorar relações específicas entre variáveis microbiológicas, químicas e nutricionais. A matéria orgânica do solo foi utilizada como variável preditora para a abundância de DSEs, enquanto a colonização de DSEs e de micorrizas (AM) foi avaliada em relação ao gradiente de disponibilidade de luz. A relação entre micorrizas e fósforo do solo, assim como a relação entre nitrogênio foliar e fósforo do solo.

Essas abordagens estatísticas permitiram avaliar tanto as respostas das plantas às condições ambientais de cobertura quanto as interações entre a microbiota do solo e os nutrientes, integrando múltiplos níveis de organização ecológica em um contexto de gradiente ambiental. Todas as análises foram realizadas no software R versão 4.4.2 (R Core Team, 2024).

4. RESULTADO

Amostramos 360 plantas pertencentes a 28 espécies de 17 famílias. As espécies que estavam presentes em parcelas e áreas comuns foram *Pombalia calceolaria*, *Asemeia violacea*, *Bernardia sidoides*, *Croton hirtus*, *Panicum trichoides*, *Paspalum melanospermum*, *Alternanthera brasiliiana*, *Marsypianthes chamaedrys*, *Mesosphaerum suaveolens*, *Fimbristylis dichotoma*, *Arachis dardani*, *Cuphea campestres*, *Arachis dardani* as espécies que apareceram em uma única parcela foram *Aspilia riedelii*, *Centratherum punctatum*, *Physostemon guianense*, *Phyllanthus orbiculatus*, *Turnera subulata*, *Waltheria operculata*, *Wissadula amplíssima*, *Scleria reticularis*, *Cyperus uncinulatus*, *Callisia filiformis*, *Microtea celosioides*, *Chamaecrista repens* var. *Multijuga*, *Stylosanthes humilis*. As famílias mais ricas foram Cyperaceae (com três espécies) e Fabaceae (com três espécies) (Tabela 3)

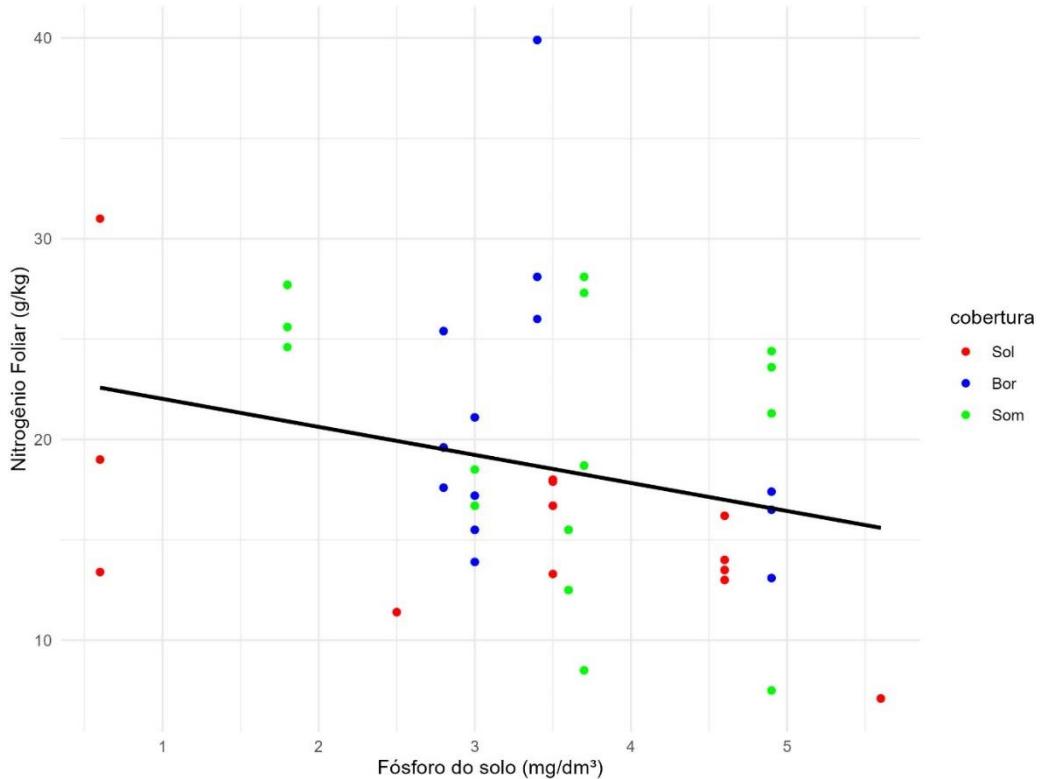
Tabela. 3 Lista de herbáceas coletadas nas parcelas da Fazenda Experimental Vale do Curu

