



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
VEGETAL**

KARINA TIUSSI BATISTI KNUPP

**ANÁLISE DO NÍVEL DE VULNERABILIDADE DOS RESERVATÓRIOS
DE CARBONO EM ARBÓREAS FUNCIONAIS DE RESTINGA E
MANGUEZAL ÀS VARIAÇÕES DO CLIMA**

VITÓRIA-ES

2018

KARINA TIUSSI BATISTI KNUPP

**ANÁLISE DO NÍVEL DE VULNERABILIDADE DOS RESERVATÓRIOS
DE CARBONO EM ARBÓREAS FUNCIONAIS DE RESTINGA E
MANGUEZAL ÀS VARIAÇÕES DO CLIMA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Fisiologia Vegetal.

Orientador: Prof.º. Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol

VITÓRIA - ES

2018

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Setorial do Centro de Ciências Humanas e Naturais da
Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)
Saulo de Jesus Peres – CRB-6 ES-000676/O

K74a Knupp, Karina Tiussi Batisti, 1985-
Análise do nível de vulnerabilidade dos reservatórios de
carbono em arbóreas funcionais de restinga e manguezal às
variações do clima / Karina Tiussi Batisti Knupp. – 2018.
83 f. : il.

Orientador: Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol.
Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e
Naturais.

1. Mudanças climáticas. 2. Plantas – Adaptação. 3. Plantas
das restingas. 4. Plantas do manguezal. 5. Vulnerabilidade. I.
Cuzzuol, Geraldo Rogério Faustini. II. Universidade Federal do
Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. III.
Título.

CDU: 57

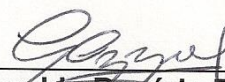
Karina Tiussi Batisti Knupp

**“ANÁLISE DO NÍVEL DE VULNERABILIDADE DOS
RESERVATÓRIOS DE CARBONO EM ARBÓREAS FUNCIONAIS DE
RESTINGA E MANGUEZAL ÀS VARIAÇÕES DO CLIMA”**

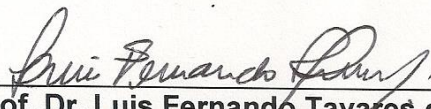
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em 08 de março de 2018.

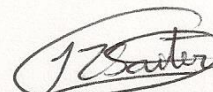
Comissão Examinadora:



Prof. Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol
Orientador e Presidente da Comissão – UFES



Prof. Dr. Luis Fernando Tavares de Menezes
Membro Titular Interno - UFES



Prof. Dr. Felipe Zamborlini Saiter
Membro Titular Externo – UFES

“Tudo posso naquele que me fortalece”

(Fp 4:13)

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me permitir realizar esse trabalho com dedicação e me manter firme durante toda essa jornada;

Aos meus pais, pelo incentivo, com palavras sábias e companheirismo em todos os momentos;

Ao meu esposo, pelo incentivo, companheirismo, apoio e amor. Que não mediu esforços para me ajudar;

Ao meu irmão e sua esposa, pelo carinho e acolhida;

Ao meu orientador, Prof. Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol, que proporcionou a realização desse projeto. Obrigada pela orientação e confiança depositada;

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV), pelos ensinamentos transmitidos, dedicação e essenciais contribuições;

A Universidade Federal do Espírito Santo pelo ensino e infraestrutura disponibilizada, e ao PPGBV pela oportunidade para realizar esta pós-graduação;

A Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de estudos;

Aos meus amigos que estiveram manifestando carinho e apoio nos momentos difíceis e contribuíram para a realização desse projeto, pela paciência e dedicação dos doutorandos Bernardo Pretti Becacici Macieira, Tatiane Aparecida Zorzal e aos amigos Caroline Quenupe Campos, Débora Aviz, Láiza Araújo Valfré, e Thaís de Assis Volpi;

A todos os colegas do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, pelo apoio e por todos os momentos vividos juntos;

A Prof^a Patrícia Machado Bueno Fernandes (PPGBIOTEC), pela parceria e seu orientado de mestrado Marlonni Maurastoni Araujo por auxiliar na realização da análise de amido em seu laboratório;

Aos membros da banca, que aceitaram corrigir este trabalho e por todas as essenciais contribuições para a melhoria do estudo.

LISTA DE FIGURAS

Figura 01: Estrutura linear da amilose (adaptado, SOUZA et al., 2005)	23
Figura 02: Estrutura química da sacarose (adaptado, SOUZA et al., 2005)	24
Figura 03: Modelo simplificado da interação dos principais polissacarídeos na parede celular vegetal. (A) Hemiceluloses associadas à superfície do cristalino de celulose – rede de microfibrilas. (B) Modelo de 36 cadeias de fibrila elementar de celulose. A cadeia de glucanos baseia-se em estrutura de raio-x de celulose I β . (C) Rede de ligação de hidrogênio intra e intercadeia em celulose I β . (adaptado, HIMMEL et al., 2007)	26
Figura 04: (A) Unidade básica da cadeia de celulose; (B) Ligação glicosídica tipo β -D (1,4) da molécula de celulose; (C) Estrutura da fração celulósica. (adaptado, ANDRADE, 2009).....	27
Figura 05: Estrutura típica da hemicelulose com as diferentes ligações e compostos encontrados nas ramificações. (DODD; CANN, 2009).....	28
Figura 06: Estrutura química dos xilanos. (adaptado, GOMES et al., 2007)	29
Figura 07: Estrutura da Pectina. (adaptado, BRANDÃO; ANDRADE, 1999)	29
Figura 08: (A) Exemplo de fragmento de estrutura de Lignina. (adaptado, ANDRADE, 2009) (B) Estruturas dos álcoois precursores das unidades fenilpropanóides guaiacila (G), siringila (S) e <i>p</i> -hidroxifenila (H). (adaptado, VANHOLME et al., 2010)	31
Figura 09: Parque Estadual Paulo César Vinha (PEPCV), município de Guarapari – ES.....	39
Figura 10: Área de amostragem do PEPCV, formação Aberta de <i>Clusia</i>	40
Figura 11: Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão, município de Vitória – ES	41
Figura 12: Área de amostragem no manguezal da Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão.....	41
Figura 13: Precipitação e temperaturas mínima, média e máxima mensal dos períodos de Junho de 2015 a Junho de 2017 (INCAPER). Setas indicam meses de coleta.....	49
Figura 14: Umidade relativa do ar, médias mensais, dos períodos de Julho de 2015 a Julho de 2017 (INCAPER) (obs.: os dados referentes ao mês de junho de 2015 não foram informados). Setas indicam meses referentes as coletas	50

Figura 15: Radiação solar (Kjm ²) mensal de Julho de 2015 a Junho de 2017 (INCAPER) (obs.: os dados referentes ao mês de junho de 2015 não foram informados). As setas indicam os meses em que as coletas foram realizadas....	51
Figura 16: Concentração de amido em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Rhizophora mangle</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta)	52
Figura 17: Concentração de sacarose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Rhizophora mangle</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta)	53
Figura 18: Concentração de carboidratos solúveis totais em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Rhizophora mangle</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta)	54
Figura 19: Concentração de amido em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga <i>Clusia hilariana</i> , <i>Ocotea notata</i> e <i>Protium icicariba</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).....	55
Figura 20: Concentração de sacarose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga <i>Clusia hilariana</i> , <i>Ocotea notata</i> e <i>Protium icicariba</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).....	56
Figura 21: Concentração de carboidratos solúveis totais em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga <i>Clusia hilariana</i> , <i>Ocotea notata</i> e <i>Protium icicariba</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05)	57
Figura 22: Concentração de celulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Rhizophora mangle</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da	

média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05)	58
Figura 23: Concentração de hemicelulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Rhizophora mangle</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).....	59
Figura 24: Concentração de lignina em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Rhizophora mangle</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta)	60
Figura 25: Concentração de celulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga <i>Clusia hilariana</i> , <i>Ocotea notata</i> e <i>Protium icicariba</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05)	61
Figura 26: Concentração de hemicelulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga <i>Clusia hilariana</i> , <i>Ocotea notata</i> e <i>Protium icicariba</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta)	62
Figura 27: Concentração de lignina em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga <i>Clusia hilariana</i> , <i>Ocotea notata</i> e <i>Protium icicariba</i> . Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05)	63

LISTA DE TABELAS

Tabela 01: Diferentes tipos de formação da restinga de acordo com Pereira (2003)	34
Tabela 02: Soluções utilizadas na sequência de lavagens para extração de lignina	47

RESUMO

Mudanças no clima vêm acontecendo com implicações nos regimes térmicos e na precipitação. Como as plantas irão responder a essas mudanças ainda é incerto. Em especial aos reservatórios de carbono, que representam até 80 % da massa estrutural das plantas. Dar-se o interesse em investigar o nível de vulnerabilidades de algumas espécies das formações costeiras de restinga e de manguezal do bioma Mata Atlântica da Grande Vitória - ES em relação às variações do clima. Para tanto, foram determinados os teores dos reservatórios de carbono em órgãos fonte (folhas) e dreno (caule) nas espécies de restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icicariba* e do manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* no outono de 2016 e verão de 2017. Os dados foram relacionados com os valores de temperatura e precipitação. Foram determinados os teores dos carboidratos não estruturais (amido, sacarose e carboidratos solúveis totais) e polímeros estruturais de parede celular (celulose, hemicelulose e lignina). Os dados foram submetidos a análise de variância e ao teste Tukey ao nível de 5 % ($P < 0.05$) de significância, quando necessário. O verão apresentou maior precipitação. No outono de 2016 a temperatura média foi de 27 °C e no verão de 2017, 25 °C. As espécies das duas formações costeiras responderam de forma diferente em relação as variações do clima. No manguezal, a concentração de celulose em caule e folha variou, sendo maior no verão. Na restinga, a concentração de celulose e amido em caule e folha foi maior no verão. Da mesma forma, na restinga, o carboidrato não estrutural sacarose da folha, também foi maior no verão. A concentração de lignina caulinar na restinga, foi maior no outono. A restinga, por exibir alteração nas concentrações de seus reservatórios de carbono às variações de temperatura e precipitação entre o outono e verão, pode ser considerada, com maior vulnerabilidade às mudanças de temperatura e precipitação em que os ecossistemas vêm sendo submetidos.

Palavras-chave: Mudanças climáticas • reservatórios de carbono • restinga • manguezal • vulnerabilidade •

ABSTRACT

Changes in climate have been taking place with implications for thermal regimes and precipitation. How plants will respond to these changes is still uncertain. In particular carbon pools, which account for up to 80% of the structural mass of plants. It is interesting to investigate the vulnerability level of some species of the coastal formations of restinga and mangrove of the Mata Atlântica biome of Greater Vitória - ES in relation to the variations of the climate. Therefore, the carbon storages contents in leaf and drain (stem) organs of *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* and *Protium icicariba* restinga, and *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle* were evaluated in the autumn of 2016 and summer of 2017. Data were related to temperature and precipitation values. Non-structural carbohydrates (starch, sucrose and total soluble carbohydrates) and cell wall structural polymers (cellulose, hemicellulose and lignin) were determined. Data were submitted to analysis of variance and Tukey test at the 5 % level ($P < 0.05$) of significance, when necessary. The summer showed more precipitation. In the autumn of 2016 the average temperature was 27 ° C and in the summer of 2017, 25 ° C. The species of the two coastal formations responded differently to climate variations. In the mangrove, the concentration of cellulose in stem and leaf varied, being higher in the summer. In the restinga, the concentration of cellulose and starch in stem and leaf was higher in the summer. Similarly, in the restinga, the non-structural sucrose carbohydrate from the leaf, was also higher in summer. The concentration of lignin in the restinga was higher in the autumn. The restinga, due to changes in the concentrations of its carbon storages to temperature and precipitation variations between autumn and summer, can be considered, with greater vulnerability to temperature and precipitation changes in which ecosystems are being submitted.

Key words: Climate change • carbon storages • restinga • mangrove • vulnerability

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	14
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	17
2.1 <i>As mudanças climáticas</i>	17
2.2 <i>Metabolismo de carboidratos</i>	20
2.3 <i>Carboidratos não estruturais</i>	21
2.4 <i>Carboidratos estruturais e lignina</i>	25
2.5 <i>Ecossistema restinga</i>	32
2.6 <i>Ecossistema manguezal</i>	35
3. OBJETIVO GERAL.....	38
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	38
5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	39
5.1 <i>Área de estudo</i>	39
5.2 <i>Delineamento experimental</i>	42
5.3 <i>Carboidratos não estruturais</i>	43
5.3.1 <i>Amido</i>	43
5.3.2 <i>Determinação de carboidratos solúveis</i>	44
5.4 <i>Polímeros de parede celular</i>	45
5.4.1 <i>Celulose</i>	45
5.4.2 <i>Hemiceluloses</i>	45
5.4.3 <i>Lignina</i>	47
5.5 <i>Análise Estatística</i>	48
6. RESULTADOS	49
6.1 <i>Dados climáticos</i>	49
6.2 <i>Carboidratos não estruturais</i>	51
6.3 <i>Carboidratos estruturais</i>	57
7. DISCUSSÃO	64
8. CONCLUSÃO E CONSIDERAÇÃO FINAL	69
9. REFERÊNCIAS	70

1. INTRODUÇÃO

As mudanças do clima vêm sendo intensificadas por ações antrópicas, colocando em risco a biodiversidade do planeta (BUCKERIDGE et al., 2007). A temperatura média da atmosfera terrestre deverá aumentar de 0,3 a 4,8 °C neste século (IPCC, 2014), podendo causar sérios prejuízos aos ecossistemas terrestres (BUCKERIDGE et al., 2007), principalmente os costeiros (CLOUGHT, 2013). É provável que o aumento da temperatura e concentração de CO₂ na atmosfera causem alterações na umidade atmosférica, nos regimes de precipitação, mudanças na circulação atmosférica e oceânica, e também no aumento da retenção de vapor de água no ar (SIMMS, 2006). Condições de clima futuro têm indicado, além do aumento de temperatura, alterações no regime de chuvas, com aumento na frequência de eventos climáticos extremos (IPCC, 2014).

As plantas, em resposta às variações ambientais intensas, podem desenvolver estratégias adaptativas (LAMBERS, 2006), que lhes permitem evitar e / ou tolerar aos fatores de estresse, permitindo sua sobrevivência (SHAIK; RAMAKRISHNA, 2014). Fatores abióticos como clima, temperatura, luminosidade, precipitação, a altitude e o solo, são condições precursoras às respostas adaptativas das plantas (LARCHER, 2000). No entanto, com relação às adaptações de espécies arbóreas nativas, especialmente adaptações associadas a estocagem de carbono (KÖRNER, 2009), pouco se sabe, principalmente nas diferentes fisionomias da Floresta Atlântica.

O principal e mais eficiente mecanismo de sequestro de carbono é a fotossíntese (BUCKERIDGE; AIDAR, 2002). Através desse processo, o carbono assimilado é armazenado em compostos produzidos em grande quantidade pelas plantas, e que possuem altas proporções de carbono, os carboidratos (LAMBERS, 2006; BUCKERIDGE et al., 2007).

Os carboidratos podem ser estocados em reservatórios de carbono na forma de compostos não estruturais como amido, sacarose, glicose e frutose, e estruturais, presentes na parede celular na forma de celulose e hemicelulose (BUCKERIDGE et al., 2007). A parede celular vegetal é a maior reserva de carbono orgânico na natureza. Sua composição química é diversificada, sendo composta por

agrupamentos macromoleculares de natureza heterogênea. Além dos polissacarídeos (celulose e hemicelulose), há também substâncias fenólicas, como a lignina e pequenas proporções de proteínas e pectinas (SUN; CHENG, 2002).

A presença e deposição de lignina reforça a resistência e rigidez das paredes celulares e pode ser um componente chave da resposta da planta aos fatores ambientais (VANHOLME et al., 2010; HAMANN, 2012). A arquitetura da parede celular é importante na resistência da planta ao estresse abiótico e essencial na detecção do mesmo (SEIFERT; BLAUKOPF, 2010).

Carboidratos são compostos relacionados às características do ambiente em que as plantas se estabeleceram. De maneira especial, relacionados ao estresse, por exercer proteção contra condições ambientais adversas como temperaturas extremas, alta irradiância solar (COUÉE et al., 2006), restrição hídrica e alta salinidade (SOUZA et al., 2004). Dentre os ajustes das plantas em resposta ao aumento de CO₂ (STITT, 1991) e irradiação solar, destaca-se o acúmulo intracelular de carboidratos solúveis (glicose, frutose e sacarose) osmoticamente ativos que agem na manutenção da turgescência celular, abertura estomática e atividade fotossintética (SOUZA et al., 2004).

A temperatura e a precipitação estão entre os fatores ambientais mais importantes para o desenvolvimento das plantas, pois estão diretamente envolvidos na regulação dos processos biológicos e químicos, e podem causar uma cascata de efeitos desde o organismo até o ecossistema (BEIER, 2004). No contexto de aquecimento global, é provável que um aumento da temperatura seja um estresse abiótico chave para o qual as plantas terão de se ajustar para sobreviver (HALL, 1992), podendo em função desse fator estressante, promover alterações na parede celular (YANG et al., 2006).

Os ecossistemas costeiros restingas e manguezais, estão sob constante influência das alterações sazonais de temperatura, pluviosidade, irradiância, salinidade e alagamento (PEREIRA, 1990; VANUCCI, 1999). As mudanças climáticas podem interferir na dinâmica funcional desses ecossistemas, com implicações na alocação nos “pools” de reservatórios de carbono (BUCKERIDGE et al., 2007).

Estudos de influência das variações climáticas, como temperatura e precipitação, nos reservatórios de carbono em plantas adultas arbóreas em ecossistemas costeiros associados à Mata Atlântica são escassos. Na restinga, as espécies vivem sob temperatura atmosférica elevada, efeito da salinidade, deficiência hídrica e nutricional do solo (SCARANO, 2002). No manguezal, há também a influência de temperatura elevada, salinidade e, além do fator alagamento (CLOUGHT, 2013). O efeito das mudanças no clima possibilitaria ambientes mais extremos, induzindo as espécies a se aclimatarem e/ou adaptarem ou migrarem para outras regiões (BUCKERIDGE et al., 2007).

O conhecimento da dinâmica dos reservatórios de carbono em plantas sob variações climáticas, possibilitará melhor compreensão dos mecanismos fisiológicos de adaptação e/ou aclimação nos ecossistemas. O entendimento dos efeitos das alterações de temperatura e pluviosidade nos reservatórios de carbono, contribuirá para a projeção do nível de vulnerabilidade dos ecossistemas costeiros da Floresta Atlântica em um cenário de mudanças climáticas a médio e longo prazo. Buscou-se com o presente estudo analisar qual das formações costeiras, restinga ou manguezal, apresenta maior ou menor vulnerabilidade em reservatórios de carbono às variações de temperatura e precipitação.

Considerando que a vegetação do ecossistema manguezal está bem adaptada à elevada salinidade e alagamento, espera-se que os reservatórios de carbono das espécies desta formação costeira sejam menos vulneráveis às variações a curto prazo do clima em relação a algumas espécies do ecossistema restinga. Para testar esta hipótese foram analisados teores de açúcares e polímeros de parede celular em órgãos fonte (folha) e dreno (caule) em algumas espécies da vegetação de manguezal e de restinga em estações do ano marcadas pelas temperaturas e precipitações contrastantes (verão e outono).

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 *As Mudanças Climáticas*

As mudanças climáticas são complexas e multifacetadas, pois envolvem diversos fatores que podem impactar na estabilidade, integridade e funcionamento dos ecossistemas. Estima-se que as alterações dos níveis atmosféricos de CO₂ e aumento da temperatura média regional ou global, ocasionem mudanças nas estações, nos padrões de chuva e aumento da frequência e severidade de eventos extremos como tempestades, secas e inundações, com prejuízos ainda imprevisíveis (CLOUTH, 2013). No Brasil, até 2100, espera-se um aumento entre 2,5 a 3 °C na temperatura do ar e um incremento de 25 a 30 % no percentual de chuvas para a região sul e sudeste da Mata Atlântica (RAN1, 2013).

Embora o aquecimento previsto para as regiões tropicais seja inferior ao esperado em maiores latitudes, há evidências de que as regiões da floresta tropical já estejam aquecendo (MALHI; WRIGHT, 2004), e mesmo um pequeno aquecimento pode ser importante onde as temperaturas já são altas (RAICH et al., 2006).

Desde o início do século XVIII, com a Revolução Industrial, a concentração de CO₂ vem aumentando, passando de cerca de 280 ppm na era pré-industrial para mais de 368 ppm no ano de 2000 (WATSON et al., 2001). Atualmente, a concentração de CO₂ encontra-se em torno de 390 ppm, e possivelmente atinja o dobro nos próximos 100 anos (IPCC, 2014).

A maioria das espécies que dominam a biosfera atual evoluiu sob concentrações de CO₂ que variaram entre 280 a 240 ppm de acordo com dados obtidos desde 650.000 anos atrás (KÖRNER, 2006). A concentração de CO₂ mais baixa já registrada ocorreu a 18.000 anos (PETIT et al., 1999) sendo suficiente para ampliação de 180.000 para 250.000 espécies de plantas que atualmente compõem a cobertura vegetal do planeta (KÖRNER, 2006).

Mesmo com a alta representatividade das florestas tropicais na biomassa terrestre, estudos que buscam compreender como esses ecossistemas irão responder às mudanças climáticas são poucos (KÖRNER, 2009). É evidente que as

plantas podem utilizar mecanismos adaptativos para sobreviver aos possíveis cenários ambientais impostos pelas mudanças globais (COATES et al., 2011). Com o aquecimento da terra, é presumível que várias espécies vegetais tenham que migrar para maiores latitudes e/ou altitudes em busca de temperaturas que se aproximam da sua condição ótima. Entretanto, algumas não conseguirão devido à rapidez das mudanças climáticas, à escassez de espaços naturais ou a falta de vinculação entre as áreas (BUCKERIDGE et al., 2007).

A temperatura constitui um importante componente climático determinante da distribuição, adaptação e produção das plantas, pois está intimamente ligada nas taxas evaporativas da atmosfera. A adaptabilidade das plantas a altas temperaturas pode ser medida em função da capacidade em manter a fotossíntese líquida sob temperaturas supraótimas, ou acima do ótimo requerido para as taxas fotossintéticas (LARCHER, 2000).

Com o aumento contínuo do CO₂, acarretando em intensificação do efeito estufa, espera-se que a temperatura do planeta aumente nos próximos 100 anos. Os impactos provocados pelo aumento de temperatura, com a elevação do CO₂ atmosférico na fisiologia das plantas, podem modificar seu estabelecimento, uma vez que o ambiente pode influenciar o crescimento da planta, bem como sua sobrevivência (CHAKRABORTY et al., 2008). O metabolismo da planta é altamente suscetível às elevadas temperaturas ao proporcionar alterações na condutância estomática e da difusibilidade do CO₂ no mesófilo, assim como também, inibindo a expansão foliar, promovendo a abscisão foliar e o crescimento acentuado de raízes, devido ao efeito direto no potencial hídrico da planta (LARCHER, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2013). O déficit hídrico, tanto no solo quanto no ar, são importantes fatores que limitam a fotossíntese e o crescimento, embora a alta luminosidade e a alta temperatura também contribuam para a redução da aquisição do carbono (FARIA et al., 1998).

Outro aspecto que é altamente afetado pelo aumento da temperatura é a respiração, processo muito sensível, e que juntamente a elevação da temperatura, aumenta de forma exponencial (ATKIN et al., 2000). Chambers et al. (2004), trabalhando com a floresta tropical na região da Amazônia Central, mostraram relação direta da taxa respiratória das folhas ao aumento da temperatura.

A água é o principal constituinte dos vegetais, representando 50 % da produção da massa fresca nas plantas lenhosas e cerca de 80 a 95 % nas plantas herbáceas, sendo indispensável para o bom funcionamento no transporte de solutos e gases, participando do metabolismo vegetal, como componente essencial para o crescimento da planta (LARCHER, 2000). O déficit hídrico é considerado um dos fatores estressantes de maior efeito na produtividade agrícola e, intimamente associado a distribuição das espécies nas diferentes zonas climáticas do globo, além de influenciar nos aspectos relacionados ao desenvolvimento vegetal, diminuindo a taxa fotossintética pela redução da área foliar e afetando vários outros processos fisiológicos (PIMENTEL, 2004).

Os efeitos deletérios do déficit hídrico dependem da sua intensidade, duração, época de ocorrência e da influência mútua com outros fatores que interferem no rendimento das culturas (BEZERRA et al., 2003). O déficit hídrico tem efeitos em diversos processos fisiológicos das plantas. Geralmente aumenta a resistência estomática, reduzindo a transpiração e, conseqüentemente, o suprimento de CO₂ para o processo de fotossíntese. Com o déficit hídrico, a atividade fotossintética declina simultaneamente com a diminuição do volume celular levando ao declínio da turgescência (MORAES et al., 2003).

A elevação da concentração de CO₂ pode afetar de forma direta e indireta na produção vegetal (SOUZA et al., 2008). O efeito direto se refere ao incremento de carbono para a fotossíntese resultando no aumento da produtividade primária das plantas. Os efeitos indiretos compreendem ao aumento da temperatura e seus efeitos nocivos na fisiologia e na produtividade das plantas (BUCKERIDGE et al., 2008b). O principal mecanismo de sequestro de carbono é a fotossíntese (BUCKERIDGE; AIDAR, 2002).

Ecossistemas litorâneos como restingas e manguezais, são susceptíveis às alterações climáticas, pois tais alterações podem afetar tanto a vegetação quanto processos bioquímicos do solo, aumento dos níveis de CO₂, temperatura e nível médio do mar. Esses aspectos, podem causar impacto significativo sobre o funcionamento dos ecossistemas (PASCOLALINI et al., 2014), como na síntese de carboidratos, que é um processo alterado em resposta ao estresse (SOUZA et al., 2004; COUÉE et al., 2006).

2.2 Metabolismo de carboidratos

A concentração de CO₂ na atmosfera influencia diretamente em um importante processo fisiológico nos vegetais: a fotossíntese, processo de reações fotoquímicas responsável pela produção da biomassa vegetal. Bioquimicamente, a fotossíntese consiste em uma série de reações químicas iniciando na hidrólise da molécula da água em presença de energia radiante, gerando poder redutor NADPH e ATP necessário na reação complementar de incorporação do carbono em compostos orgânicos (TAIZ; ZEIGER, 2013). A rota de fixação do CO₂ mais importante é o Ciclo de Calvin (ciclo redutor das pentoses fosfato) (MARTIN et al., 2000).

Através dos estômatos, o CO₂ é difundido da atmosfera para os espaços intercelulares no mesófilo e, em seguida para o interior dos cloroplastos. Dentro dos cloroplastos, inicia-se a via de fixação, onde o gás carbônico é combinado enzimaticamente à ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) através da enzima ribulose bifosfato carboxilase/oxigenase (RUBISCO). Forma-se então um intermediário instável de 6 carbonos. Esse intermediário é dissociado em duas moléculas de 3-fosfoglicerato (3-PGA) que são convertidos à trioses-fosfato (triose-P), em reações que requerem ATP e NADPH (EVANS; LORETO, 2000).

As trioses-P podem ser exportadas para o citosol, e utilizadas na síntese de açúcares solúveis, açúcares álcoois, oligossacarídeos solúveis ou na respiração. E ainda, serem mantidas dentro do cloroplasto e utilizadas na síntese de amido, ou para a regeneração do aceptor inicial do CO₂ no ciclo de Calvin (LEEGOOD et al., 2000; LAMBERS, 2006).

No final do processo de fotossíntese, as cadeias carbonadas sintetizadas serão utilizadas em diversas rotas metabólicas, compreendendo síntese de compostos orgânicos, carboidratos estruturais de parede celular e outros compostos ricos em energia. Quando a produção de carboidratos é além da capacidade de síntese das rotas metabólicas e, nem todos os esqueletos carbonados produzidos são utilizados, ocorre o acúmulo desses compostos, principalmente na forma de amido (DELUCIA et al., 1985) e sacarose (LEEGOOD et al., 2000).

Carboidratos não estruturais são acumulados e armazenados para manter o metabolismo à noite e uma variedade de funções da planta durante períodos estressantes, principalmente quando a assimilação de carbono é insuficiente para atender a demanda (KOZLOWSKI, 1992).

A assimilação do carbono pode ser maior ou menor do que a demanda por funções da planta (respiração, crescimento, etc.), resultando em períodos de superávit e déficit de carbono, respectivamente. Sabe-se que as plantas conseguem atingir um equilíbrio entre assimilação de carbono, estoque e crescimento. Porém, pouco se sabe como tais processos ocorrem (SMITH; STITT, 2007).

A homeostase das células vegetais é regulada pela disponibilidade de carboidratos e da sua capacidade de estocagem do carbono. Uma capacidade temporária de armazenamento pode se manifestar em folhas e em caules ao longo da rota de transporte, bem como em drenos vegetativos e reprodutivos já existentes (STITT, 1991).

2.3 Carboidratos não estruturais

O ciclo de redução do carbono resulta na produção de carboidratos que possuem variadas funções nas plantas, compreendendo o armazenamento e fonte de energia, translocação de carbono, compostos antioxidantes e também função protetora. A estrutura química e a concentração desses compostos variam entre espécies, órgãos, tecidos e células, assim como ao longo do dia, e nas diferentes estações do ano (SOUZA et al., 2005).

O amido e os açúcares solúveis redutores (glicose e frutose, especialmente) e não redutores (sacarose) são os principais carboidratos não estruturais acumulados em caules, folhas e frutos. Glicose, frutose e a sacarose constituem os açúcares solúveis totais, e o amido, por ser um composto insolúvel, é a reserva de carboidrato mais abundante nas plantas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Carboidratos são constituintes importantes da massa seca e substrato para a respiração (LEGROS et al., 2009). Seu metabolismo exerce papel fundamental no estabelecimento das espécies. Por participarem intensamente do metabolismo

celular, esses compostos, podem ser utilizados com a finalidade de reserva e de geração de energia para as plantas (LAMBERS, 2006). A demanda de reservas de carbono nas plantas varia entre espécies, tipos funcionais e está relacionada às condições ambientais (KOZLOWSKI, 1992).

Os carboidratos solúveis são reconhecidos como importantes sinalizadores de estresse, modelando a arquitetura da planta em resposta às condições ambientais adversas (SMEEKENS, 2000). A variação do conteúdo dos carboidratos solúveis caulinares pode indicar que estes compostos estejam relacionados a mecanismos adaptativos em resposta a determinados tipos de estresses (WÜRTH et al., 2005).

Há evidências de que concentrações de carboidratos não estruturais em plantas de climas árticos (CHAPIN; SHAVER, 1988), temperados (HOCH et al., 2003) e tropicais (WÜRTH et al., 2005) tendem a permanecer relativamente altos durante todo o ano, independente das flutuações sazonais e condições climáticas. Juntamente com outros compostos ricos em carbono e de baixo peso molecular, os açúcares solúveis estão envolvidos na sinalização (GIBSON, 2005), manutenção do turgor (HUMMEL et al., 2010), transporte do floema (SAVAGE et al., 2016) e, possivelmente, no reparo do xilema (SECCHI; ZWIENIECKI, 2011).

O amido, polissacarídeo de reserva mais abundante nas espécies vegetais, é constituído por duas frações distintas, a amilopectina e a amilose (Figura 01). A amilopectina é a fração majoritária e uma das maiores moléculas conhecidas. Possui estrutura ramificada e compreende o maior componente do amido nas folhas, sendo responsável pelo arranjo granular. A amilose é a fração minoritária dos grãos de amido, com estrutura linear e sua síntese é realizada no interior da matriz formada pela amilopectina (SOUZA et al., 2005).

Nos cloroplastos, os substratos para a síntese de amido são a glicose 1-fosfato e o ATP, que após ação da enzima ADP glicose pirofosforilase se converte em ADP-glicose. Este resíduo de glicose será adicionado ao final não redutor da cadeia de glicanos por ligações α -1,4 liberando o ADP. As ligações α -1,6 são responsáveis pela ramificação do polímero de amido e acontecem quando enzimas de ramificação do amido agem sobre a cadeia (TRETHERWEY; SMITH, 2000).

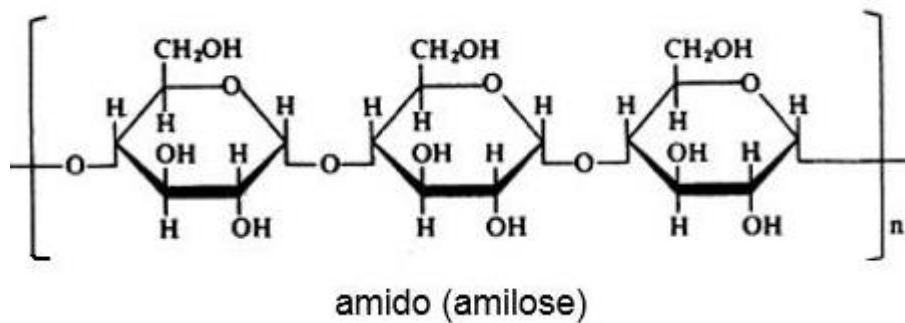


Figura 01: Estrutura linear da amilose. (adaptado, SOUZA et al., 2005)

De acordo com a função, o amido pode ser dividido em dois tipos, o de reserva e o transitório. O amido de reserva é acumulado em órgãos perenes e de dispersão, localizado em plastídeos denominados amiloplastos. O amido transitório é sintetizado nos cloroplastos como resultado do excesso de carbono recém assimilado. No período noturno, o amido transitório é quebrado em substratos que serão utilizados na síntese de sacarose. A sacarose será utilizada nos esqueletos de carbono e fornecerá energia para células foliares e tecidos não fotossintetizantes (SMITH; STITT, 2007).

O acúmulo de amido e a magnitude da variação ao longo do ciclo claro/escuro são diversificados consideravelmente entre as espécies e estão associados a vários fatores, como a idade foliar, tipos celulares fotossintetizantes (WILLIAMS et al., 1989), condições de crescimento, fotoperíodo, densidade de fluxo de fótons e a temperatura noturna (FONDY et al., 1989).

A sacarose é o principal produto da fotossíntese. Devido sua natureza não redutora, apresenta uma ampla translocação no corpo da planta, e pode ser armazenado em vacúolos, até ser metabolizado quando necessário (LAMBERS, 2006). Esse dissacarídeo é composto por uma molécula de glicose e outra de frutose, e sua síntese ocorre no citosol (Figura 02). Duas enzimas chave são encontradas como principais reguladoras do fluxo de sacarose, a frutose 1,6 bifosfatase (FBPase) que atua na formação da frutose 6-fosfato, e a sacarose fosfato sintase (SPS) que atua na etapa final da síntese. A atividade das duas enzimas pode ser regulada tanto ao nível proteico quanto na forma alostérica da enzima (DENNIS; BLAKELEY, 2000).

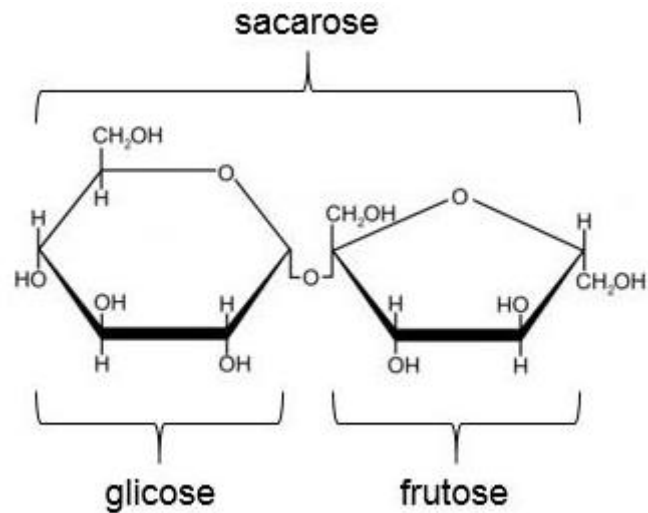


Figura 02: Estrutura química da sacarose. (adaptado, SOUZA et al., 2005)

Na síntese da sacarose, a glicose-1-fosfato é convertida em UDP-glicose, que é utilizada juntamente com frutose-6-fosfato pela sacarose-6-fosfato-sintase, gerando sacarose-6-fosfato e UDP. A sacarose-6-fosfato é então convertida em sacarose pela sacarose fosfato fosfatase (DENNIS; BLAKELEY, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2013).

A degradação da sacarose pode ser realizada pela ação de duas enzimas, a sacarose sintase e a invertase. A enzima sacarose sintase, apesar de participar nas etapas de síntese, é encontrada em altas concentrações nos tecidos que apresentam elevadas taxas de consumo de sacarose (DENNIS; BLAKELEY, 2000; LAMBERS, 2006). Esta enzima também participa no processo de síntese de celulose, pois moléculas de UDP-glicose formada a partir da degradação da sacarose são precursoras na via de síntese da celulose na membrana plasmática (SALNIKOV et al., 2001). As invertases hidrolisam, irreversivelmente, a sacarose em glicose e frutose.

De acordo com estudos relacionados à dinâmica de carboidratos não estruturais, as oscilações desses carboidratos refletem a sazonalidade ambiental subjacente sob a qual as espécies vivem e, em particular o desequilíbrio temporal entre as respostas de assimilação, crescimento e estresse em diferentes escalas de tempo (VILALTA et al., 2016).

Em situação de déficit hídrico, a concentração de carboidratos não estruturais é alterada nos tecidos das plantas, porém sem um padrão bem definido (HOCH, 2015). É possível que as diferenças de concentrações, estejam relacionadas a resistência à seca de cada espécie, uma vez que as espécies tolerantes a seca mostram aumento na concentração dos carboidratos não estruturais, enquanto as espécies intolerantes à seca apresentam redução desses carboidratos à deficiência hídrica (PIPER, 2011).

Quando o aporte de carbono assimilado for insuficiente, é possível que as reservas de carbono estruturais sejam mobilizadas para manutenção e formação de novas estruturas (GESSLER; TRYDET, 2016). Amido e açúcares solúveis, armazenados por mais de uma década, podem ser requisitados no crescimento (RICHARDSON et al., 2013), e a estocagem a longo prazo é importante, porque as árvores são organismos de vida longa que precisam se adaptar a diferentes períodos estressantes ao longo da sua existência (HARTMANN; TRUMBORE, 2016).

Estudos revelam diferentes fontes de variação nas concentrações de carboidratos não estruturais dentro do organismo vegetal. Essas fontes de variação, podem estar relacionadas a diferenças interespecíficas ou intraespecíficas, como relatadas em espécies de clima temperado (RICHARDSON et al., 2015) e em espécies de regiões tropicais (WÜRTH et al., 2005).

2.4 Carboidratos estruturais e lignina

Os carboidratos estruturais constituem compostos formadores das paredes celulares. Nas plantas, a parede celular é a maior reserva de carbono orgânico na natureza, sua composição química é diversificada, sendo composta por agrupamentos macromoleculares de natureza heterogênea (SUN; CHENG, 2002; TAIZ; ZEIGER, 2013).

A parede celular vegetal normalmente é dividida em dois domínios, sendo um domínio microfibrilar envolvido pelo domínio denominado matriz. O domínio microfibrilar é cristalino e homogêneo, constituído por celulose e hemiceluloses, que conferem resistência e rigidez à parede da célula. A celulose normalmente encontra-

se arranjada em um padrão helicoidal e organizada em estruturas longas e finas, unidas por pontes de hidrogênio (Figura 03 A-C) (CARPITA; GIBEAUT, 1993; HIMMEL et al., 2007). Ao longo das microfibrilas de celulose está a hemicelulose, localizada em regiões disformes sem orientação regular (Figura 03 A). O domínio denominado matriz, compreende substâncias pécticas, glicoproteínas e substâncias fenólicas. A composição deste domínio varia em função dos tipos de células, camadas de parede celular e fases do ciclo celular (CARPITA; GIBEAUT, 1993).