Família	Espécie	Origem	Cobertura
Violaceae	<i>Pombalia calceolaria</i>	Nativa	A2 Som, A2 Bor, A3 Som, A4 Sol
Asteraceae	<i>Aspilia riedelii</i>	Nativa	A1 Som
	<i>Centratherum punctatum</i>	Nativa	A5 Som
Cleomaceae	<i>Physostemon guianense</i>	Nativa	A1 Sol
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus orbiculatus</i>	Nativa	A4 Som
Turneraceae	<i>Turnera subulata</i>	Nativa	A4 Bor
Malvaceae	<i>Waltheria operculata</i>	Nativa	A1 Sol
	<i>Wissadula amplissima</i>	Nativa	A4 Som
Polygalaceae	<i>Asemeia violacea</i>	Nativa	A1 Bor, A2 Bor, A4 Sol, A5 Sol, A5 Bor
Euphorbiaceae	<i>Bernardia sidoides</i>	Nativa	A1 Som, A1 Bor, A2 Som, A4 Som, A4 Bor, A5 Sol
	<i>Croton hirtus</i>	Nativa	A3 Sol, A3 Bor
Poaceae	<i>Panicum trichoides</i>	Nativa	A2 Som, A3 Som, A4 Bor
	<i>Paspalum melanospermum</i>	Nativa	A2 Sol, A2 Bor, A4 Sol, A5 Sol, A5 Bor
Amaranthacea e	<i>Alternanthera brasiliiana</i>	Nativa	A3 Sol, A3 Bor
Lamiaceae	<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	Nativa	A4 Sol, A5 Sol, A5 Bor
	<i>Mesosphaerum suaveolens</i>	Nativa	A1 Som, A1 Bor, A2 Bor, A3 Sol, A3 Som
Convolvulaceae	<i>Ipomoea hederifolia</i>	Nativa	A1 Som, A4 Som
Cyperaceae	<i>Scleria reticularis</i>	Nativa	A2 Sol
	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	Nativa	A1 Sol, A2 Sol
	<i>Cyperus uncinulatus</i>	Nativa	A5 Som
Lythraceae	<i>Cuphea campestris</i>	Nativa	A1 Bor, A2 Sol
Commelinacea e	<i>Callisia filiformis</i>	Nativa	A2 Som
Microteaceae	<i>Microtea celosioides</i>	Nativa	A3 Bor
Fabaceae	<i>Chamaecrista repens</i>	Nativa	A3 Sol
	<i>var. multijuga</i>		
	<i>Arachis dardani</i>	Nativa	A3 Bor, A5 Bor
	<i>Stylosanthes humilis</i>	Nativa	A1 Sol

Fonte: Dados da pesquisa

A variação do pH na área de borda foi de 4,2 a 6,2. Na sombra, o pH variou de 5,3 a 6,1, enquanto na área de sol a variação foi de 5,5 a 6,2. Quanto ao teor de fósforo, a área de sol apresentou uma variação de 0,6 a 5,6 mg/dm³. Na borda, a concentração de P variou entre 3,0 e 4,9 mg/dm³, enquanto na sombra variou de 1,8 a 4,9 a mg/dm³.

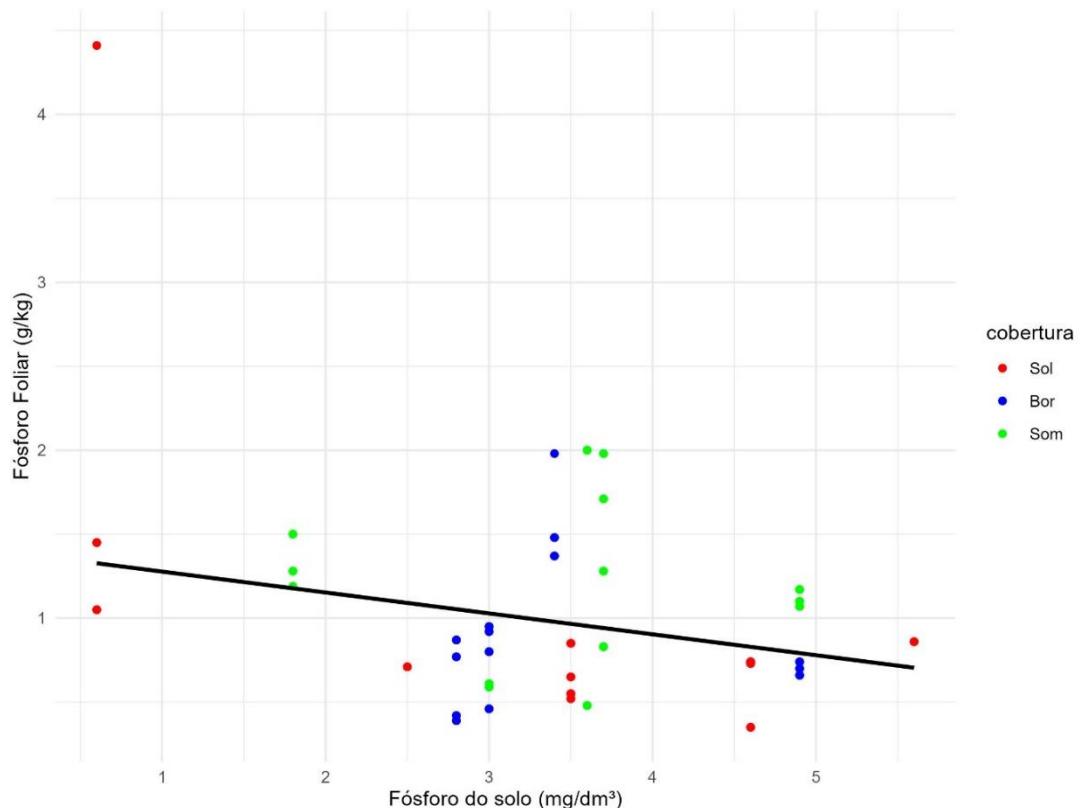
Fig.2. Concentração de Nitrogênio Foliar (g/kg) em função da concentração de Fósforo do solo (mg/dm³) sob diferentes condições de gradiente de disponibilidade de luz.