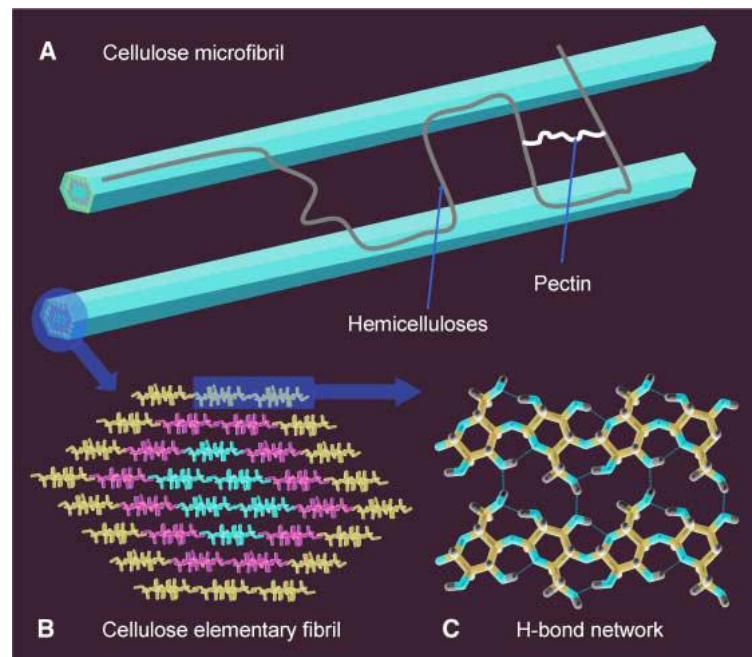


Figura 03: Modelo simplificado da interação dos principais polissacarídeos na parede celular vegetal. (A) Hemiceluloses associadas à superfície do cristalino de celulose – rede de microfibrilas. (B) Modelo de 36 cadeias de fibrila elementar de celulose. A cadeia de glucanos baseia-se em estrutura de raio-x de celulose I β . (C) Rede de ligação de hidrogênio intra e intercadeia em celulose I β . (adaptado, HIMMEL et al., 2007)

A parede celular é formada pela parede celular primária e a secundária. As duas se distinguem por suas composições químicas e pelo período em que surgem no desenvolvimento celular. A parede celular primária é originada a partir da divisão celular e aumenta sua área de superfície durante a expansão celular. A parede celular secundária é formada internamente à primária na diferenciação, proporcionando uma estrutura complexa adaptada à função da célula. A parede primária está presente em todas as células vegetais, enquanto a parede secundária, rica em lignina, ocorre em células de tecidos de sustentação e também vasculares, como traqueídes e elementos de vaso (CARPITA; McCANN, 2000).

Os polissacarídeos compõem cerca de 80 a 90 % da parede celular. Os outros componentes são proteínas e compostos fenólicos, como a lignina. As proteínas da parede celular podem ser de tipo estrutural (proteínas ricas em glicina e prolina) ou ainda de caráter enzimático (CARPITA; GIBEAUT, 1993).

A celulose é o polissacarídeo vegetal mais abundante, representando cerca de 15 a 30 % da massa seca de paredes primárias, e até 40 % de massa seca de paredes secundárias (AVIGAD; DEY, 1997). É um polímero que apresenta longas cadeias de glicose em que os monômeros são unidos por ligações glicosídicas do tipo β -1,4 (Figura 04-B) que necessitam de mais energia para serem quebradas quando comparadas as ligações α -1,4 (BUCKERIDGE et al., 2008a).

A molécula de celulose apresenta estrutura linear sem ramificações, e pode conter até 10.000 unidades de glicose (FENGEL; WEGENER, 1989). Quando hidrolisada por ácidos ou enzimas, produz monômeros de glicose (Figura 04 C). A linearidade da molécula, (Figura 04 A) juntamente com a disposição antiparalela de duas cadeias de celulose, facilita a formação de inúmeras pontes de hidrogênio entre as hidroxilas das moléculas de glicose, impedindo fortemente a hidratação do polissacarídeo (BUCKERIDGE et al., 2008a).

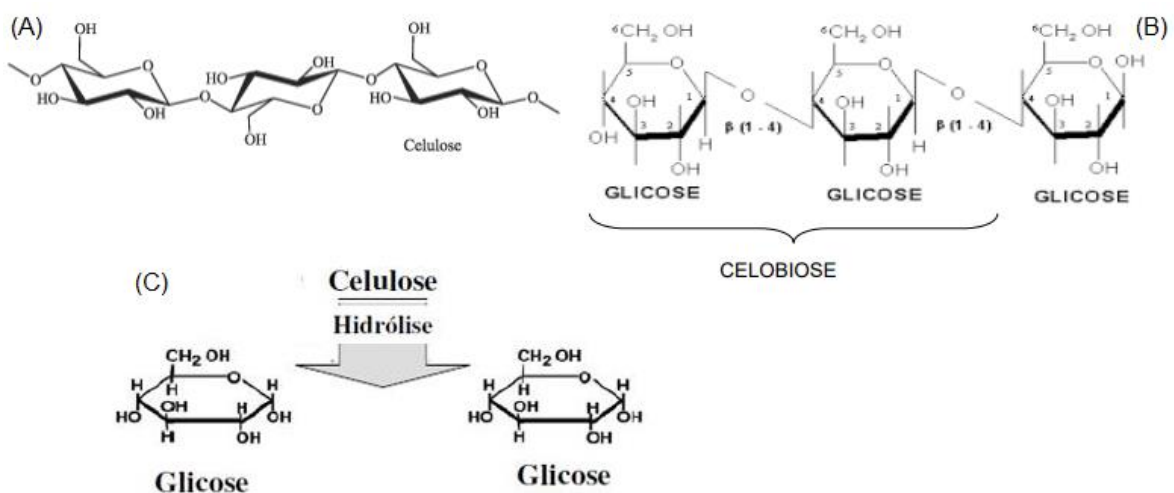


Figura 04: (A) Unidade básica da cadeia de celulose; (B) Ligação glicosídica tipo β -D (1,4) da molécula de celulose; (C) Estrutura da fração celulósica. (adaptado, ANDRADE, 2009)

As hemiceluloses constituem um grupo heterogêneo de polissacarídeos que são firmemente ligados à parede. Representam cerca de 15 a 25 % da massa seca nas paredes primárias e até 35 % de massa seca em paredes secundárias

(AVIGAD; DEY, 1997). Existem diversos tipos de hemicelulose que variam quanto a sua composição nos diferentes tecidos e espécies vegetais. Este polímero pode apresentar diversos níveis de ramificação (Figura 05), característica que influencia na solubilidade da molécula no apoplasto, assim como na afinidade de ligar-se às microfibrilas de celulose, por meio de pontes de hidrogênio (BUCKERIDGE et al., 2008a). Esta interação está relacionada com as propriedades mecânicas da parede celular (WHITNEY et al., 1999).

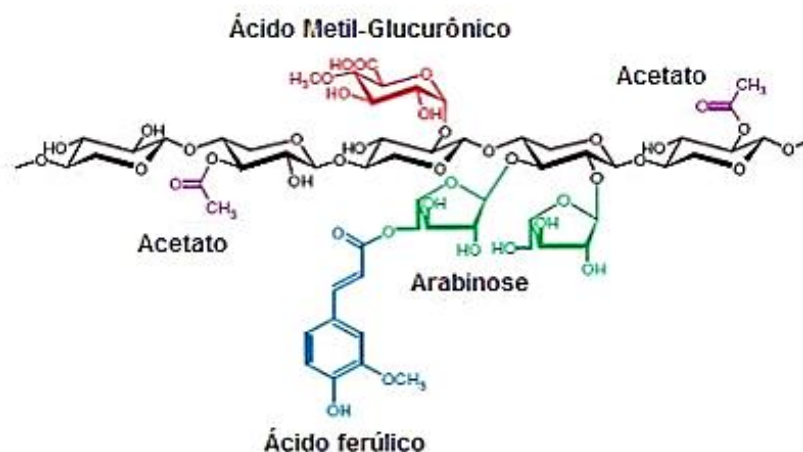


Figura 05: Estrutura típica da hemicelulose com as diferentes ligações e compostos encontrados nas ramificações. (DODD; CANN, 2009)

As funções atribuídas às hemiceluloses são principalmente de equilíbrio das forças de tensão exercida sobre as paredes celulares e o controle do crescimento celular (BUCKERIDGE et al., 2008a). Há indicações de que as hemiceluloses podem ser remobilizadas, funcionando como composto de reserva (SCHÄDEL et al., 2009).

Polissacarídeos do tipo xilano são as hemiceluloses mais abundantes na natureza, sendo responsáveis por até um terço de todo o carbono orgânico renovável em todo o mundo. Hemiceluloses de tipo xilano são dominantes de paredes celulares secundárias do xilema em angiospermas e plantas herbáceas (AWANO et al., 2001).

O xilano apresenta uma estrutura linear (Figura 06) constituída de xilopiranosil unidos por ligações β -1,4 na cadeia principal e diferentes unidades monossacarídicas. Esta hemicelulose une-se por ligações cruzadas com as microfibrilas de celulose e lignina, originando o complexo lignina-carboidratos

(LAWOKO et al., 2006). Cerca de 5 % dos componentes da parede primária e 20 % da parede secundária é constituída de xilanos (AWANO et al., 2001).

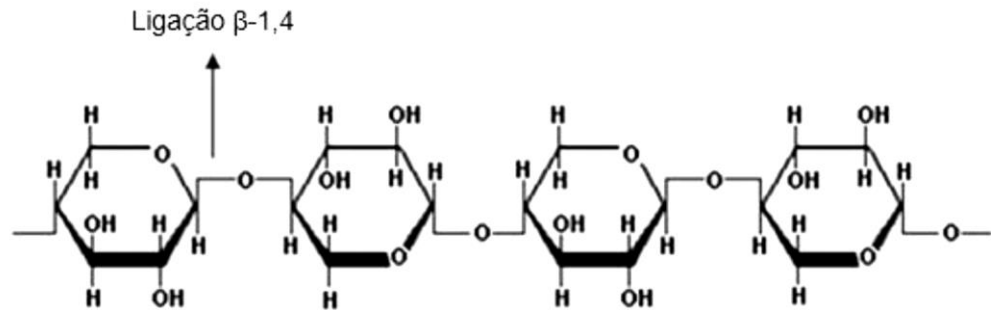


Figura 06: Estrutura química dos xilanos. (adaptado, GOMES et al., 2007)

As pectinas são polissacarídeos ácidos hidratados embebidos nas microfibrilas de celulose e hemiceluloses (Figura 03 A). Mas não ligadas covalentemente aos polímeros de parede celular. A cadeia central é composta por resíduos de ácido galacturônico unidos por ligações α -1,4 (Figura 06). Unidades de ramnose podem interromper esta cadeia, dando origem a longas ramificações com galactanos e arabinanos (BUCKERIDGE et al., 2008a). As pectinas proporcionam porosidade da parede, modificações de cargas que modulam o pH, balanço de íons e ainda identificadoras da presença de patógenos, herbívoros ou de possíveis relações simbióticas (CARPITA; McCANN, 2000).

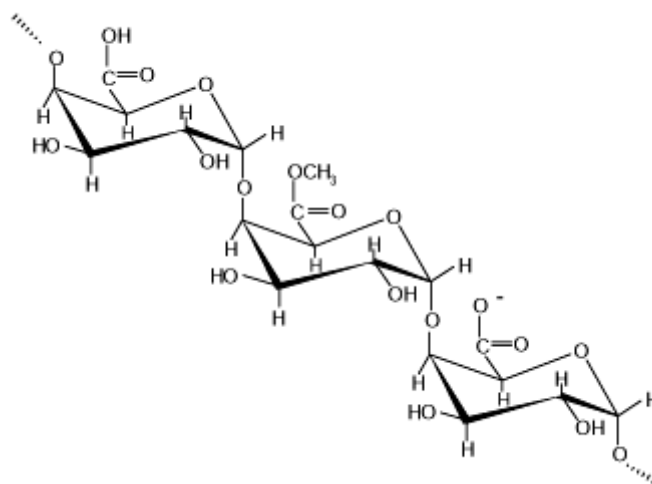
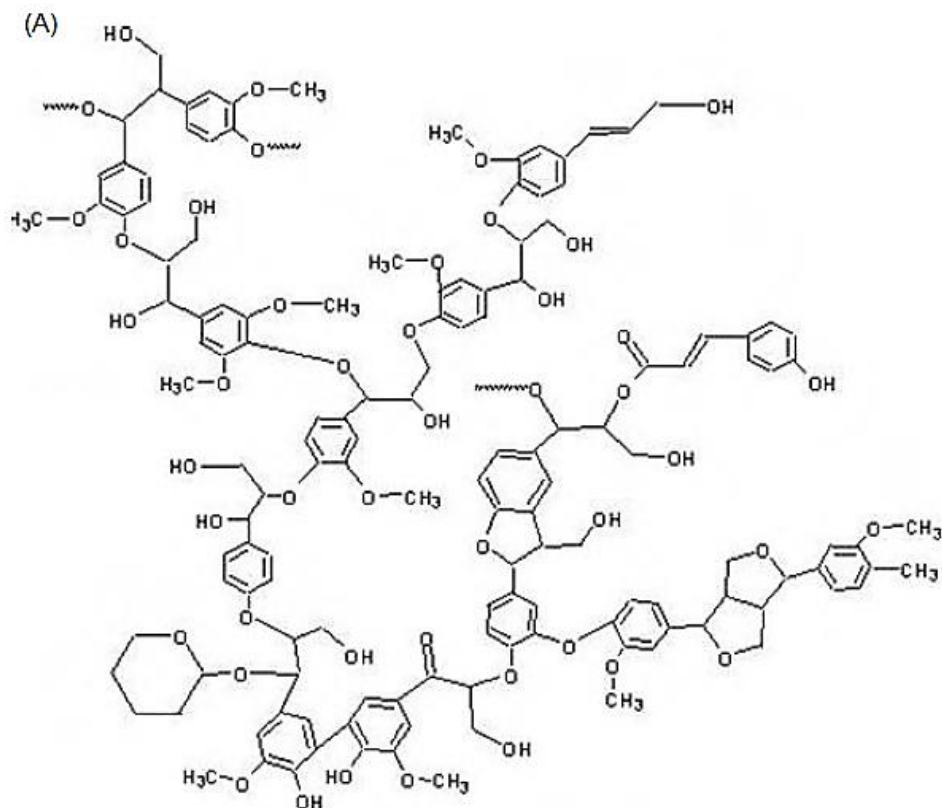


Figura 07: Estrutura da Pectina. (adaptado, BRANDÃO; ANDRADE, 1999)

Além dos polissacarídeos, proteínas e pectinas, compostos fenólicos como a lignina também são encontrados na parede celular. A lignina é depositada,

sobretudo, no espessamento da parede secundária, mas também pode estar presente na parede primária e lamela média, em associação com a celulose e a hemicelulose, conferindo rigidez à parede celular (BUCKERIDGE et al., 2008a). Depois da celulose, a lignina é o composto orgânico mais abundante na natureza (DOS SANTOS et al., 2008).

A lignina é um biopolímero complexo, com estrutura de natureza aromática e alto peso molecular (Figura 07 A). É composta por várias combinações de três tipos de resíduos: a lignina guaiacila (G), siringila (S) e *p*-hidroxifenila (H) (Figura 07 B) (FENGEL; WEGENER, 1989). É originada a partir da oxidação desidrogenativa de três álcoois monolignóis (coniferílico, sinapílico e *p*-cumarílico), respectivamente (RAES et al., 2003). No decorrer do desenvolvimento da célula, a lignina é incorporada na célula vegetal como um dos últimos componentes, fortalecendo e enrijecendo a parede celular, de modo a proporcionar maior resistência mecânica a essa estrutura (NOVAES et al., 2010).



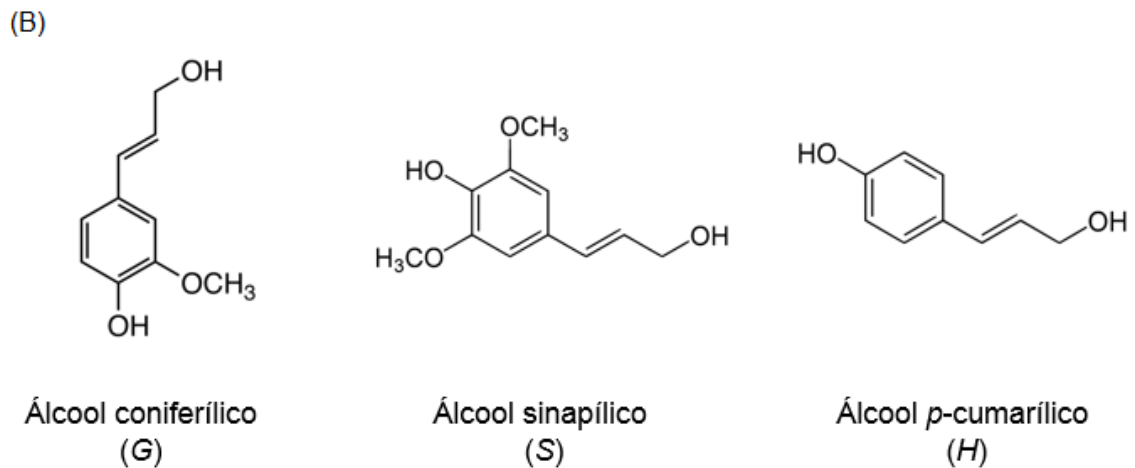


Figura 08: (A) Exemplo de fragmento de estrutura de Lignina; (adaptado, ANDRADE, 2009). (B) Estruturas dos álcoois precursores das unidades fenilpropanóides guaiacila (G), siringila (S) e *p*-hidroxifenila (H). (adaptado, VANHOLME et al., 2010)

A lignina, também está envolvida no transporte de água e nutrientes das plantas, assim como na proteção da parede celular contra a degradação química e/ou biológica (CANILHA et al., 2010).

Mesmo que a estrutura da parede celular seja relativamente estável, sua composição química está sujeita a variação (TIMELL, 1967). O xilema secundário produzido no início e no final das fases de crescimento possuem diferentes proporções de celulose, hemicelulose e lignina (BERTAUD; HOLMBOM, 2004). As proporções dos componentes da parede celular variam entre os anéis de crescimento, como por exemplo em *Populus tremuloides*, onde a lignina, os xilanos e os glucanos podem variar entre os anéis de crescimento em até 41, 30 e 36% respectivamente (DEMARTINI; WYMAN, 2011). Tais diferenças na composição da parede celular influenciam nas características estruturais dos tecidos da planta, incluindo a madeira (BIDHENDI; GEITMANN, 2015).

Nas paredes celulares, existe um código glicêmico (TAVARES; BUCKERIDGE, 2015) sujeito a diferentes interações e conexões que permitem que as plantas tenham um controle fino das propriedades e funções da parede celular (CORNUAULT et al., 2014).

2.5 *Ecossistema restinga*

Ao longo da costa brasileira, há diferentes formações vegetais, intimamente associadas ao clima local, às condições edáficas e à sazonalidade dos componentes climáticos. Tais formações são denominadas vegetação de restinga, um ecossistema associado à Mata Atlântica que ocupa aproximadamente 7.110 km de extensão, o que corresponde a 80 % da costa brasileira (SUGUIO; TESSLER, 1984).

O ecossistema de restinga é constituído por terrenos formados no Pleistoceno e Holoceno, compreendendo um conjunto geomorfológico formado pela deposição de sedimentos arenosos de origem marinha e flúvio-marinha. Comparado a outros ecossistemas, os nutrientes do solo como cálcio, magnésio e potássio, são encontrados em pequenas quantidades, enquanto os valores de alumínio são bem altos (PEREIRA, 1990). Tal formação abriga cobertura vegetal de fisionomia distinta, dispostas em mosaicos e com grande diversidade ecológica formada por ervas, arbustos e arbóreas (FALKENBERG, 1999).

No Espírito Santo existe cerca de 10 % da vegetação de restinga remanescente (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, 2017). Esse ecossistema se encontra conservado principalmente ao sul, no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, circundado pela Área de Proteção Ambiental de Setiba (Guarapari), e também pelo Parque Municipal de Jacarenema (Vila Velha). E, ao norte, na Reserva Biológica de Comboios (Linhares) e também no Parque Estadual de Itaúnas (Conceição da Barra) (FERREIRA; SILVA, 2014).

No solo de restinga, predominam areias quartzosas marinhas, e nos trechos próximos a grandes rios, as areias fluviais. Nesse ecossistema há uma grande diversidade de comunidades, ora instaladas em regiões mais próximas à praia, ora em terrenos mais afastados sobre cordões litorâneos, ou ainda entre estes, onde o lençol freático aproxima-se da superfície. As comunidades são então classificadas de acordo com aspectos relacionados ao solo, atmosfera, proximidade do mar, e também associados a aspectos fisionômico e florístico (PEREIRA, 1990; 2003).

De acordo com as variações na topografia, as comunidades vegetais das restingas podem ser classificadas como não inundáveis (PEREIRA, 1990),

periodicamente inundáveis (PEREIRA, 1990; PEREIRA; GOMES, 1994) e permanentemente encharcados (FALKENBERG, 1999). Devido a diversidade topográfica do relevo, as cristas de cordões arenosos mais elevadas não sofrem interferência direta do lençol freático, condicionando formações vegetais não-inundáveis. Em contrapartida, entre cordões ou áreas de depressões, ocorre o afloramento do lençol freático com amplitudes e períodos de inundação variada, com formações vegetais inundáveis e inundada (MONTEIRO et al., 2014).

Áreas em que o afloramento do lençol freático perdura a maior parte do ano, e como o solo permanece encharcado, mesmo em períodos de seca, denomina-se formações de áreas inundadas. Onde o lençol aflora durante curtos períodos em época chuvosa, as formações são denominadas inundáveis. Esta denominação, também, pode ser expandida para as formações em que o lençol freático se encontra próximo à superfície do solo, porém, sem afloramento (PEREIRA, 2003).