Fonte: Dados da pesquisa

Foi observada uma relação negativa entre a concentração de nitrogênio foliar e o fósforo do solo em relação ao gradiente de disponibilidade de luz ($F = 9,706$; $GL = 3$; $p = 9,453e-06$, Fig. 2).

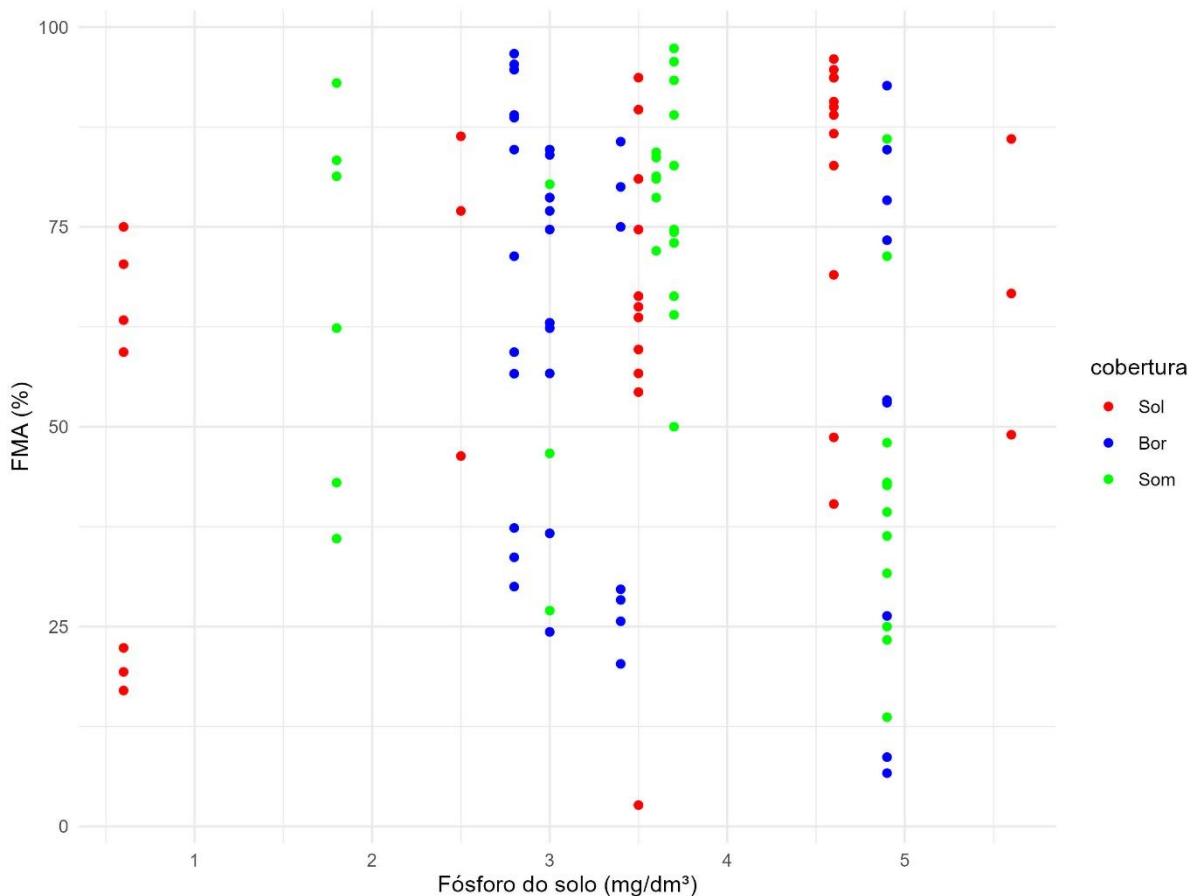
Fig.3. Concentração de Fósforo foliar (g/kg) em função da concentração de fósforo disponível do solo (mg/dm³) sob diferentes condições de gradiente de disponibilidade de luz.



Fonte: Dados da pesquisa

Foi observada uma relação negativa entre a concentração de fósforo da folha e o fósforo do solo ($F = 6.06$, $GL = 5$, $p = 5.348e-05$, Fig. 3).

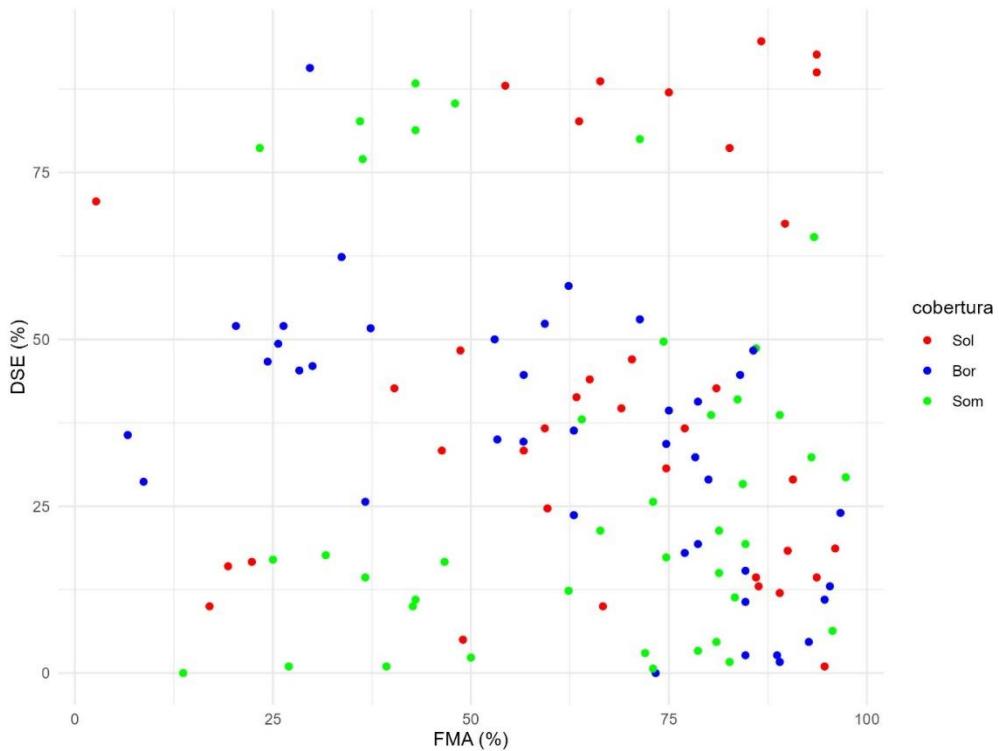
Fig.4. A colonização da raiz de herbáceas por FMA (fungos micorrízicos arbusculares) e a concentração de fósforo do solo (mg/dm^3) sob diferentes condições de gradiente de disponibilidade de luz.