Em Setiba (Guarapari), a presença dos lagos, o desnível do solo (que possibilita a aproximação do lençol freático à superfície), a duração dos ventos, a distância do mar e a formação geológica, são alguns fatores que influenciam na distribuição da vegetação, contribuindo na organização das diversas comunidades, compreendendo as diferentes formações (Tabela 01).

As formações não inundáveis de restinga, também denominada aberta de *Clusia* com formação aberta, é caracterizada pela descontinuidade da vegetação que se apresenta em moitas de âmbito circular. O solo encontra-se durante todo o ano seco, sem alterações na umidade da superfície (PEREIRA, 2003; DIAS; SCARANO, 2007). Caracterizadas por ilhas de vegetação, circundadas por espaços desnudos de areia, as plantas desta formação estão sujeitas a alta irradiância, salinidade, solo oligotrófico e baixa disponibilidade hídrica (CORREIA et al., 2010).

Tabela 01: Diferentes tipos de formação da restinga de acordo com Pereira (2003).

Formações
Herbácea não inundável
Herbácea inundável
Herbácea inundada
Arbustiva fechada não inundável
Arbustiva fechada inundável
Arbustiva aberta não inundável
Arbustiva aberta inundável
Floresta não inundável
Floresta inundável
Floresta inundada
Dunas
Palmae

Nas moitas na formação Aberta de *Clusia*, são frequentes as espécies *Clusia hilariana* Schlecht., *Protium icicariba* March., *Ocotea notata* (Ness) Mez, *Melanopsisium nigrum* Colla., *Ascosmium biguqum* (Vog) Yakovl., entre outras (PEREIRA, 2003; DIAS & SCARANO, 2007). As espécies *Clusia hilariana*, *Protium icicariba* e *Ocotea notata* são representativas na formação não inundável de restinga (PEREIRA, 2003; PIMENTEL et al., 2007). Segundo Zaluar e Scarano (2000), *Clusia hilariana* pode favorecer o desenvolvimento de outras espécies na comunidade, exercendo função de espécie facilitadora.

Formações de restingas são submetidas a uma complexidade de fatores ambientais, que muitas vezes são limitantes para a sobrevivência das plantas, como a salinidade, dessecação, oligotrofia, soterramento, inundações, alta temperatura do ar e do solo, alta radiação solar e grande amplitude térmica diária (CRAWFORD, 2012). Em função desses fatores, as restingas são caracterizadas ecofisiologicamente como ambientes de estresse (LÜTTGE; SCARANO, 2004) e a compreensão sobre os aspectos ecofisiológicos das plantas, são fundamentais para o entendimento dos desafios que as espécies ocorrentes em ambiente de restinga irão enfrentar frente às mudanças climáticas.

2.6 Ecossistema Manguezal

O manguezal é um ecossistema de transição entre os ecossistemas marinho e terrestre sujeito ao regime de marés que se desenvolve em áreas de estuários, baías e lagunas (CLOUGHT, 2013). Funciona como uma unidade integrada, sendo a vegetação a principal responsável pela dinâmica produtiva dos estuários tropicais e áreas adjacentes (VANNUCCI, 2001). Contribui fortemente no controle da erosão costeira estabilizando o sedimento fino (BARBIER et al., 2011).

Os manguezais formam um habitat complexo e dinâmico, caracterizado pela salinidade da água no solo, inundações frequentes de marés, temperatura elevada e alta irradiância (CLOUGHT, 2013). É um ecossistema com elevada produtividade, cuja produção pode variar em função da espécie vegetal, salinidade intersticial, grau de inundação das marés, disponibilidade de nutrientes e capacidade fotossintética (VANNUCCI, 1999).

Os sedimentos dos manguezais são tipicamente argilosos, porém a flora do manguezal pode se desenvolver em solos com texturas e composição química distintas, tendo cada espécie sua preferência (VANNUCCI, 1999). Geralmente, os solos são ricos em matéria orgânica, derivada da decomposição das folhas de mangue. Apresentam alto teor de sal e coloração em geral cinza-escuro (CLOUGHT, 2013). A maior parte de materiais depositados no mangue é compactada pelos movimentos das correntes de maré, e à medida que o processo de compactação aumenta, os sedimentos se tornam gradualmente deficientes em oxigênio e o pH pode vir a diminuir (VANNUCCI, 1999).

Espécies de plantas e animais que habitam o manguezal vivem em condições extremas, próximas dos limites de tolerância. Nesse sentido, a biodiversidade desse ecossistema é baixa, pois poucas espécies são capazes de tolerar aos extremos de salinidade, inundação, temperatura, dentre outros fatores (VANNUCCI, 2001). Somando-se a isto, quando a temperatura ambiente se encontra alta e a maré é baixa, há um superaquecimento da água no solo, elevando a taxa de evaporação, tornando-o mais salino. Dessa maneira, a salinidade constitui o principal tensor e regulador do desenvolvimento e da produtividade do mangue (SOBRADO; BALL, 1999).

As plantas de manguezal são classificadas em halófilas, ou pelo menos tolerantes à salinidade (VANNUCCI, 1999). Para viverem em ambientes salinos de baixo potencial hídrico (SCHOLANDER, 1968), as espécies apresentam adaptações xerófitas, incluindo a presença de tecidos de armazenamento de água, estômatos em depressão e aerênquima (CLOUGHT, 2013).

Em relação às estratégias de tolerância ao sal, as espécies podem ser classificadas em sal-secretoras - que secretam o sal por meio de glândulas, e sal acumuladoras – quando acumulam sal nas células, sobretudo em vacúolos, ou ainda, sal-excludentes que eliminam parte do sal a partir da ultrafiltração das células das raízes (PARIDA; JHA, 2010; CLOUGHT, 2013).

A salinidade do solo de manguezais varia de acordo com as influências da água doce e da água salgada, a frequência e a duração das inundações das marés, a precipitação, a elevação da topografia e a inclinação, e as características de drenagem da lama ou do solo. Em geral, a água do mar tem uma salinidade de cerca de 35 partes por mil (35 ‰), sendo composta principalmente de sódio (10,7 ‰) e cloreto (19,3 ‰) (CLOUGHT, 2013).

Em sistemas de manguezais com inundações de maré predominantes, a salinidade pode ser menor durante períodos de fortes chuvas e maiores em solos argilosos compactados com fraca drenagem. Nos casos extremos, a salinidade do solo em locais terrestres, sazonalmente secos ou raramente inundados, pode atingir concentrações superiores a 85 ‰ (CLOUGHT, 2013). Por outro lado, a salinidade do solo em áreas de alta precipitação, em seções de maré com fluxos de água doce significativo e em áreas onde há um fluxo de água e drenagem, a salinidade pode apresentar concentrações menores que 35 ‰. A salinidade do solo também é influenciada pela atividade de escavação de caranguejos e alguns outros crustáceos, o que aumenta a troca de água entre as águas das marés e o solo (STIEGLITZ et al., 2000) e ajuda na aeração do solo (CLOUGHT, 2013).

Para sobreviver em condições salinas (SOBRADO; BALL, 1999) as espécies do mangue são adaptadas, apresentando tolerância à salinidade. Essa tolerância está possivelmente relacionada à maior eficiência no uso da água (BALL, 1996), que limita as taxas de ganho de carbono, pois a salinidade acarreta maior custo

energético na aquisição de água e, a escassez hídrica leva ao fechamento estomático como medida para reduzir a evapotranspiração (LAMBERS, 2006).

De acordo com a classificação de mangues verdadeiros (TOMLINSON, 1994), no Brasil é possível encontrar três gêneros da flora arbórea típica do mangue (*Avicennia* L., *Laguncularia* Gaertn. e *Rhizophora* L.) e seis espécies (*Rhizophora mangle* L., *Rhizophora racemosa* G.Mey, *Rhizophora harrisonii* Leechm., *Avicennia germinans* (L.) L., *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke e *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn.). Em Vitória, município do estado do Espírito Santo, o ecossistema manguezal apresenta as espécies *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn. e *Rhizophora mangle* L. (CARMO et al., 1998).

Os manguezais no Brasil, cobrem uma área de aproximadamente 962.683 ha, sendo considerado o terceiro país mais rico em áreas de manguezal no mundo, compreendendo 7 % da área de manguezal mundial (GIRI et al., 2011). No Espírito Santo, esse ecossistema ocupa uma área aproximada de 70 Km² se estendendo do Riacho Doce, no extremo norte, até o rio Itabapoana, na divisa com o estado do Rio de Janeiro (VALE; FERREIRA, 1998). Em Vitória, o ecossistema manguezal encontra-se na Reserva Biológica Municipal Ilha do Lameirão, com 8.918.350 m² de extensão (LEI MUNICIPAL DE VITÓRIA 3326, 1986).

Mudanças climáticas ocorrem normalmente em nosso planeta, porém com variações que podem levar a milhares de anos para ocorrer. Eventos rápidos, de ordem de centenas de anos, como os que estão ocorrendo, são normalmente associados a catástrofes para os ecossistemas. No caso das mudanças climáticas que vivemos atualmente, é possível que, a partir de certo limite, os efeitos sejam bastante rápidos, tornando a biodiversidade mais vulnerável a instabilidades. O ecossistema manguezal é um habitat altamente dinâmico, e muitas vezes instável, onde ocorre o risco de uma ampla gama de fenômenos naturais, que muitas vezes são limitantes para a sobrevivência das plantas, como a salinidade, o alagamento e a temperatura. A perspectiva de mudanças nos padrões climáticos, representam uma ameaça adicional e adicionam uma nova dimensão ao futuro para os manguezais (CLOUGHT, 2013).

3. OBJETIVO GERAL

O presente estudo teve como objetivo avaliar o nível de vulnerabilidade dos reservatórios de carbono em algumas espécies arbóreas de restinga (*Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icicariba*) e de manguezal (*Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*) em relação às variações de temperatura e precipitação atmosférica em condições naturais.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar as concentrações de carboidratos não estruturais (amido, sacarose e carboidratos solúveis totais) no órgão fonte (folha) e dreno (caule) das espécies *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* do ecossistema manguezal e de *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icicariba* da restinga;
- Determinar as concentrações dos carboidratos estruturais (celulose e hemicelulose) e lignina, em órgão fonte (folha) e dreno (caule) das espécies *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* do ecossistema manguezal e de *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icicariba* da restinga.

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 – Área de Estudo

O presente estudo foi desenvolvido em dois ecossistemas costeiros de domínio da Mata Atlântica no estado do Espírito Santo: a restinga e o manguezal.

No ecossistema de restinga, o fragmento florestal estudado foi o do Parque Estadual Paulo César Vinha (PEPCV) localizado no litoral sul do Espírito Santo, município de Guarapari, ES ($20^{\circ}35'47,7''$ S e $40^{\circ}25'26,5''$ W) (Figuras 08- 09), que possui uma área de 1.500 ha, e representa um dos mais importantes fragmentos de restinga do território capixaba (PEREIRA, 1990).

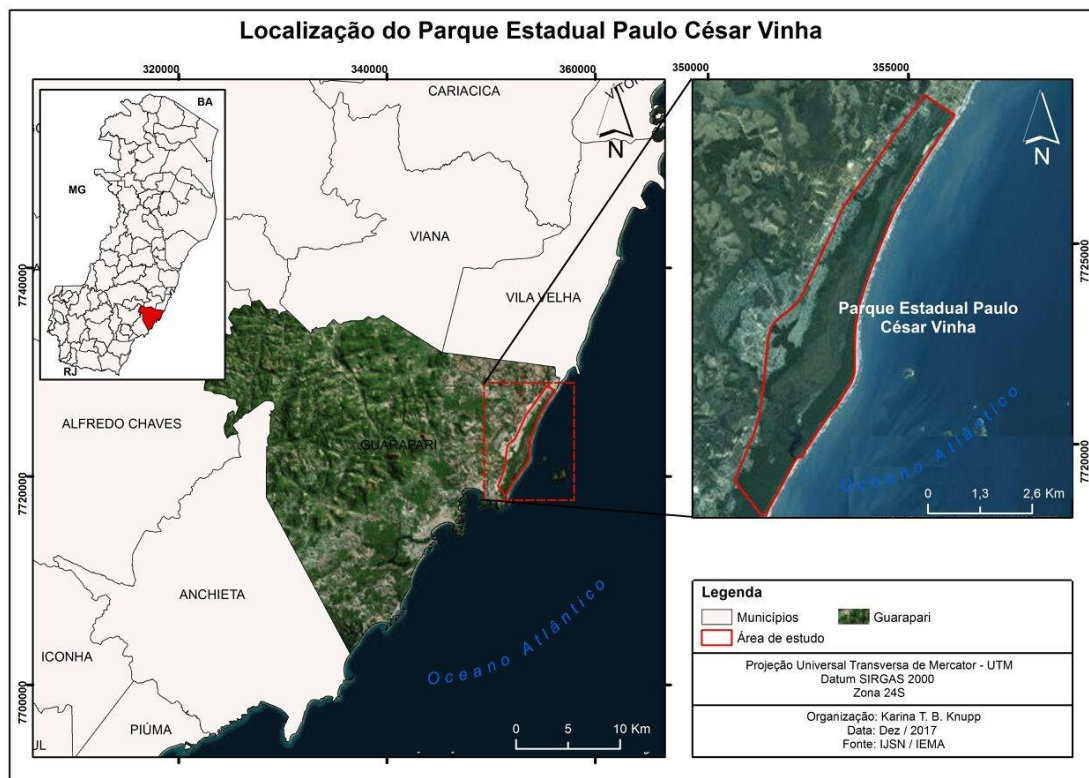


Figura 09: Parque Estadual Paulo César Vinha (PEPCV), município de Guarapari – ES.

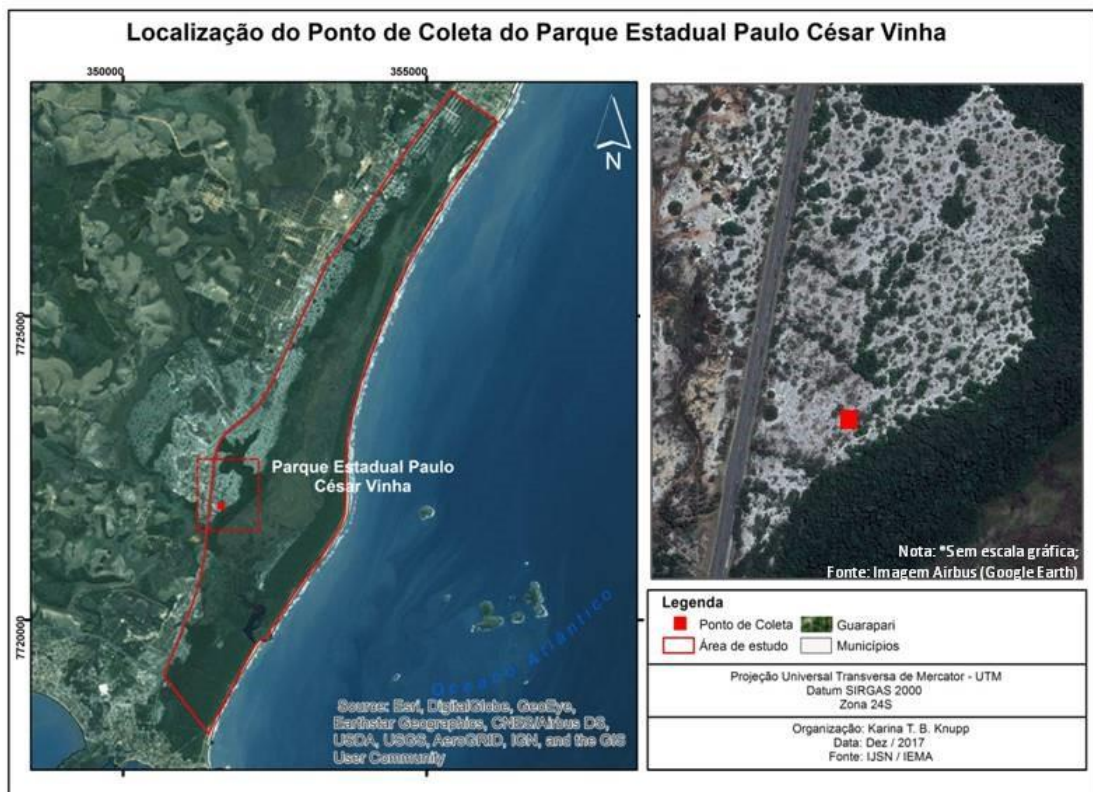


Figura 10: Área de amostragem do PEPCV, formação Aberta de *Clusia*.

A área de Manguezal estudada foi a da Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão (20°15'00.6"S e 40°19'08.6"W) (Figuras 11-12) componente do sistema estuarino da Ilha de Vitória – ES, uma área de 18 Km² no município de Vitória, ES.

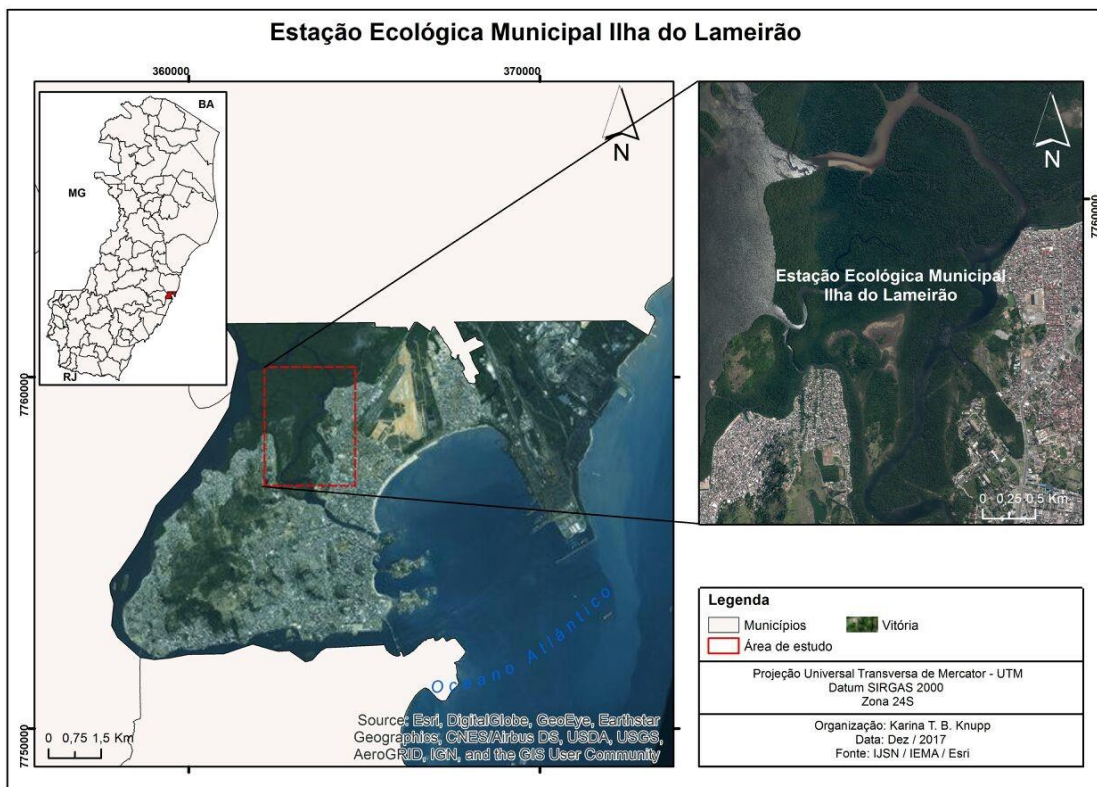


Figura 11: Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão, município de Vitória – ES.



Figura 12: Área de amostragem no manguezal da Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão.

Segundo a classificação de Köppen (1948), o clima do estado do Espírito Santo é tropical, sendo do tipo Aw - quente e úmido. A temperatura média anual é de 25 °C e a precipitação média anual é de 1.800 mm/ano (INCAPER, 2011). Os meses de outubro a dezembro são os mais chuvosos, e o mês de agosto, geralmente, o mais seco (INCAPER, 1999). Os dados meteorológicos foram fornecidos pela estação meteorológica automática do Instituto Capixaba de Pesquisa Assistência Técnica e Extensão Rural - INCAPER do município de Vitória (Lat: 20,3156 S e Long: 40,3172 W). A estação é próxima a Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão, e por estar localizada em litoral, é a estação mais próxima de Guarapari, distante 40 Km do Parque Estadual Paulo César Vinha.