Fonte: Dados da pesquisa

A colonização por fungos micorrízicos (FMA) e o gradiente de disponibilidade de luz não explicaram a variação observada na concentração de fósforo do solo ($F = 0,4143$; $GL = 3$; $p = 0,743$, Fig. 4).

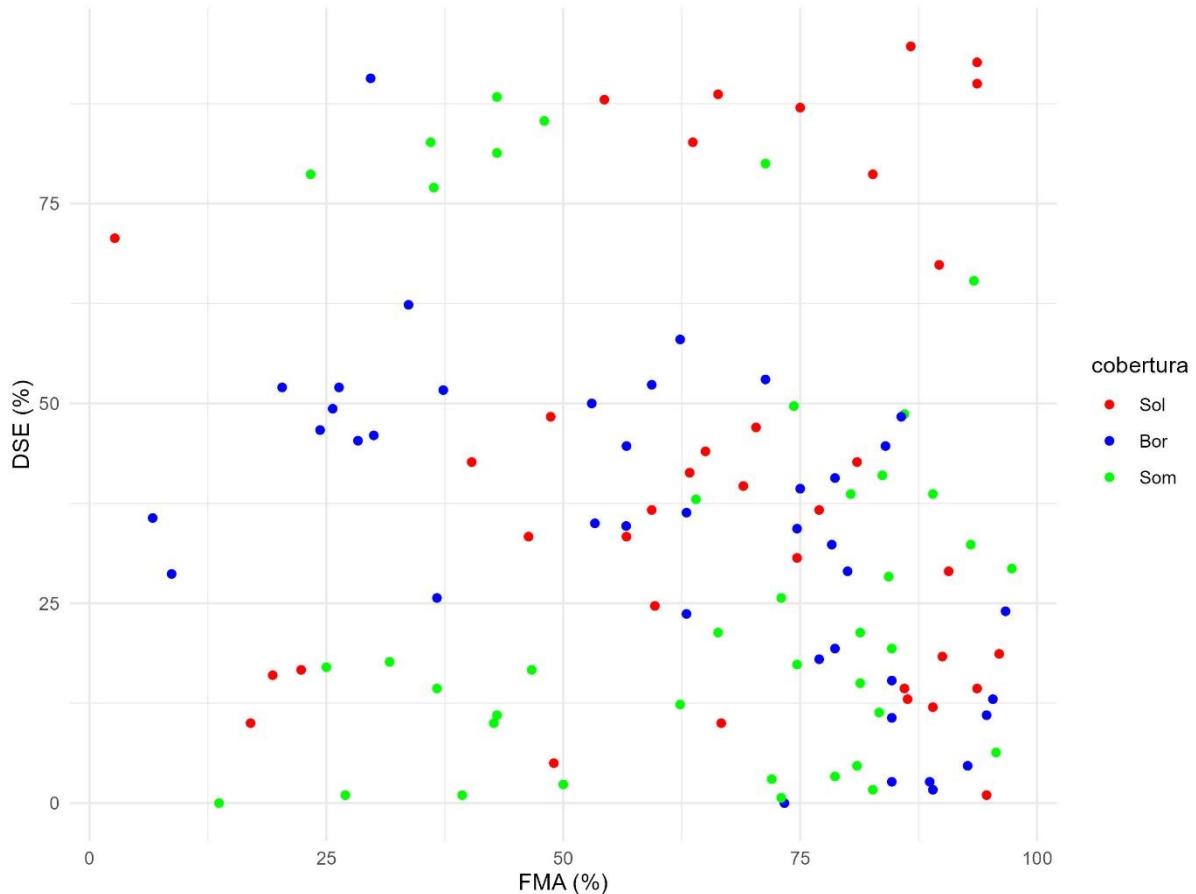
Fig.5. A colonização da raiz de herbáceas por DSE (*Dark Septate Endophytes* %) e FMA (Fungos Micorrízicos Arbusculares %) sob diferentes condições de gradiente de disponibilidade de luz.



Fonte: Dados da pesquisa

A colonização por fungos micorrízicos (FMA) e o gradiente de disponibilidade de luz não explicaram a variação observada na colonização por fungos endofíticos melanizados (DSE) ($F = 2,634$; $GL = 3$; $p = 0,05329$, Fig. 5).