5.2 - Delineamento Experimental

Foram demarcadas três espécies representativas em cada ecossistema com uma unidade amostral de cinco indivíduos por espécie. Na vegetação de restinga foram demarcadas as espécies *Clusia hilariana* Schltdl (Clusiaceae), *Protium icariba* (Burseraceae) e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez (Lauraceae) e no ecossistema de manguezal as espécies *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* (L.) (Rhizophoraceae). Na restinga, as espécies demarcadas apresentavam em média 3 m de altura e 45 cm de diâmetro à altura do peito-DAP. No manguezal, as plantas demarcadas possuíam em média 10 m de altura e 65 cm de DAP.

O material vegetal para estudo foi coletado no outono de 2016, nos meses de abril (manguezal) e maio (restinga) e no verão de 2017, nos meses de fevereiro (restinga) e março (manguezal). O delineamento experimental foi inteiramente casualizado.

Folhas completamente expandidas, do terceiro ao quarto nó apical do ramo da copa, expostas ao pleno sol, foram coletadas com o auxílio de um podão aéreo. Para as análises do caule, foram retirados segmentos caulinares do tronco na altura do peito com auxílio de um trado de incremento manual.

As amostras foram armazenadas em caixa térmica contendo gelo e transportadas para o Laboratório de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, onde foram armazenadas em ultrafreezer - 80 °C.

As amostras congeladas em ultrafreezer foram liofilizadas e pulverizadas em moinho de bola (Modelo TE-350, TECNAL, São Paulo, Brasil) e acondicionadas em tubos plásticos em temperatura ambiente.

5.3 - Carboidratos Não Estruturais

5.3.1 – Amido

A determinação do teor de amido seguiu o protocolo de Amaral et al. (2007). Foram pesadas 10 mg de amostras de caule e folha, e em seguida adicionou-se 1,5 ml de álcool a 95 %. Em seguida as amostras foram incubadas a 80 °C por 20 min. Após resfriadas, as amostras foram centrifugadas a 1450 x g por 5 minutos a 5 °C. Esse procedimento foi repetido por 4 vezes, sendo, portanto, 4 extrações etanólicas 95 % para a remoção dos açúcares solúveis.

Após a remoção dos açúcares solúveis, foi adicionado ao precipitado 0,5 mL (120 U mL⁻¹) de α -amilase (EC 3.2.1.1) termoestável de *Bacillus licheniformis* (cód. E-ANAAM, MEGAZYME, Irlanda), diluída em tampão MOPS 10 mM em pH 6,5. As amostras foram incubadas em 75 °C por 30 minutos, repetindo este procedimento por mais de uma vez. As amostras foram resfriadas até 50 °C e adicionado 0,5 mL de uma solução contendo 30 U mL⁻¹ de amiloglucosidase (EC 3.2.1.3) de *Aspergillus niger* (cód. E-AMGPU, MEGAZYME, Irlanda) em tampão acetato de sódio 100 mM em pH 4,5. As amostras foram incubadas em 50 °C por 30 minutos. Este procedimento foi repetido mais uma vez. Em seguida, as amostras foram armazenadas em freezer -18 °C, para posterior dosagem do amido.

A dosagem do amido foi realizada pela quantificação de glicose liberada no processo de hidrólise do amido. Para tanto, foram utilizados 50 μ L do extrato com 250 μ L do reagente Glicose PAP Liquiform (CENTERLAB, Brasil), contendo as enzimas glicose-oxidase (~11.000 U mL⁻¹) e peroxidase (~700 U mL⁻¹), 290 μ mol L⁻¹ de 4-aminoantipirina e 50 mM de fenol pH 7,5. Nessa etapa, a glicose oxidase catalisa a oxidação da glicose. O peróxido de hidrogênio formado na reação reage

com 4-aminoantipirina e fenol, sob ação catalisadora da peroxidase, através de uma reação oxidativa de acoplamento formando uma antipirilquinonimina rosa cuja intensidade é proporcional à concentração de glicose na amostra. Após incubação por 15 min a 37 °C, o teor de glicose foi determinado em espectrofotômetro acoplado a leitor de ELISA (Thermo Scientific Express Multiskan FC Microplate Photometer, Massachusetts, EUA) em comprimento de onda de 490 nm. Para a elaboração da curva padrão foi utilizada solução de glicose (SIGMA), nas concentrações de 0, 2,5, 5; 7,5, 10 e 12,5 mg/mL.

5.3.2 – Determinação de carboidratos solúveis

A preparação do extrato para a determinação do teor dos carboidratos solúveis totais e sacarose, foi realizada a partir de 100 mg de tecido foliar e caulinar liofilizados e pulverizados. Foi adicionado às amostras 15 mL de etanol 95 %. O extrato foi mantido por 24 h a 8 °C e com agitação constante. Posteriormente, o extrato foi centrifugado a 1450 x g, durante 20 min e o sobrenadante coletado para as análises.

Para a determinação do teor de carboidratos solúveis totais, foi utilizado o método fenol-sulfúrico conforme Dubois et al. (1956), que quantifica os carboidratos redutores e a sacarose. Utilizou-se uma alíquota de 500 µL de extrato etanólico, que foi misturada com 500 µL de fenol 5 % e 2,5 mL de ácido sulfúrico. A mistura foi homogeneizada e após resfriamento foi realizada a leitura da absorbância em espectrofotômetro (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Fisher Scientific, Waltham, EUA), a 490 nm. Foi construída uma curva de padrão de glicose nas concentrações de 0 a 40 µg mL⁻¹. Os resultados foram expressos em mg de glicose por grama de massa seca (mg glicose g⁻¹ MS).

A determinação do teor de sacarose foi feita com Antrona (0,2 % H₂SO₄), que degrada os carboidratos redutores mediante a ação do hidróxido de potássio (Riazi et al. 1985). Para isso, utilizou-se alíquota de 250 µL de extrato etanólico misturada com 100 µL de solução de KOH 5,4 N e incubada 100 °C por 10 minutos. Em seguida acrescentou-se 3,0 mL de solução Antrona (0,2 % H₂SO₄), e as amostras foram incubadas por 5 minutos, a 100 °C. Após o resfriamento, as amostras foram lidas a 620 nm em espectrofotômetro (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Fisher Scientific, Waltham, EUA). Foi preparada curva padrão de sacarose variando de 0 a

5 $\mu\text{g mL}^{-1}$ de sacarose Sigma. Os resultados da concentração de sacarose foram expressos em mg de sacarose por g de massa seca ($\text{mg sacarose g}^{-1}$ MS).

5.4 - Polímeros de parede celular

5.4.1 - Celulose

A determinação de celulose foi realizada de acordo com Brendel et al. (2000). Foram pesadas em tubos de vidro com tampa rosqueada, 100 mg de amostras pulverizadas. Adicionou-se 2 mL de ácido acético 80 % e 200 μL de ácido nítrico 69 % concentrado. Os tubos foram fechados e as amostras homogenizadas com cuidado, e levados ao banho-maria a 100 °C por 1 hora. Após resfriamento, as amostras foram transferidas para tubos Falcon de 15 mL, previamente pesados. Em seguida foi adicionado 2,5 mL de etanol 99 %.

As amostras foram homogeneizadas em agitador, Vórtex, e centrifugadas a 2500 x g por 5 minutos 25 ± 2 °C e o sobrenadante descartado cuidadosamente. Em seguida, as amostras foram lavadas sequencialmente da seguinte forma: (1) 5 mL de etanol 99 % para remover os produtos degradados na extração; (2) 5 mL de água deionizada para remover os vestígios do ácido nítrico; (3) 5 mL de NaOH 17 %, permanecendo em repouso a 25 ± 2 °C por 10 minutos; (4) 5 mL de água deionizada; (5) 2,2 mL de água deionizada e 600 μL de ácido acético. Foi, ainda, adicionado 2,2 mL de água deionizada para eliminação de material não celulósico ainda persistente e (6) 5 mL de água deionizada. Entre cada lavagem, as amostras foram centrifugadas a 2500 x g por 5 minutos em 25 ± 2 °C e os sobrenadantes descartados. As amostras foram secas em estufa a 50 °C por 48 horas e pesadas. Os resultados da concentração de celulose foram expressos em miligrama de celulose por grama de massa seca ($\text{mg celulose g}^{-1}$ MS).

5.4.2 – Hemiceluloses

A extração das hemiceluloses seguiu o protocolo de Shädel et al. (2010), com modificações. A extração do amido por método enzimático foi substituída pelo dimetilsulfóxido (DMSO) 90 % (CARPITA & KANABUS, 1987). Para cada 50 mg do pó das amostras pulverizadas, foi adicionado 1,5 mL de etanol 80 % em microtubos de 2 mL, para extração dos açúcares solúveis. Os tubos devidamente vedados com pregadores específicos para microtubos foram acomodados em banho-maria a 80 °C

por 20 min. As amostras foram centrifugadas em 12000 x g por 5 min a 5 °C e o sobrenadante descartado cuidadosamente. Esta operação foi repetida por mais três vezes para retirada total dos resíduos de açúcares solúveis ainda presentes nas amostras. O precipitado foi seco em estufa a 50 °C durante 24 h e então pesado. Ao precipitado seco foi adicionado 1,5 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) 90 % para extração do amido presente nas amostras e, mantido sob agitação em placa agitadora por 24 h em 25 ± 2 °C. Após esse período, as amostras foram centrifugadas em 12000 x g por 5 min a 5 °C e o sobrenadante descartado. Em seguida, o precipitado foi lavado com 1,5 mL de água deionizada por três vezes, centrifugado e descartado o sobrenadante para retirada total do DMSO. Para constatar a total retirada de DMSO das amostras, verificou-se o pH em torno de 6 ou 7. O precipitado foi transferido para estufa a 50 °C por 24 h e realizada a pesagem. Acrescentou-se ao precipitado 1,5 mL do detergente neutro (tetraborato de sódio decahidratado 18 mmol, ácido etilenodiaminotetracético 66 mmol, sulfato de sódio dodecil 10,4 mmol, fosfato de sódio dibásico 32 mmol e água deionizada) para extração de resíduos solúveis em água e pectinas adicionou-se 25 µL de solução de sulfito de sódio (10 mg/10 mL) para extração de proteínas. As amostras foram submetidas ao banho-maria a 100 °C por 60 min sob agitação constante. A mistura foi centrifugada e o sobrenadante descartado. O precipitado desta etapa (celulose, hemicelulose e lignina) foi lavado, sequencialmente, da seguinte forma: (1) duas vezes com 1,5 mL de água deionizada quente; (2) uma vez com 1,5 mL de acetona 100 % e (3) uma vez com 1,5 mL de água deionizada 25 ± 2 °C. O precipitado contendo a “fração total de parede celular” foi então transferido para estufa 50 °C durante 24 h e pesado. Após secagem, foi adicionado ao precipitado 1,5 mL do detergente ácido (H₂SO₄ 1N e brometo de hexadeciltrimetilamônio ácido deoxicólico sal sódico 55 mmol) e homogeneizado. As misturas foram submetidas, novamente, ao banho-maria a 100 °C com agitação constante por 60 min, centrifugadas e o sobrenadante contendo hemicelulose foi descartado. O precipitado foi lavado em 1,5 mL de água deionizada por cinco vezes, centrifugado a 12000 x g a 5 °C e descartado o sobrenadante cuidadosamente, para retirada total do detergente ácido. O precipitado contendo apenas a “fração de celulose e lignina” foi seco em estufa 50 °C durante 24 h seguido de pesagem. O cálculo para a determinação da concentração das hemiceluloses foi realizado pela diferença gravimétrica entre a “fração total da parede celular” e a “fração de celulose e lignina”. As concentrações

de hemiceluloses foram calculadas em mg de hemicelulose por grama de massa seca (mg hemicelulose g⁻¹ MS).

5.4.3 - Lignina

A extração de lignina seguiu o protocolo de Dos Santos et al. (2008). Foram pesados 150 mg das amostras pulverizadas, em tubos de vidro e homogeneizado em 10 mL de solução tampão fosfato de sódio e potássio 50 mM em pH 7. As amostras foram transferidas para tubos Falcon de 15 mL e o material foi centrifugado por 10 min a 2500 x g e o sobrenadante descartado. O precipitado passou por 12 lavagens com diferentes soluções (Tabela 02), seguindo sempre o mesmo procedimento: a solução foi adicionada, homogeneizada em Vórtex, centrifugação e o sobrenadante descartado.

Tabela 02: Soluções utilizadas na sequência de lavagens para extração de lignina.

<i>Número de Lavagens</i>	<i>Volume (ml)</i>	<i>Soluções</i>
3	7	<i>Tampão fosfato 50 mM pH 7</i>
3	7	<i>Triton ® x-100(v/v) 1 % pH 7</i>
2	7	<i>Tampão NaCl pH 7</i>
2	7	<i>Água deionizada</i>
2	7	<i>Acetona PA</i>

Após a 12^a lavagem, o precipitado foi seco em estufa a 60 °C por 24 h. resultante material compreende a fração de parede celular livre de proteínas. Do precipitado seco, pesou-se 50 mg em tubos Falcon de 15 mL, adicionou-se 1,2 mL de ácido tioglicólico e 6 mL de HCl 2 M. As misturas foram incubadas a 95 °C por 4 h, centrifugadas a 2500 x g 25 ± 2 °C por 15 min e lavadas três vezes com água destilada. Ao precipitado foi adicionado 7 mL de NaOH 0,5 M e as misturas incubadas a 30 °C por 18 h sob agitação constante. Após agitação as misturas foram centrifugadas e reservou-se o sobrenadante. O precipitado foi lavado com 3 mL de NaOH 0,5 M, e centrifugado em seguida. O sobrenadante resultante foi unido ao anterior e acidificado com 1,8 mL de HCl acondicionado a 4 ° C por 12 h sem agitação para a precipitação do ácido lignina-tioglicólico complexo. Após esse

período, as misturas foram centrifugadas a $2500 \times g$ a 25 ± 2 °C por 10 min e lavadas duas vezes com água deionizada, e descartado o sobrenadante. O precipitado foi seco a 60 °C por 24 h e ressuspenso em 15 mL NaOH 0,5 M. Uma alíquota de 100 μ L desse extrato foi diluída com 2000 μ L de NaOH 0,5 M e lido em espectrofotômetro a 280 nm. A quantificação foi determinada em curva padrão de lignina Sigma (informar o limite superior da curva), e os resultados expressos em mg de lignina por grama de massa seca (mg lignina g^{-1} MS).

5.5 – Análise Estatística

As médias dos dados foram comparadas aplicando-se a análise de variância (ANOVA), e quando necessário, submetidas ao teste Tukey ao nível de 5 % ($P < 0.05$) de significância pelo Programa Assistat 7.7 beta (2014), UAEG-CTRN-UFCG, Campina Grande, PB. Foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk para checar a distribuição normal das médias.

6. RESULTADOS

6.1 Dados climáticos

No outono (ABR/MAI) de 2016, a temperatura média registrada para a região foi 27 °C, variando da mínima de 22 °C a máxima de 31 °C. A precipitação acumulada neste período, correspondeu a 53,6 mm. Os meses antecedentes (FEV/MAR 2016), apresentaram temperatura média de 28 °C, com precipitação acumulada de 102 mm. No verão (FEV/MAR) de 2017, a temperatura média foi de 25 °C, variando da mínima de 20 °C a máxima de 30 °C, e a precipitação acumulada registrada foi de 103,4 mm. Os dois meses (DEZ/2016; JAN/2017) que precederam o período, apresentaram temperatura média de 27 °C e a precipitação acumulada foi de 155 mm (Figura 13).

A precipitação apresentou alta irregularidade ao longo dos anos de 2016 e 2017. Entre os dois períodos em estudo, foi possível constatar que no verão de 2017, a precipitação acumulada foi cerca de 90 % maior que no período do outono de 2016, assim como menor temperatura média registrada (Figura 13).

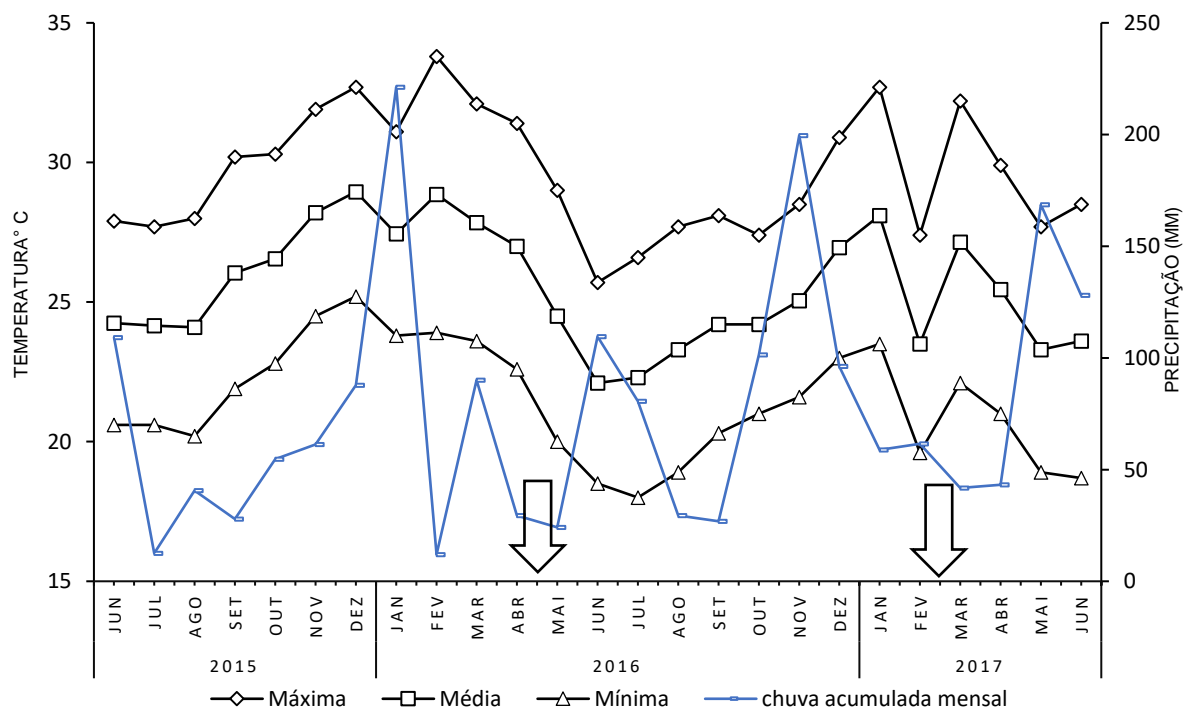


Figura 13: Precipitação e temperaturas mínima, média e máxima mensal dos períodos de Junho de 2015 a Junho de 2017 (INCAPER). Setas indicam meses de coleta.

A umidade relativa do ar (UR) registrada no outono (ABR/MAI) de 2016, exibiu média de 74 %. Dos dois meses anteriores, fevereiro apresentou a menor UR, com 69,2 %. No verão (FEV/MAR) de 2017, a UR foi em média 75 %, e o mês anterior ao período, registrou 66,4 % de UR (Figura 14).

A radiação foi maior nos meses que compreenderam o início de cada ano em estudo (Figura 15).

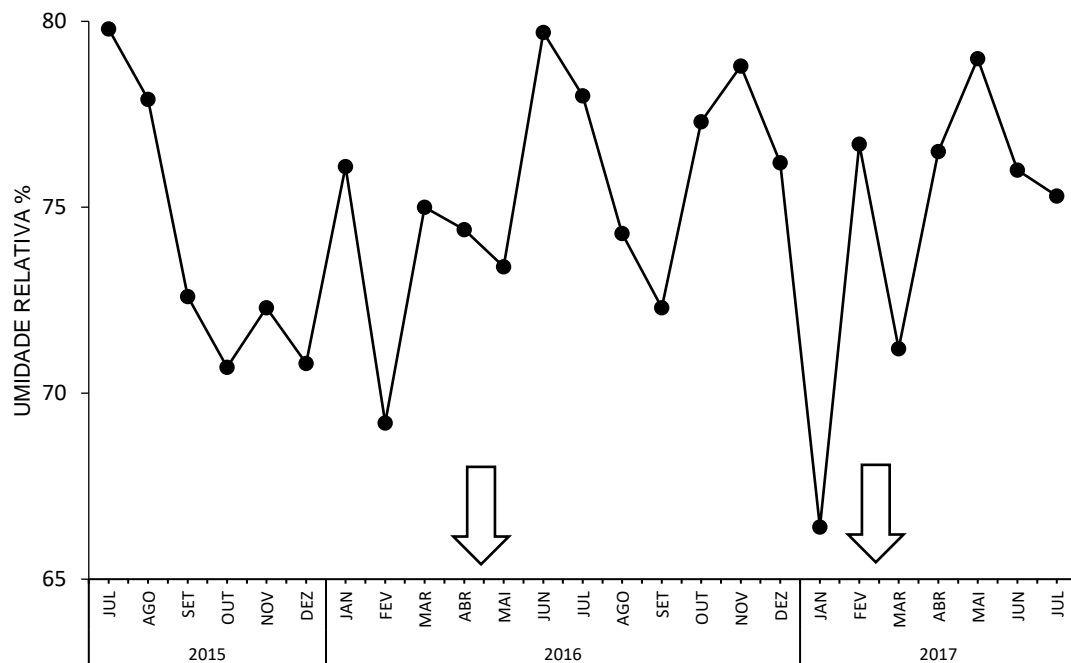


Figura 14: Umidade relativa do ar, médias mensais, dos períodos de Julho de 2015 a Julho de 2017 (INCAPER) (obs.: os dados referentes ao mês de junho de 2015 não foram informados). Setas indicam meses referentes as coletas.