Fig.6. Colonização por fungos DSE (Dark septate endophytes %) em função da concentração de Matéria orgânica no solo (g/kg) sob diferentes condições de gradiente de disponibilidade de luz.

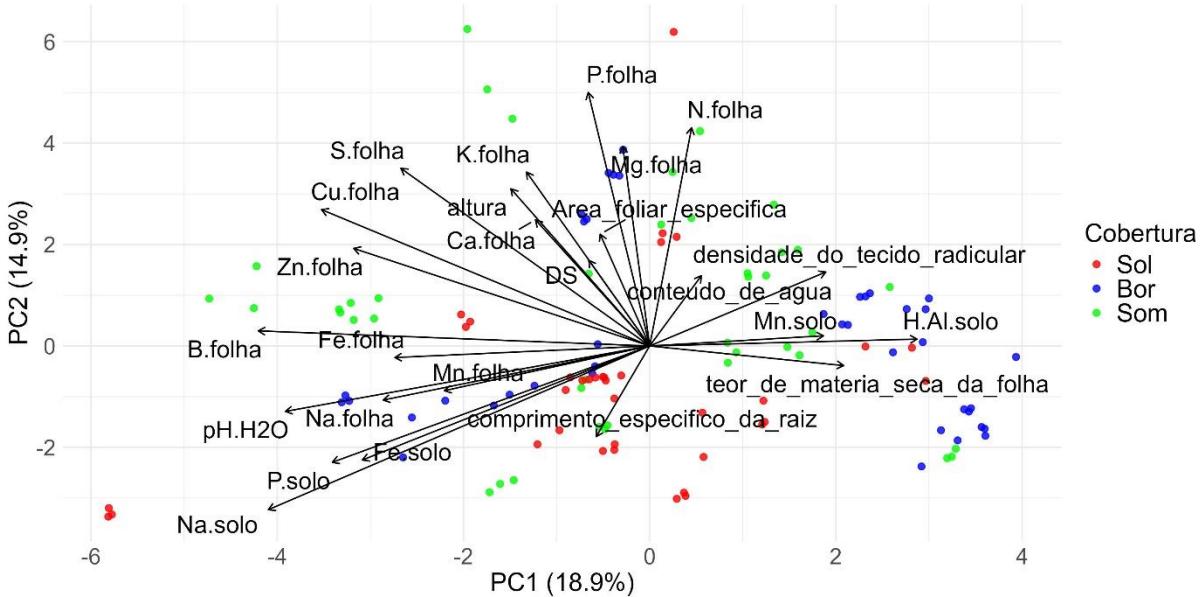


Fonte: Dados da pesquisa

O teor de matéria orgânica (MO) e gradiente de disponibilidade de luz não explicaram a variação observada na colonização por fungos endofíticos melanizados (DSE) ($F = 1,652$, $GL = 3$, $p = 0,1814$, Fig. 6).

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 18,9% e 14,9% da variação nos atributos de planta e solo ao longo do gradiente de disponibilidade de luz, respectivamente, totalizando 33,8% da variação explicada.

Fig. 7: Análise de Componentes Principais (PCA) entre as médias ponderadas de um gradiente de disponibilidade de luz para cada característica funcional das herbáceas e do solo



Fonte: Dados da pesquisa

Os resultados das análises de variância (ANOVA, Tabela 4) e do teste de comparações múltiplas de Tukey revelaram que o gradiente de disponibilidade de luz teve um efeito significativo sobre os escores do primeiro eixo ($F = 4,789$; $GL = 2$; $p = 0,0101$) e o segundo eixo ($F = 5,873$; $GL = 2$; $p = 0,0037$). No primeiro eixo da PCA ($p = 0,0209$), há diferenças significativas entre o gradiente de disponibilidade de luz, sol e borda e entre sombra e borda ($p = 0,0262$), mas não entre sol e sombra. No segundo eixo, há uma diferença entre sombra e sol ($p = 0,0025$), com sombra apresentando valores mais altos ao longo desse eixo. Não houve diferença entre borda e sol, ou entre borda e sombra.

No primeiro eixo temos as variáveis como concentração e B, Cu, Zn, Fe, Na e Mn da folha e de Na, P e Fe e o pH do solo que contribuem fortemente na direção negativa, enquanto valores positivos refletem maior associação com elementos como H+Al e Mn do solo, teor de matéria seca da folha e densidade do tecido radicular. Esses maiores valores de acidez (H+Al) e Mn do solo e matéria seca da folha foram então observados em áreas de sombra.

No segundo eixo, valores negativos estão relacionados com maior comprimento específico da raiz, sendo encontrados em áreas de sol, e valores positivos estão correlacionados com variáveis como altura da planta, com os nutrientes foliares S, P, N, K, Mg e Ca, e com maior área foliar específica e colonização por DSEs, sendo encontrados em áreas de sombra.