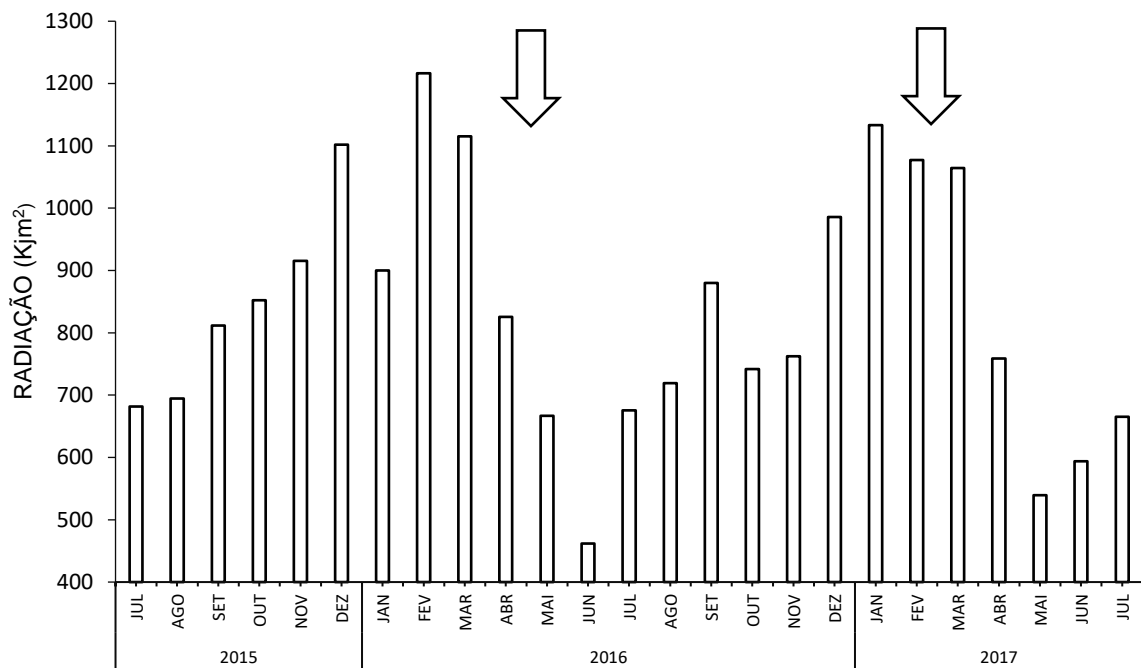


Figura 15: Radiação solar (KJm²) mensal de Julho de 2015 a Junho de 2017 (INCAPER) (obs.: os dados referentes ao mês de junho de 2015 não foram informados). As setas indicam os meses em que as coletas foram realizadas.

6.2 Carboidratos não estruturais

Não foi observada diferença estatística na concentração de amido em caule e folha das espécies do manguezal entre as coletas de outono de 2016 e verão de 2017. O teor de amido no caule foi de 1 % da massa seca (MS) em ambas as estações. Na folha, a concentração de amido foi de apenas 0,7 % da MS, nas duas coletas (Figura 16).

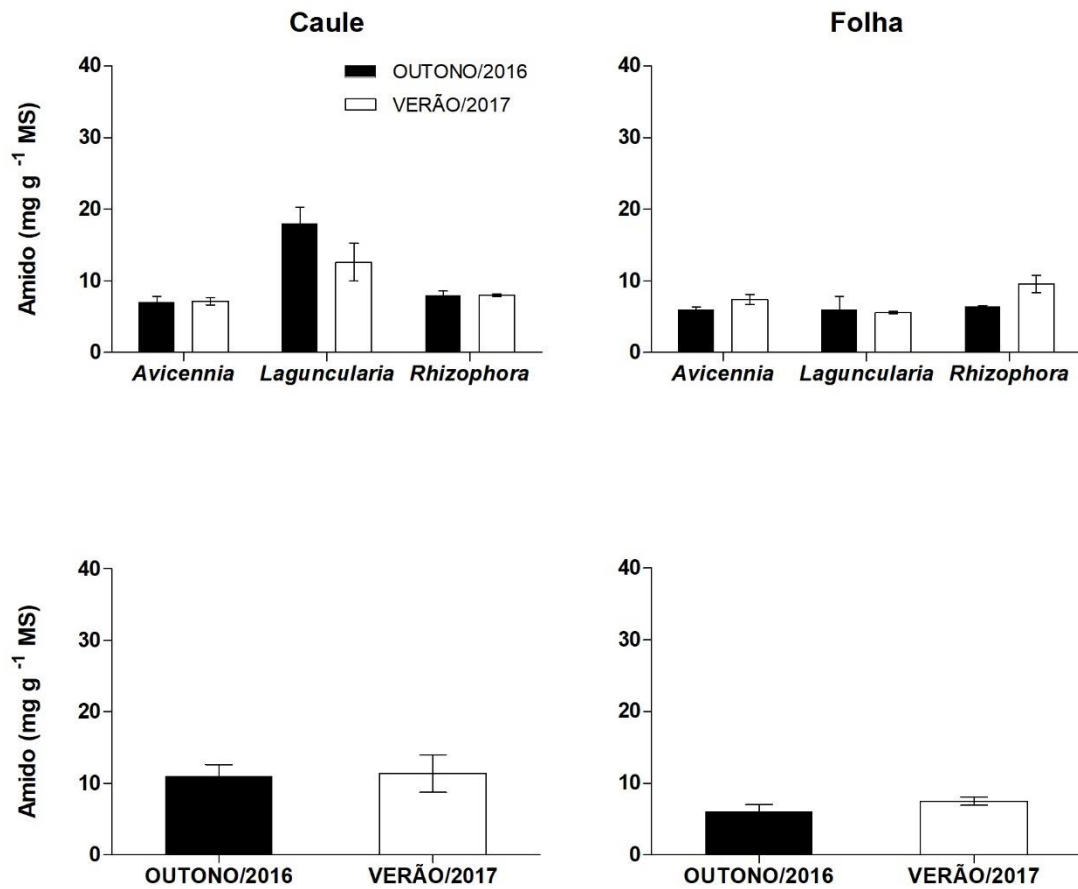


Figura 16: Concentração de amido em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).

Da mesma forma que o amido, a concentração de sacarose, também, não diferenciou entre outono e verão para o caule e folha das espécies do manguezal. A concentração caulinar de sacarose no outono foi de 1,6 % da MS e, no verão 1,2 %. Na folha, o teor desse açúcar foi de 1,5 % no outono de 2016 e 2,2 % da MS no verão de 2017 (Figura 17).

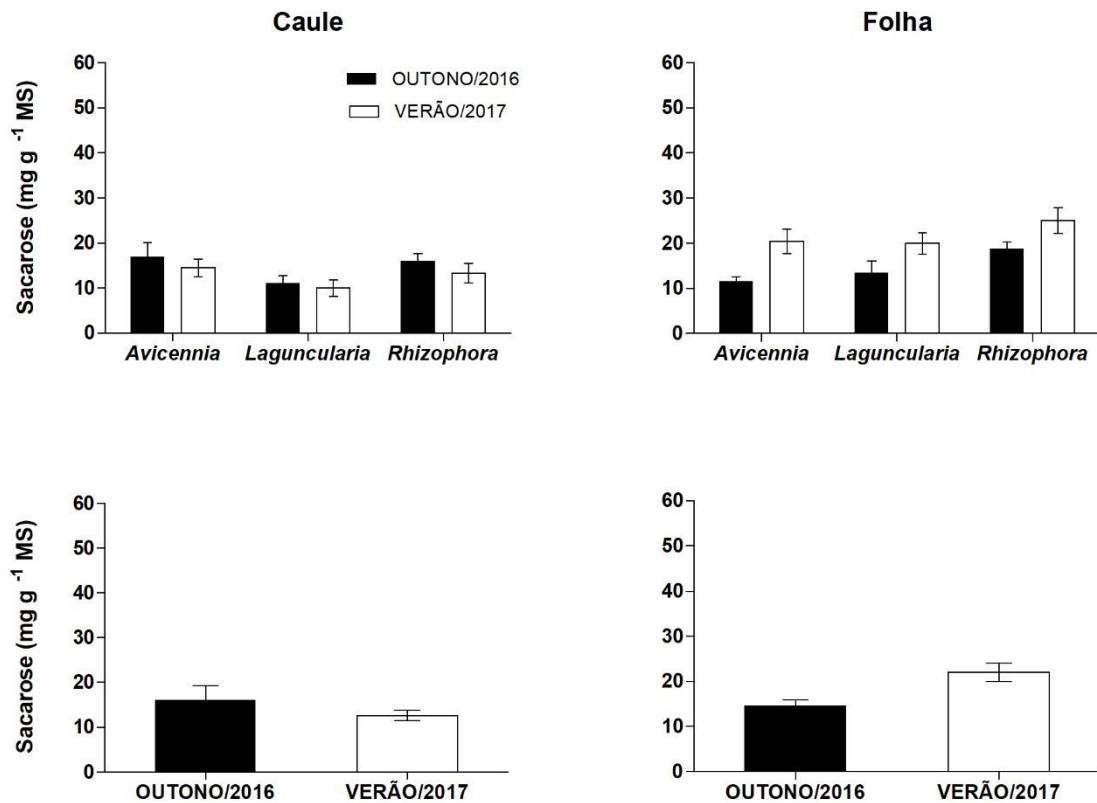


Figura 17: Concentração de sacarose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).

Os teores de carboidratos solúveis totais (CST) em caule e folha nas espécies do manguezal não apresentaram diferença estatística entre outono e verão. No caule, as concentrações desses carboidratos se mantiveram bem próximas, representando 7,5 % da MS no outono e 5,7 % no verão. Na folha, os teores de CST foram 9 % no outono e 10 % da MS no verão (Figura 18).

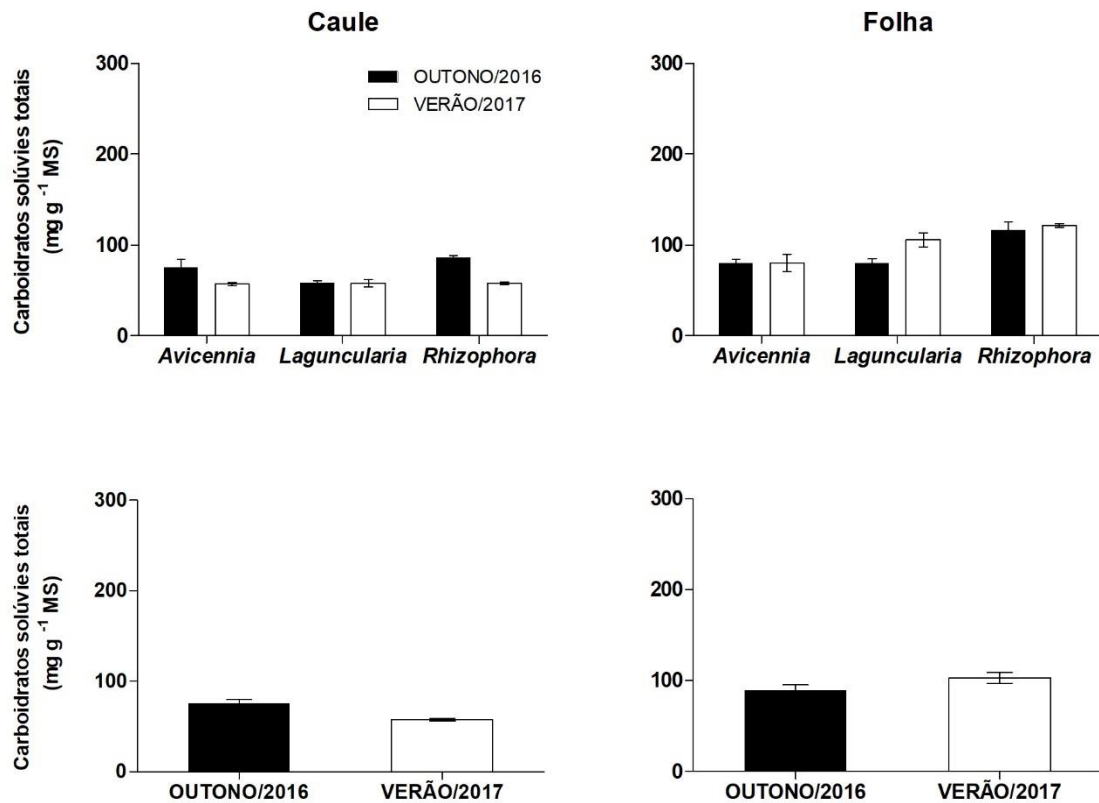


Figura 18: Concentração de carboidratos solúveis totais em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).

A concentração de amido no caule e na folha nas espécies da restinga foi significativamente, maior no verão de 2017. Na folha, a espécie *Protium icariba* se destacou por exibir maior teor desse carboidrato no verão, correspondendo a 1,8 % de sua MS. No caule, *O. notata* e *P. icariba* exibiram maior teor desse polissacarídeo no verão de 2017, com 5,6 % e 3,6 % de MS, respectivamente. A concentração caulinar de amido nas espécies da restinga no outono de 2016 foi de 1,6 % e no verão de 2017, 3,3 % de MS. A concentração foliar, apresentou apenas 1 % de MS no outono e 2 % no verão (Figura 19).

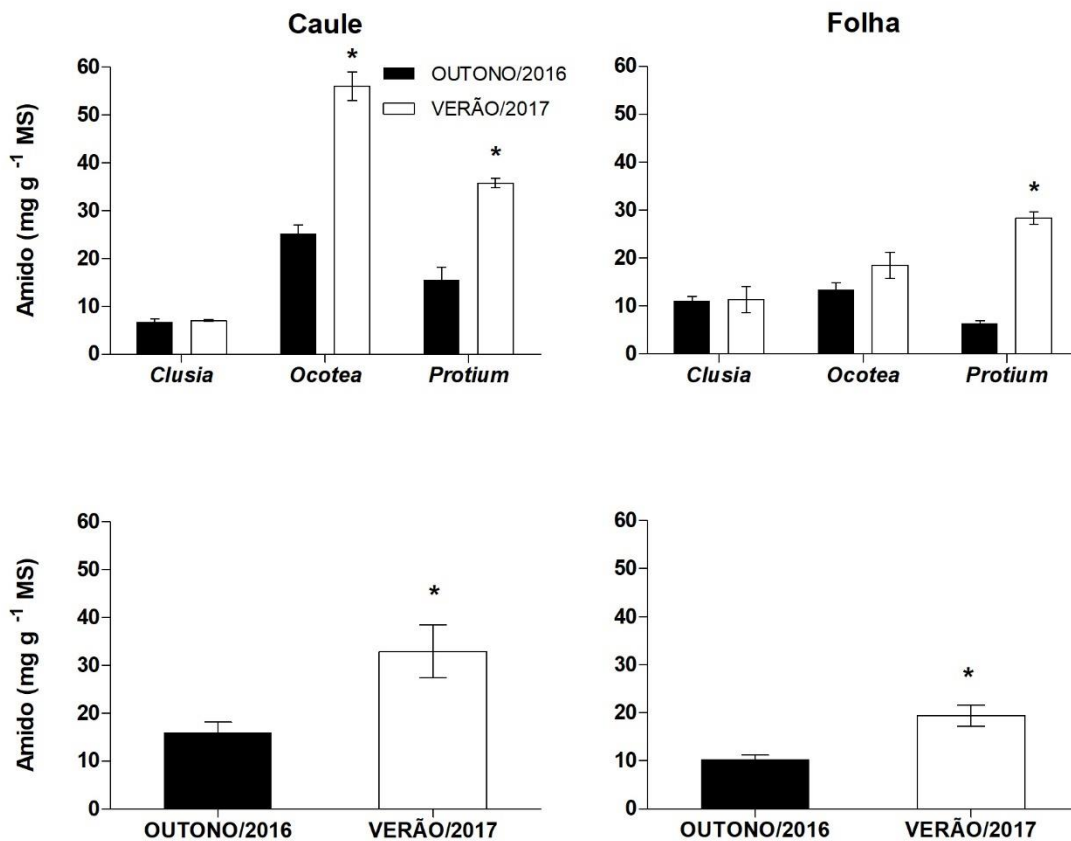


Figura 19: Concentração de amido em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icariba*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).

Não foi constatada diferença significativa na concentração caulinar de sacarose das espécies da restinga entre o outono e verão. No outono de 2016, a concentração no caule desse açúcar foi de 1,9 % e no verão de 2017, 2,7 % da MS. Na folha, houve diferença estatística entre o outono e verão no teor de sacarose, sendo que a maior concentração ocorreu no verão, representando 4,7 % de MS. A espécie *O. notata* se destacou pela maior diferença de sacarose caulinar entre as duas estações, com maior teor no verão, 4,6 % de MS. As espécies *C. hilariana* e *P. icariba* se destacaram pelas maiores concentrações foliares de sacarose no verão, com 6 % e 5,4 % de MS, respectivamente (Figura 20).

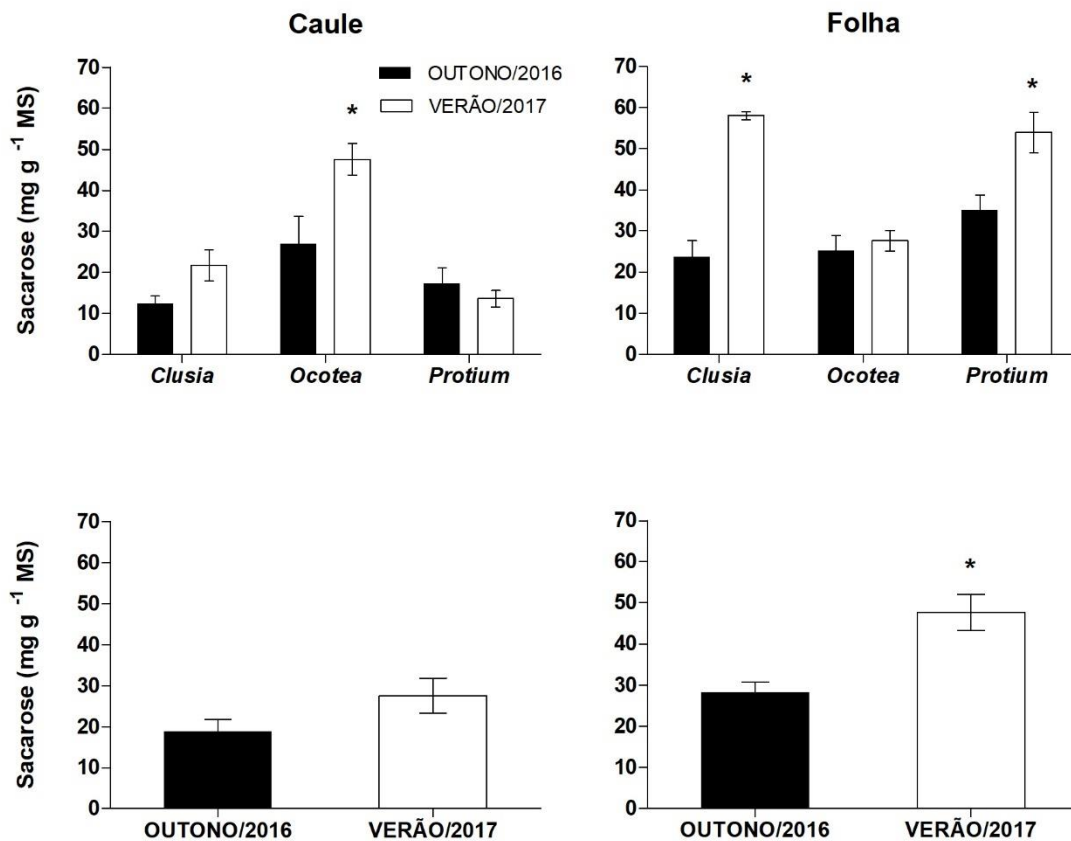


Figura 20: Concentração de sacarose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icariba*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).

A concentração de CST no caule das espécies da restinga no outono de 2016 representou 7,7 % e no verão de 2017, 11 % da MS, sem diferença significativa entre outono e verão. Em *O. notata*, constatou-se diferença estatística no teor de CST entre as estações, com maior concentração caulinar no verão (21,5 % da MS). A concentração foliar de CST desta espécie, também apresentou diferença entre as estações, com o maior teor no verão de 2017, 16,7 % de MS. Na folha, a concentração de CST das espécies da restinga, em ambas estações, foi em média 17,8 % de MS (Figura 21).

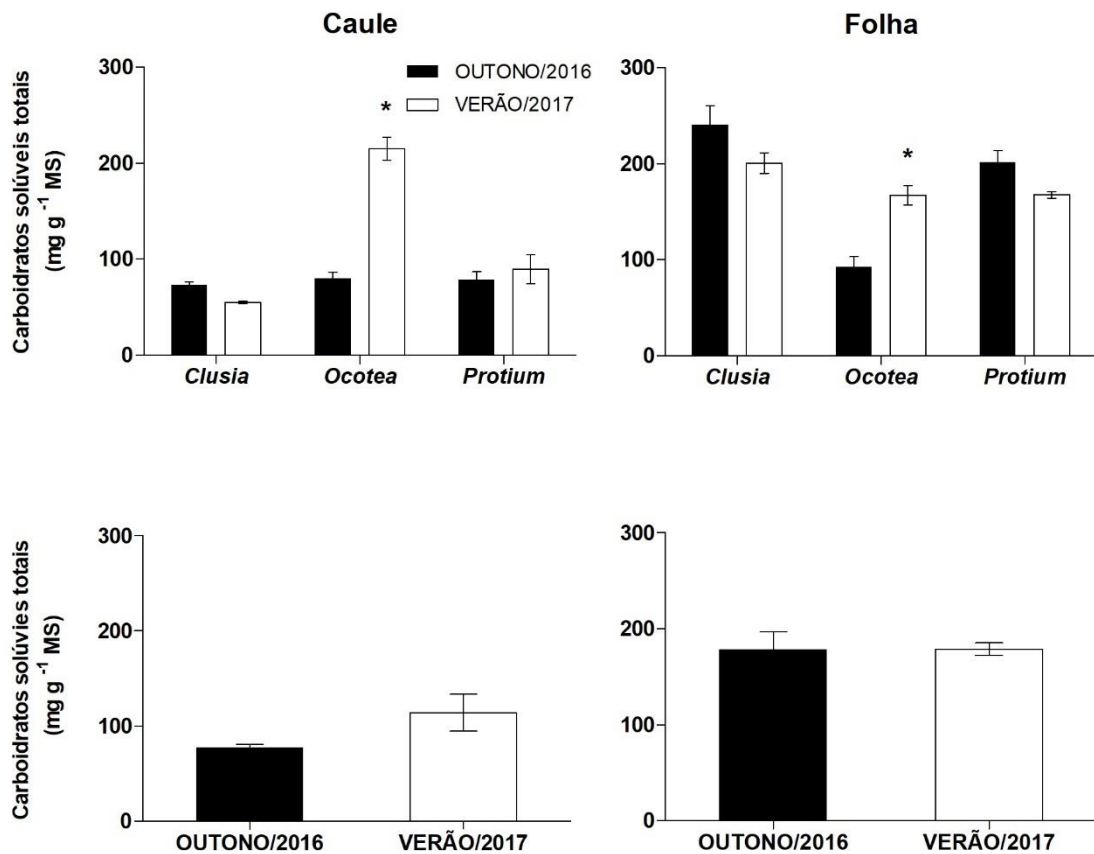


Figura 21: Concentração de carboidratos solúveis totais em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icariba*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).

6.3 Carboidratos estruturais

As concentrações de celulose no caule e folha das espécies do manguezal foram significativamente maiores no verão de 2017. O teor caulinar desse polissacarídeo no outono de 2016 foi de 8,9 % da MS, enquanto que no verão de 2017 esse valor dobrou (19,3 % da MS). Na folha, a concentração média de celulose no outono foi de 2,5 % e no verão, 5,6 % da MS (Figura 22).

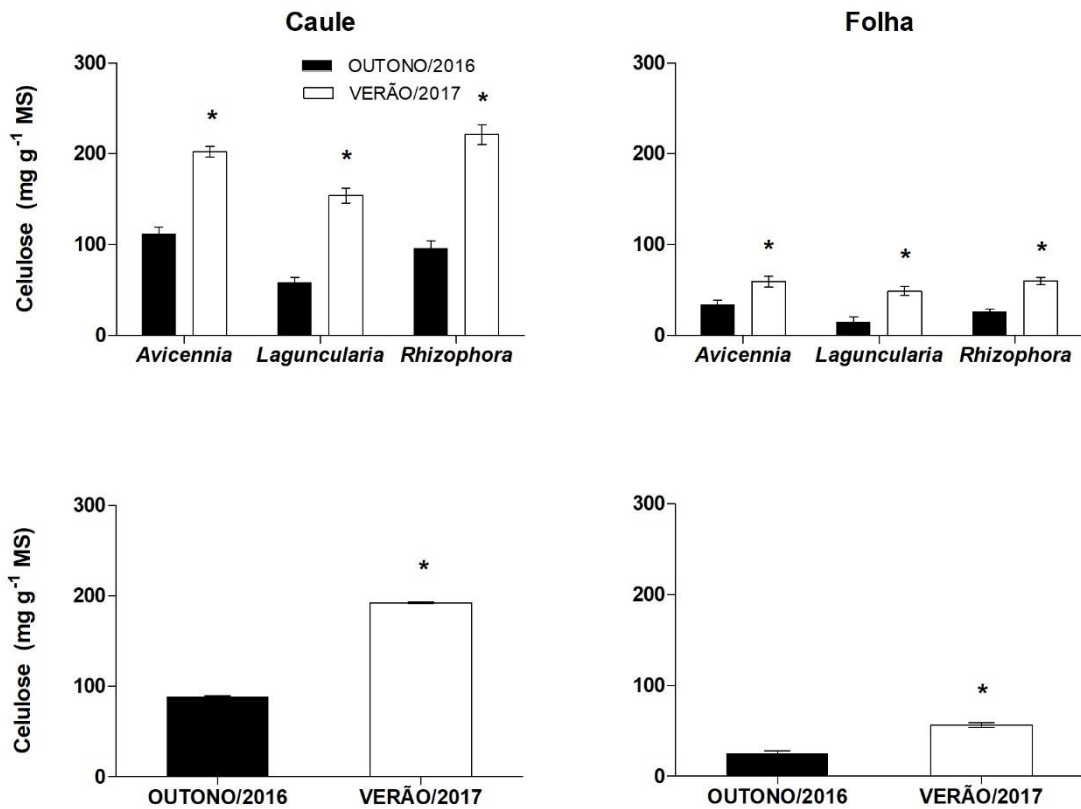


Figura 22: Concentração de celulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).

As concentrações das hemiceluloses em caule e folha nas espécies do manguezal, não variou significativamente entre outono e verão. O teor caulinar desse polímero representou 9,1 % no outono e 8,5 % de MS no verão. Na folha, a concentração média de hemicelulose nas espécies do manguezal foi bem menor, 3,9 % no outono e 4,9 % de MS no verão (Figura 23).

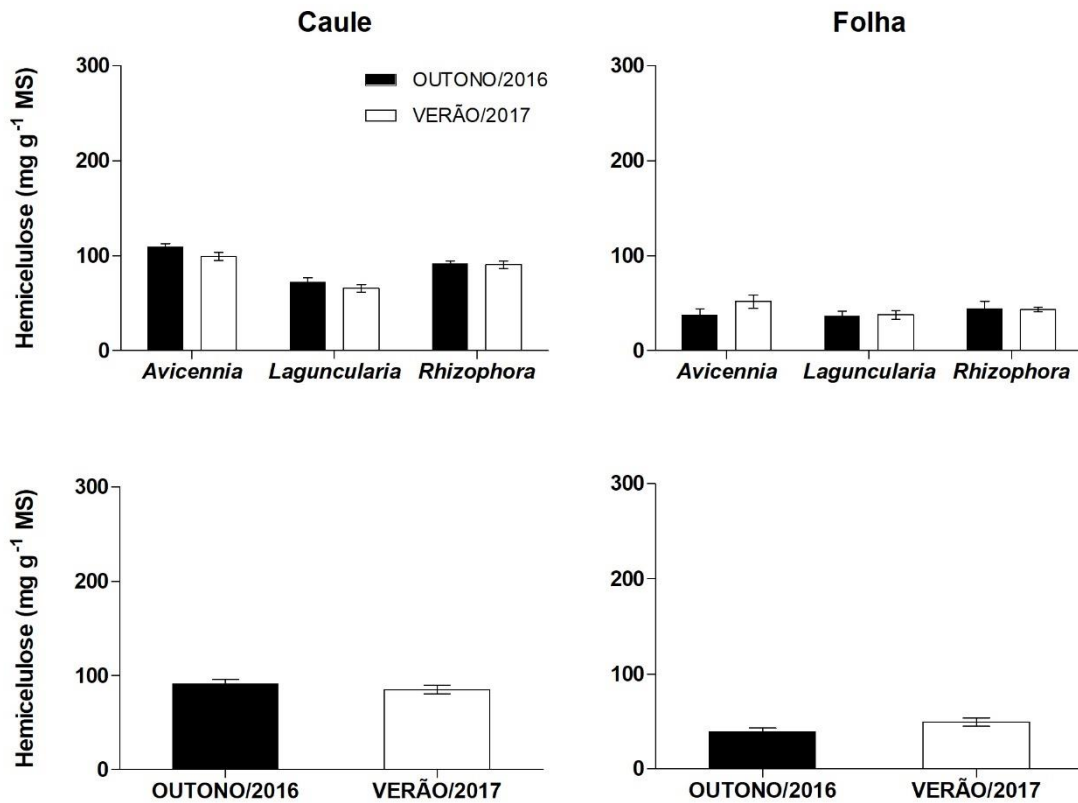


Figura 23: Concentração de hemicelulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).

Não foi constatada diferença significativa na concentração de lignina caulinar e foliar das espécies do manguezal entre o outono e verão. No caule, a concentração foi de 27 % da MS e na folha 8 % sem variação entre outono e verão (Figura 24).

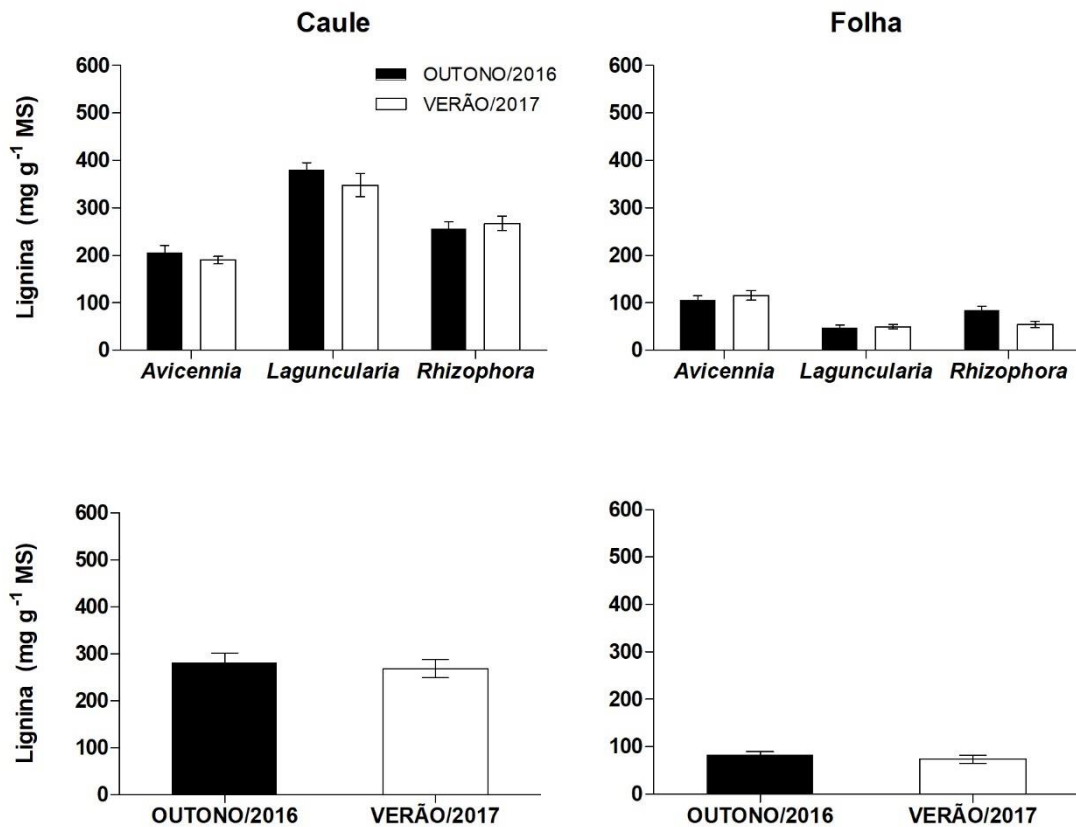


Figura 24: Concentração de lignina em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema manguezal *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).

A concentração de celulose do caule e de folhas das espécies de restinga variou, significativamente, entre as estações do ano, exibindo maior teor no verão de 2017. No caule, a concentração desse polímero foi de 18 % e na folha 9 % da MS, no período de 2017. O teor de celulose no caule foi de 9,4 % e na folha, 5,2 % de MS (Figura 25).

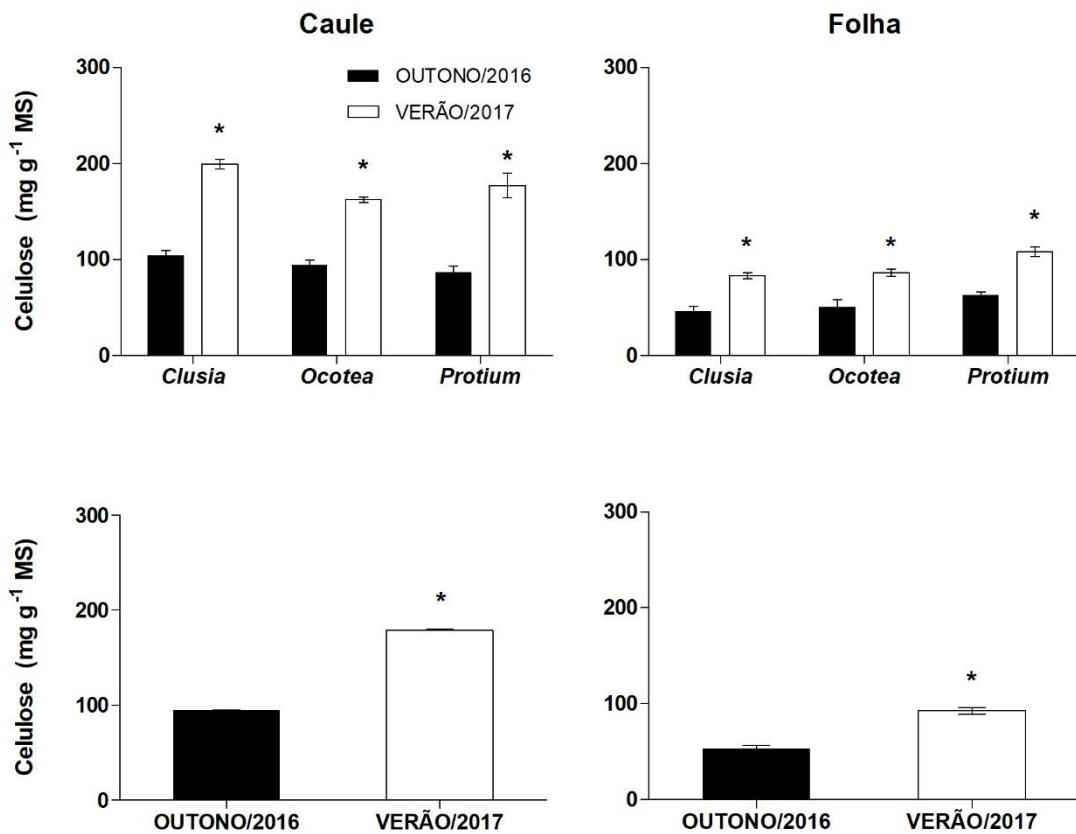


Figura 25: Concentração de celulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icicariba*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).

Não foi observada diferença estatística na concentração de hemicelulose em caule e folha nas espécies da restinga entre o outono e verão. A concentração caulinar no outono foi de 6,7 % de MS e, no verão 5,8 %. Na folha, os teores das hemicelulose foi de 2,5 % no outono e 4,4 % da MS no verão (Figura 26).

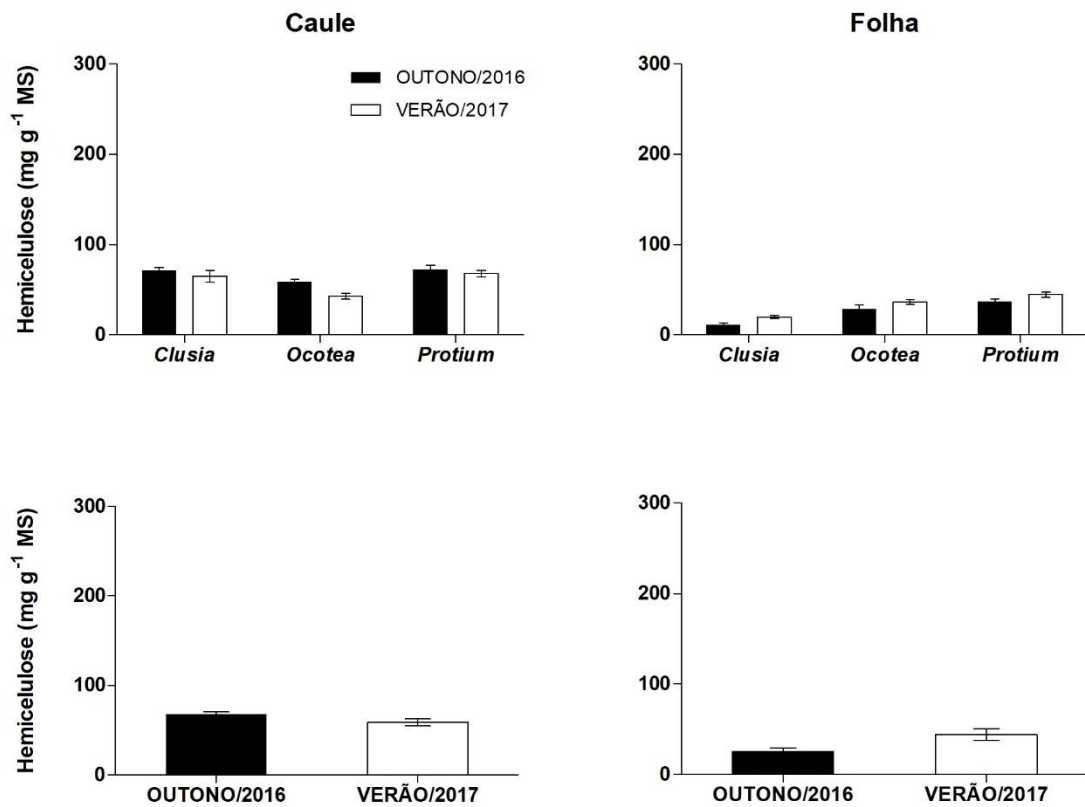


Figura 26: Concentração de hemicelulose em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icariba*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta).

Nas espécies da restinga, ocorreram diferenças significativas na concentração caulinar de lignina entre o outono e verão. A concentração caulinar desse polímero chegou a representar 50 % da MS no outono e, 35 % no verão. A concentração de lignina foliar exibiu valores invariáveis entre as estações amostrais ficando em torno de 13 % da MS (Figura 27).