Tabela 4. Resultado da ANOVA dos eixos da PCA planta/solo

Eixo	Fonte de Variação	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	Valor F	p-valor
PC1	Cobertura	2	45,8	22,897	4,789	0,0101
	Resíduo	114	545	4,781		
PC2	Cobertura	2	43,4	21,722	5,873	0,0037
	Resíduo	114	421,7	3,699		

Fonte: Dados da pesquisa

5. DISCUSSÃO

O resultado inesperado da relação negativa entre o nitrogênio foliar e o fósforo do solo levanta questões complexas. O nitrogênio foliar e o fósforo do solo podem estar associados à competição entre as plantas por esses nutrientes. Em ambientes com menor disponibilidade de luz, como as áreas de sombra, a disponibilidade de luz pode ser limitante, o que pode resultar em uma redução na taxa de fotossíntese e, consequentemente, em uma maior prioridade para o uso de nitrogênio na síntese de proteínas e enzimas fotossintéticas, em detrimento da aquisição de fósforo. Esta dinâmica pode ser particularmente relevante em áreas com alta competição por luz e nutrientes, onde as plantas podem alterar suas estratégias para maximizar a captura de recursos essenciais, como nitrogênio e fósforo (Lambers et al., 2008). Além disso, o fósforo é um nutriente frequentemente limitante em ambientes áridos e semiáridos, como a Caatinga, devido à baixa disponibilidade no solo e à sua tendência a se ligar a compostos insolúveis, tornando-o menos acessível às plantas. A dinâmica do fósforo no solo é influenciada por vários fatores, incluindo o pH, a atividade microbiana e a cobertura do solo, com áreas mais sombreadas geralmente apresentando uma menor mineralização do fósforo, o que pode explicar a relação negativa observada entre o fósforo do solo e o nitrogênio foliar (Schimel & Bennett, 2004; Araújo et al., 2020).

A relação negativa entre fósforo da folha e fósforo no solo é outro resultado que nos surpreende, mas que podemos explicar pela disponibilidade fósforo no solo da Caatinga ser frequentemente limitante devido à sua baixa mobilidade e à tendência de se ligar a compostos insolúveis como o Ca, principalmente em solos mais alcalinos (Schimel & Bennett, 2004). Além disso, a interação entre fósforo do solo e fósforo foliar pode ser mediada por características específicas das plantas, como a morfologia das raízes e a capacidade de explorar o solo para obter nutrientes. Em ambientes com diferentes intensidades de luz, as plantas podem

desenvolver estratégias distintas de aquisição de nutrientes, influenciadas pela disponibilidade de luz, água e outros fatores abióticos. Em áreas de sombra, por exemplo, as plantas podem priorizar a captação de outros nutrientes, como nitrogênio, devido à limitação de luz, o que pode afetar a absorção de fósforo (Araújo et al., 2020).

A ausência de efeito do fósforo do solo e do gradiente de disponibilidade de luz na colonização por micorrizas é consistente com outros estudos que sugerem que a colonização micorrízica é influenciada por uma série de fatores complexos, além do teor de fósforo no solo (Allen et al., 2013; Johnson et al., 2015). Em sistemas com alta disponibilidade de fósforo, a dependência das plantas por micorrizas tende a ser menor, uma vez que as plantas podem obter esse nutriente diretamente do solo (Auge, 2001). No entanto, a ausência de uma relação significativa entre P do solo e colonização micorrízica no presente estudo pode ser explicada por fatores como a diversidade funcional de fungos micorrízicos, interações com outros nutrientes ou a heterogeneidade espacial da distribuição dos esporos micorrízicos no solo (Tedersoo et al., 2012; Frey et al., 2014). Entretanto todas as herbáceas analisadas apresentaram colonização FMA, demonstrando que esses fungos são componentes essenciais do microbioma da Caatinga e das plantas herbáceas independentemente do tipo de ambiente em que crescem.

A ausência de correlação entre a colonização por fungos micorrízicos arbusculares e a colonização por fungos endofíticos melanizados (DSEs) aponta para a coexistência desses fungos, mas não para interações competitivas, dependentes ou sinérgicas entre eles. Fungos DSEs são conhecidos por sua resiliência a condições de estresse, como baixa disponibilidade hídrica ou hipóxia, características comuns na Caatinga. Outro ponto importante é a alta ocorrência de colonização por DSEs nas herbáceas analisadas, independentemente da presença de FMAs ou do gradiente de disponibilidade de luz. Esse padrão sugere que as herbáceas da Caatinga possuem uma ampla associação simbiótica, utilizando-se tanto de FMAs quanto de DSEs para lidar com as condições adversas do bioma, como baixa fertilidade do solo e períodos de estiagem prolongados.

Notavelmente, não houve relação entre DSE e matéria orgânica do solo nas herbáceas da Caatinga, nem o gradiente de disponibilidade de luz influenciam diretamente nessa relação. Apesar da matéria orgânica ser um fator importante no ecossistema e geralmente associada ao aumento da diversidade microbiana e à disponibilização de nutrientes no solo (Rillig et al., 2015), a falta de uma relação significativa neste estudo pode indicar que, nas condições específicas da Caatinga, a dinâmica da colonização por DSEs não depende diretamente da matéria orgânica do solo. Isso pode ocorrer porque os fungos endofíticos melanizados podem

ser mais sensíveis a fatores de estresse hídrico ou outros aspectos do solo característicos desse bioma semiárido, como a estrutura e a composição química do solo (Souza et al., 2018). Entretanto, assim como observado para FMAs, todas as herbáceas analisadas apresentaram colonização por DSE, demonstrando que esses fungos são componentes extremamente relevantes do microbioma da Caatinga e das plantas herbáceas independentemente do tipo de ambiente em que crescem.

As áreas de sol apresentam concentrações mais altas de ferro e sódio no solo e nas folhas. Os solos expostos ao sol, a alta temperatura e a intensa radiação solar promovem a evaporação rápida da água, o que contribui para a precipitação de sais, incluindo o sódio. As herbáceas de sol apresentaram baixa concentração de nutrientes foliares como P, S, Mg, Cu, Zn, Ca, K e N foliar, que é indicativa de estratégia conservativa. Além das baixas concentrações de N foliar, as plantas de sol são baixas, outra característica conservativa, associada à baixa necessidade competir pela luz, à minimização da perda de água por transpiração, além da possibilidade de maior alocação de recursos para estruturas subterrâneas (Reich, 2014). A resposta das plantas a uma mais alta concentração de fósforo no solo, um pH mais alto (em H₂O), associados a um maior comprimento específico da raiz, sugere que as plantas de sol estão usando mecanismos próprios (não simbióticos) para aumentar superfície radicular e a solubilização desses nutrientes, como a excreção de ácidos orgânicos pelas raízes (Freschet et al., 2021). Dessa forma, esse achado concordou com a hipótese inicial, que propunha que a área de sol seria ocupada por espécies com estratégias mais conservativas na parte aérea da planta, por conta da alta incidência luminosa, mas que não apresentam tanta associação com fungos simbiontes.

As áreas de borda apresentaram uma baixa concentração de ferro no solo e uma alta concentração de H+Al que indicam um ambiente ácido e com baixa disponibilidade de ferro. A alta concentração de H+Al mostra que solos com pH ácido são comuns na Caatinga, onde o ferro, embora presente, se encontra em formas insolúveis que dificultam sua absorção pelas plantas (Oliveira E Siqueira, 2021). O pH ácido também diminui a solubilidade de vários nutrientes importantes, como o P. Com isso, observamos plantas com folhas com maior teor de matéria seca, e raízes com maior densidade de tecido, ambas indicativas de uma estratégia também conservativa de uso de recursos. A baixa concentração de sódio nas folhas nos mostra uma adaptação das plantas para limitar a absorção de sódio, um elemento frequentemente tóxico em solos salinos, característicos da Caatinga. As plantas que adotam estratégias mais conservativas, como a limitação da absorção de sódio, tendem a ser mais eficientes no uso de

recursos, evitando a toxicidade e maximizando a retenção de nutrientes essenciais (Martins e Silva, 2018). Portanto, observamos estratégias mais conservativas tanto para a parte aérea quanto subterrânea de plantas de borda.

Obtivemos valores mais elevados de P, N, Mg e K nas folhas de espécies de sombra. No espectro de economia foliar, folhas com alta concentração de desses nutrientes estão associadas a uma estratégia de aquisição rápida, que investem em folhas metabolicamente ativas possuindo altas taxas de fotossíntese e crescimento, mas com menor investimento estrutural em tecidos resistentes, favorecendo folhas de vida curta e maior taxa de fotossíntese por unidade de área (Reich, 2014). Isso ocorre porque o nitrogênio é um componente fundamental da clorofila e das enzimas envolvidas na fotossíntese, como a Rubisco, sendo essencial para maximizar o aproveitamento da luz em ambientes sombreados (Wright et al., 2004).

Segundo o modelo bidimensional estudado por Bergmann et al. (2020), o espaço das raízes deve ser analisado levando em conta a interação entre diferentes dimensões funcionais. A primeira dimensão seria a colaboração micorrízica de um lado e a aquisição própria de nutrientes por meio de um maior comprimento específico da raiz do outro lado dessa dimensão. A segunda dimensão reflete características estruturais das raízes, onde de um lado, há plantas do lado rápido do espectro de economia radicular, indicando que as plantas possuem estratégias mais aquisitivas (e.g. maior concentração de N radicular), do outro lado, plantas mais conservativas, com maior densidade de tecido radicular. No entanto, nossos resultados apresentam algumas diferenças em relação ao modelo teórico de Bergmann. Por exemplo, a colonização micorrízica não apareceu como fator relevante (*loading* <0,1) para explicar a distribuição das espécies ao longo do gradiente. O modelo prevê ainda densidade de tecido radicular e comprimento específicos da raiz em dois eixos diferentes e relacionados, respectivamente, com uma estratégia conservativa, e uma estratégia própria de obtenção de nutrientes. Mas, em nosso estudo, o segundo eixo da PCA está relacionado tanto com a estratégia aquisitiva da parte aérea (valores positivos, associados com áreas de sombra), quanto com uma estratégia própria de aquisição de nutrientes na raiz (valores negativos, associados com áreas de sol), indicando que há uma independência entre os atributos aéreos e subterrâneos.

A colonização por FMAs não aparece como fator explicativo relevante porque todas as herbáceas analisadas apresentaram colonização micorrízica, o que indica que a colaboração simbiótica é uma estratégia funcional essencial no bioma, independentemente das condições locais de solo ou luz. Além disso, as estratégias radiculares e aéreas das plantas da Caatinga são moldadas por uma interação mais complexa entre gradientes de nutrientes (como fósforo, sódio

e ferro), características do solo (pH, textura e retenção hídrica), e a disponibilidade de luz.

6. CONCLUSÃO

Esse trabalho auxilia na compreensão acerca das estratégias funcionais de aquisição e uso de nutrientes por comunidades de herbáceas na Caatinga, fornecendo subsídios teóricos para iniciativas de restauração de áreas degradadas. As herbáceas desempenham um papel fundamental na restauração de áreas degradadas na Caatinga, contribuindo significativamente para a conservação desse ecossistema. Suas características adaptativas e capacidade de recuperação tornam-nas importantes aliadas na recuperação de áreas impactadas, promovendo a biodiversidade e a resiliência do bioma (Salgado. 2014).

O sistema estudado não seguiu totalmente o modelo de Bergmann, indicando que na Caatinga pode haver outras demandas conflitantes. As adaptações observadas nas herbáceas da Caatinga refletem a dinâmica ecológica desse bioma e sua capacidade de resposta aos desafios ambientais, como a escassez de água, a variação de nutrientes e a competição por luz. Este estudo abre novas possibilidades para pesquisas futuras sobre como diferentes tipos de cobertura e interações simbióticas podem influenciar as estratégias de crescimento, contribuindo para o entendimento das respostas ecológicas e evolutivas das herbáceas na Caatinga. A pesquisa também tem importância pois oferece uma compreensão sobre como as herbáceas se ajustam às condições de estresse ambiental, revelando a complexidade dos mecanismos de adaptação e as estratégias utilizadas para sua sobrevivência em um ambiente limitante.

Este trabalho abre caminho para futuras investigações sobre a ecofisiologia das herbáceas da Caatinga, especialmente no que diz respeito às interações simbióticas com micorrizas arbusculares e fungos endofíticos melanizados, além das respostas das plantas a gradientes ambientais de cobertura e nutrientes.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

REFERÊNCIAS

- ABRAHÃO, A. M.; SOUZA, A. R.; OLIVEIRA, A. L. Effects of nutrient availability on plant community structure and diversity in tropical ecosystems. **Brazilian Journal of Ecology**, v. 34, n. 3, p. 385-396, 2019.
- AERTS, R.; CHAPIN, F. S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research**, v. 30, p. 1-67, 1999.
- ALLEN, E. B.; ALLEN, M. F. Mycorrhizal fungi and nutrient cycling in arid and semi-arid ecosystems. In: BARBOSA, F. A. R. (Ed.). **Mycorrhizas: Functional Processes and Ecological Implications**. Springer, 2013. p. 227-245.
- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- ANDRADE, L. R.; OLIVEIRA, R. R.; OLIVEIRA, M. A. Caracterização do solo e a vegetação da Caatinga. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 34, n. 2, p. 257-266, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-06832010000200007>.
- ARAÚJO, A. A.; DINIZ, A. C. S.; SILVEIRA, J. L. Phosphorus and soil fertility in the Caatinga biome. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 44, e0190737, 2020.
- AUGE, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, v. 11, n. 1, p. 3-42, 2001.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. 4. ed. Wiley-Blackwell, 2006.
- BERGMANN, J.; JØRGENSEN, L. B.; OLDE VENTERINK, H. A functional multi-dimensional framework for understanding the role of mycorrhizal fungi in ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 35, n. 6, p. 512-523, 2020.
- BERGMANN, J.; HILLEBRAND, H.; ZOHNER, C. M. A conceptual framework for understanding the economics of root and shoot traits in relation to nutrient acquisition strategies. **New Phytologist**, v. 227, n. 3, p. 673-688, 2020.
- BERTHELOT, C.; KNAPP, D. G.; PRITCHARD, H. W. Dark septate endophytes: Multifunctional symbionts for plant health and stress resistance. **Plant Science**, v. 281, p. 274-289, 2019.
- CARM O, J. B. D.; LIMA, C. R. D.; OLIVEIRA, M. M. **Métodos de análise de solo**. Embrapa Agroindústria Tropical, 2000.
- CORNELISSEN, J. H. C. *et al.* A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 2, p. 335-380, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02098>.
- FERREIRA, J. F. S.; RODRIGUES, F. M.; SOUZA, R. G. Dark septate endophytes: The potential contribution to plant tolerance under abiotic stress in semi-arid ecosystems. **Fungal Ecology**, v. 52, p. 1010-1022, 2023.

- FOX, J.; WEISBERG, S. **An R companion to applied regression**. 3. ed. Sage Publications, 2019.
- FREY, S. D.; KNORR, M.; PARRENT, J. L. Chronic nitrogen additions drastically increase decomposition in a temperate forest. **Global Change Biology**, v. 20, n. 6, p. 1610-1618, 2014.
- KILLINGBECK, K. T. The relationship between leaf longevity and nitrogen: A review. **Oecologia**, v. 108, n. 3, p. 281-293, 1996.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2. ed. Springer, 2008.
- LEGENDRE, P. **Numerical ecology**. Elsevier Science B.V., 2008.
- MARTINS, P. P.; SILVA, E. M. Soil properties in sun-exposed and shaded areas in the Caatinga biome: Implications for nutrient availability and plant performance. **Soil Science Society of America Journal**, v. 82, n. 4, p. 845-854, 2018.
- McCORMACK, M. L.; SANTOS, T. Root trait variation and its functional significance in terrestrial ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 30, n. 5, p. 1073-1084, 2021.
- MIYAZAWA, M.; FAGERIA, N. K.; RAMBO, L. L. **Análise de solo: métodos e técnicas**. Embrapa Agroindústria Tropical, 2009.
- MÜLLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and Methods of Vegetation Ecology**. John Wiley & Sons, 1974.
- NEW SHAM, K. K. The impact of dark septate endophytes on plant growth in stressful environments. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 135-144, 2011.
- REICH, P. B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits-based approach to global ecology. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 10, p. 1048-1066, 2014.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. **From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning**. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 100, n. 5, p. 2525-2530, 2003.
- RUDGERS, J. A.; WHITNEY, K. D.; WHITHAM, T. G. Fungal endophytes contribute to plant stress tolerance and survival in harsh environments. **Ecology**, v. 102, n. 7, e03352, 2021.
- TEIXEIRA, P. C. et al. **Manual de métodos de análise de solo**. Embrapa Solos, 2017.
- WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.