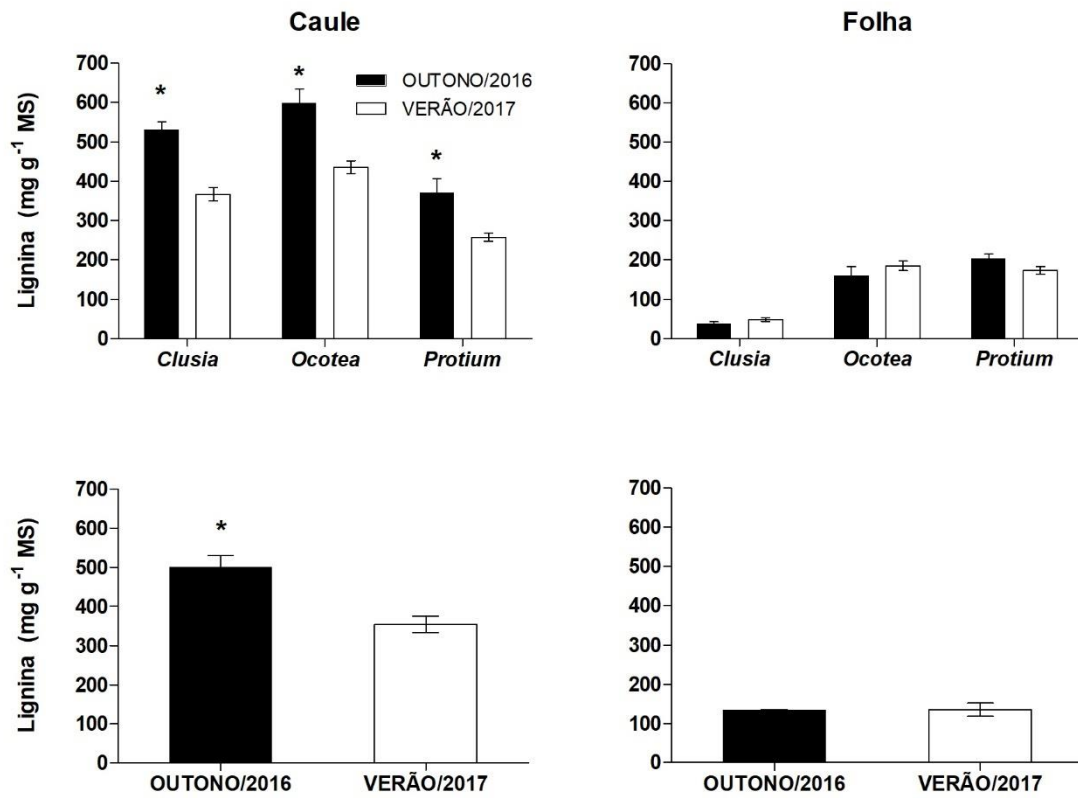


Figura 27: Concentração de lignina em caule e folha de espécies arbóreas do ecossistema restinga *Clusia hilariana*, *Ocotea notata* e *Protium icariba*. Barras representam a média aritmética e o erro padrão da média (n=5 para cada espécie e n=15 por período de coleta). O asterisco representa diferença significativa (P<0.05).

7. DISCUSSÃO

Em relação a temperatura e precipitação do outono de 2016 e verão de 2017, as espécies dos ecossistemas costeiros, restinga e manguezal, responderam de forma diferenciada no balanço dos teores dos reservatórios de carbono. Maiores diferenças nos teores de carboidratos não estruturais e de celulose e lignina dentre os polímeros estruturais de parede celular, foram constatados nas espécies da restinga. Nas espécies do manguezal, houve variação significativa apenas no teor de celulose. De fato, a restinga apresentou maior variação em seus reservatórios de carbono, às alterações de temperatura e precipitação, mostrando-se mais vulnerável às variações do clima em comparação com as espécies do ecossistema manguezal.

Possivelmente, menor temperatura atmosférica e maior precipitação no verão, influenciou na alocação de carbono das espécies da restinga, visto que, a disponibilidade hídrica pode ser o principal fator que restringe o crescimento das plantas neste ecossistema e pode influenciar a performance fisiológica das espécies nesse ambiente (REINERT et al., 1997; GESSLER et al., 2008). No manguezal, as plantas estão sob influência de alagamento e salinidade. O baixo potencial hídrico no solo, dificulta a absorção de água (CLOUGHT, 2013). Porém, as plantas desse ecossistema, possuem adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas quanto a tolerância a salinidade (BALL, 1996; CLOUGHT, 2013), e essa tolerância está relacionada à maior eficiência no uso da água (BALL, 1996). A temperatura e a disponibilidade hídrica são fatores determinantes na distribuição e adaptação das plantas, por estarem associados às taxas evaporativas da atmosfera (LARCHER, 2000), podendo ser considerados limitantes ou estímulos em relação aos processos fisiológicos (TESKEY et al., 2015; URBAN et al., 2017).

O maior teor de sacarose foliar nas espécies da restinga no verão de 2017, pode ser explicado pela menor temperatura atmosférica e maior precipitação nesta estação. Provavelmente, o balanço adequado de água e temperatura, permitiu maior abertura estomática, favorecendo, de certa forma, maiores taxas fotossintéticas (YAMORI et al., 2014). A redução na condutância estomática é parcialmente responsável por menores taxas fotossintéticas em arbóreas (NIINEMETS, 1999). A fotossíntese pode ser inibida pela redução da difusão de CO₂ para o cloroplasto,

tanto pelo fechamento estomático quanto por alterações na estrutura mesofílica, o que diminui a condutância e a difusão do CO₂ dentro da folha (YAMORI et al., 2014). Flexas e Medrano (2002), evidenciaram que o fechamento estomático é uma limitação da fotossíntese em condições de seca moderada, ao passo que sob seca severa, há um comprometimento metabólico.

É possível, que o balanço hídrico nas plantas, no período do verão, favoreceu maior influxo de carbono na folha, sendo esse controle dado pela relação entre absorção hídrica e a transpiração. Assim, como a temperatura encontrava-se mais baixa, taxas metabólicas, como a respiração, foram reduzidas, favorecendo maior concentração da sacarose na folha (BERRY; BJÖRKMAN, 1980). O equilíbrio de C de uma planta, associa-se a diferença entre fotossíntese e respiração. Em condições favoráveis, o excesso de C é utilizado no crescimento e síntese de compostos, armazenados na forma de carboidratos não estruturais (ZHAO et al., 2013).

Miller et al. (2001), constataram que o ganho de C da planta é inibido sob estresse hídrico e temperatura elevada. Em estudos com plantas vasculares, a temperatura elevada aumentou a respiração de manutenção na planta (ATKIN et al. 2000) e acelerou o fechamento estomático à medida que aumentava o déficit hídrico. Adams et al. (2009), demonstraram que temperaturas associadas ao estresse hídrico elevadas estimularam a respiração. Pode ser, que a maior temperatura e menor precipitação no período do outono, proporcionou menor teor de sacarose na folha das espécies da restinga.

A maior concentração de amido no caule das plantas da restinga, no verão, possivelmente pode indicar maior alocação de carbono na forma de reserva temporária. Carboidratos não estruturais armazenados em caules permitem que as plantas superem períodos de estresse, e aumentem sua sobrevivência (POORTER; KITAJIMA, 2007). Já o maior armazenamento de amido foliar, sugere maior eficiência no armazenamento temporário da glicose sem provocar alterações nas relações hídricas das células (HARTMANN; TRUMBORE, 2016). Plantas armazenam mais carboidratos não estruturais em folhas e caules sob baixa temperatura (KÖRNER, 2003). Carboidratos não estruturais são importantes para as plantas em condições de estresse, refletindo o equilíbrio entre fotossíntese e

respiração, podendo influenciar na disponibilidade de C para o crescimento dependendo da estratégia de vida da espécie (DIETZE et al., 2014).

Em pesquisa realizada com plantas adultas de *Pinus sylvestris*, constatou-se que o aumento da temperatura reduziu as concentrações de carboidratos não estruturais (amido, sacarose e CST), devido ao aumento da respiração, resultando em maior consumo de fotoassimilados (ZHA et al., 2001). Klein e Hoch (2015), em estudo com plantas adultas de *Pinus halepensis*, verificaram que o principal dreno foi a respiração, com fluxo de 70 % de perda do C total, observaram que a maior alocação de C (amido e solúveis) ocorreu em estação úmida, com o consumo de amido em estação seca. Assim, sob temperaturas mais amenas, as plantas tem seu metabolismo celular reduzido, ocasionando maior acúmulo de fotoassimilados e maior razão fonte-dreno.

Vale destacar que no verão de 2017, a espécie de restinga *O. notata* exibiu maior teor de amido e sacarose no caule, e carboidratos solúveis totais, em ambos órgãos. Em contrapartida na folha, o teor de sacarose nesse mesmo período foi menor. Esses dados podem indicar um aumento na síntese de carboidratos através de um incremento na capacidade de estocagem em seu dreno já existente, o caule. Isso pode ser explicado pela fenofase. A espécie de restinga *O. notata* encontrava-se em período de floração, caracterizada pela maior demanda de fotoassimilados para atender suas necessidades energéticas. Altos teores de fotoassimilados na folha após o florescimento ocorre porque a demanda por fotoassimilados aumenta nos drenos, e os carboidratos de reserva (amido) são convertidos em açúcares solúveis, disponíveis para o desenvolvimento dos frutos (PRADO et al., 2007).

A maior concentração de celulose no verão de 2017, tanto no caule quanto na folha das espécies do manguezal e de restinga, sugere maior alocação de carbono em estrutura associada à manutenção da integridade da parede celular e pressão de turgência (BUCKERIDGE et al., 2008a) visto que estas espécies habitam ecossistemas com restrição hídrica (SCARANO, 2002; CLOUGHT, 2013). Em geral, o estresse hídrico causa mudanças fisiológicas, incluindo a perda de turgor e ajuste osmótico. Mudanças morfológicas são resultado das modificações de parede celular (GALL et al., 2015).

A maior partição de carbono na síntese de parede celular, está associada a manutenção da turgência celular, que é um fator crítico na regulação do crescimento da célula e da parede celular. A baixa pressão de turgor influenciada por estresse hídrico leva a redução ou cessação do crescimento, diminuindo a extensibilidade e a expansão celular (GALL et al., 2015). O espessamento da parede celular nas plantas nos dois ecossistemas, pode estar relacionado às condições do clima do ambiente. A elasticidade da parede celular, pode contribuir para a manutenção do volume de turgor na célula (CHARTZOULAKIS et al., 2002; GALL et al., 2015).

A deposição dos carboidratos estruturais de parede celular é decorrente de uma maior alocação de carbono para a síntese destes carboidratos e/ou ao aumento da atividade da enzima celulose sintase, envolvida na síntese de celulose (GIBEAUT et al., 2001). Em estudo com algodão sob estresse hídrico, observou-se aumento no nível de UDP-GLc na expressão do gene da sacarose sintase e UDP-glicose pirofosforilase (CHENG et al., 2014). A síntese de celulose pode ser um meio pelo qual a integridade da parede celular é mantida, assim como a pressão de turgor, permitindo o crescimento contínuo das células sob baixo potencial hídrico (GALL et al., 2015).

Nas espécies da restinga no outono de 2016, observou-se maiores concentrações de lignina no caule. Esse composto fenólico é parcialmente responsável pela resistência e compressão da parede celular (VANHOLME et al., 2010). Sabe-se que maiores temperaturas e menor umidade, possibilitam maior deposição de lignina nas células (GALL et al., 2015). Em estudo com *Saccharum* spp., o déficit hídrico aumentou em aproximadamente 60 % o teor de lignina no xilema secundário nas plantas desse gênero (MAZZAFERA et al., 2015).

A baixa precipitação associada a alta temperatura no outono de 2016 deve ter estimulado a maior deposição de lignina no caule das espécies da restinga. A maior proporção de lignina no xilema secundário caulinar nas plantas da restinga, pode ter associação com o teor de amido, uma vez que a concentração deste polissacarídeo foi menor no caule neste período do ano. Correlação positiva entre biossíntese de lignina e concentração de amido foi observada em alguns estudos com espécies arbóreas (HARDING et al., 2009; NOVAES et al., 2010).

As alterações nas concentrações dos reservatórios de carbono nas espécies da restinga, nos levam a inferir a ocorrência de um processo de aclimação às condições climáticas impostas pelo ambiente. Plantas de diversas espécies tem demonstrado capacidade de aclimação à temperatura, envolvendo mecanismos relacionados a síntese de enzimas tolerantes ao calor e a diminuição na respiração (YAMORI et al., 2014). A maioria das plantas pode desenvolver a capacidade de aclimatar-se às variações de temperatura e precipitação (SEARLE et al., 2011), regulando a condutância estomática (AASAMAA; SÖBER, 2011) e ajustando o aparato fotossintético para absorção adequada, transferência e utilização da energia disponível (GONÇALVES et al., 2010). Mesmo que a temperatura seja ótima para a fotossíntese, pode ser que a respiração aumente (YAMORI et al., 2014), reduzindo concentrações de fotoassimilados.

Devido às respostas observadas nas plantas da restinga, quanto aos reservatórios de carbono, podemos inferir que esse ecossistema está apresentando, mesmo que em pouco tempo e, sob pequena variação de temperatura e precipitação, adaptação e/ou aclimação às possíveis mudanças climáticas do ambiente. Já o ecossistema manguezal, por não ter apresentado grande alteração nos teores de seus reservatórios de carbono, pode ser que só apresentará respostas expressivas em condições de mudanças climáticas extremas, sob efeito extremo de alagamento e na salinidade.

8. CONCLUSÃO E CONSIDERAÇÃO FINAL

Os ecossistemas pesquisados respondem de maneiras distintas em relação às variações de temperatura e precipitação. As espécies da restinga, apresentaram alteração em suas concentrações de carboidratos estruturais e não estruturais diante das mudanças de temperatura e precipitação do ambiente em que as espécies estavam inseridas. No manguezal, as espécies apresentaram alteração na concentração apenas do polímero celulose.

Portanto, podemos inferir que as espécies de restinga parecem mais vulneráveis às mudanças climáticas, principalmente relacionado à temperatura e precipitação, em relação as espécies de manguezal. No manguezal, as espécies mostraram menor vulnerabilidade em seus reservatórios de carbono, possivelmente, por se encontrarem em um ambiente homogêneo e constante de encharcamento e salinidade.

Contudo, mais estudos que abranjam maior número de espécies, e também, maior amostragem ao longo do ano, serão úteis para integrar a compreensão quanto a dinâmica dos reservatórios de carbono e sua vulnerabilidade, nas espécies de formações costeiras da mata Atlântica em relação às variações a curto, médio e longo prazo do clima.

9. REFERÊNCIAS

- AASAMAA, K.; SÖBER, A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 72-78, 2011.
- ADAMS, H.D.; GUARDIOLA-CLARAMONTE, M.; BARRON-GAFFORD, G.A.; VILLEGAS, J.C.; BRESHEARS, D.D.; ZOU, C.B.; TROCH, P.A.; HUXMAN, T.E. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n.17, p. 7063–7066, 2009.
- AMARAL, L.I.V.; GASPAR, M.; COSTA, P.M.F.; AIDAR, M.P.M.; BUCKERIDGE, M.S. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. **Hoehnea**, v. 34, p. 425-431, 2007.
- ANDRADE, M.A. Avaliação do uso de radiação micro-ondas e ultrassom combinados com agentes químicos como pré-tratamentos de bagaço de cana de açúcar para posterior hidrólise enzimática. **Dissertação (Mestrado em Ciência e Tecnologia de Alimentos)** – Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto. 2009. 85 p.
- ATKIN, O. K.; EDWARDS, E. J.; LOVEYS, B. R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. **New Phytologist**, v.147, n.1, p.141-154, 2000.
- AVIGAD, G.; DEY, P.M. Carbohydrate Metabolism: storage carbohydrates. *In*: DEY, P. M & HARBORNE, J.B. (Ed). **Plant Biochemistry**. New York: Academic Press, p. 143, 169, 177, 191-192, 1997.
- AWANO, T.; TAKABE, K.; FUJITA, M. Xylan and lignin deposition on the secondary wall of *Fagus crenata* fibers. *In*: MOROHOSHI, N.; KOMAMINE, A. (Ed.). **Molecular Breeding of Woody Plants**. Arnstadt: Elsevier Science, p. 137-142, 2001.
- BALL M. C. Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist forest. *In*: CHAZDON, R.L.; LEE, D.W.; FETCHER. N. (Ed.). **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, New York, p. 461–496, 1996.
- BARBIER, E.B.; HACKER, S.D.; KENNEDY, C.; KOCH, E.W.; STIER, A.C.; SILLIMAN, B.R. The value of estuarine and coastal ecosystem services. **Ecological Monographs**, v. 81, n. 2, p. 169–193, 2011.

- BEIER, C. Climate change and ecosystem function - full-scale manipulations of CO₂ and temperature. **New Phytologist**, v. 162, n. 2, p. 243-251, 2004.
- BERRY, J.; O. BJÖRKMAN. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 31, p. 491–543, 1980.
- BERTAUD, F.; HOLMBOM, B. Chemical composition of earlywood and latewood in Norway spruce heartwood, sapwood and transition zone. **Wood Science and Technology**, v. 38, n. 4, p. 245–256, 2004.
- BEZERRA, F. M. L.; ARARIPE, M. A. E.; TEÓFILO, E. M.; CORDEIRO, L. G.; SANTOS, J. J. A. Feijão caupi e déficit hídrico em suas fases fenológicas. **Ciência Agrônômica**, v. 34, n.1, p. 5-10, 2003.
- BIDHENDI, J.A.; GEITMANN, A. Relating the mechanics of the primary plant cell wall to morphogenesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 2, p. 449–461, 2015.
- BRANDAO, E. M.; ANDRADE, C. T. Influência de fatores estruturais no processo de gelificação de pectinas de alto grau de metoxilação. **Polímeros: Ciência e Tecnologia**, v. 9, n.3, p. 38-44, 1999.
- BRENDEL, O.; LOSETTA, P.P.M.G.; STEWART, D. A rapid and simple method to isolate pure alpha cellulose. **Phytochemistry Annal**, v. 11, p. 7-10, 2000.
- BUCKERIDGE, M. S.; AIDAR, M. P. M.; MARTINEZ, C. A.; SILVA, E. A. Respostas de plantas às mudanças climáticas globais. *In*: BUCKERIDGE, M. S. **Biologia e Mudanças Climáticas no Brasil**, p.77-91, 2008 b.
- BUCKERIDGE, M.S.; AIDAR, M.P.M. Carbon sequestration in the rain forest: alternatives using environmentally friendly biotechnology. **Biota Neotropica**, v. 2, n. 1, p. 1-5, 2002.
- BUCKERIDGE, M.S.; CAVALARI, A.A.; SILVA, G.B. Parede Celular. *In*: KERBAUY, G.B. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p. 165-181, 2008 a.
- BUCKERIDGE, M.S.; MORTARI, L.C.; MACHADO, M.R. Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema? *In*: REGO, G. M.; NEGRELLE. R. R. B; MORELLATO, L. P. C. **Fenologia - Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos** (Editores Técnicos). Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007.
- CANILHA, L.; MILAGRES, A.M.F.; SILVA, S.S.; ALMEIDA SILVA, J.B.; FELIPE, M.G.A.; ROCHA, G.J.M.; FERRAZ, A.; CARVALHO, W. Sacarificação da biomassa lignocelulósica através de pré-hidrólise ácida seguida por hidrólise enzimática: uma

- estratégia de “desconstrução” da fibra vegetal. **Revista Analytica**, n. 44, p. 48-54, 2010.
- CARMO, T. M. S.; ALMEIDA, R.; OLIVEIRA, A. R.; XAVIER, S. Z. Caracterização de um trecho do manguezal do rio da Passagem, Baía de Vitória, Vitória-ES. *In: Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros*. São Paulo: ACIESP, v.1, p. 6-16, 1998.
- CARPITA, N.; McCANN, M. The cell wall. *In: BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W.; JONES, R.L. (Ed.). Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland: Couries Companies, p. 52-89, 2000.
- CARPITA, N.C.; GIBEAUT, D.M. Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. **The Plant Journal**, v. 3, n. 1, p. 1-30, 1993.
- CHAKRABORTY, D., NAGARAJAN, S., AGGARWAL, P., GUPTA, V.K., TOMAR, R.K., GARG, R.N., SAHOO, R.N., SARKAR, A., CHOPRA, U.K., SARMA, K.S., SUNDARA, K.N. Effect of mulching on soil and plant water status, and the growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) in a semi-arid environment. **Agricultural Water Management**, v. 95, n. 12, p. 1323–1334, 2008.
- CHAMBERS, J. Q.; TRIBUZY, E. S.; TOLEDO, L. C.; CRISPIM, B. F.; HIGUCHI, N.; DOS SANTOS, J.; TRUMBORE, S. E. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, v. 14, n. 4, p. 72-88, 2004.
- CHAPIN, F. S.; G. R. SHAVER. Differences in carbono and nutrient fractions among arctic growth forms. **Oecologia**, v. 77, n.4, p. 506–514, 1988.
- CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; KOFIDIS, G.; BOSABALIDIS, A.; NASTOU, A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. **Scientia Horticulturae**, v. 95, n. 1-2, p. 39–50, 2002.
- CLOUGH, B. Continuing the Journey Amongst Mangroves. ISME Mangrove Educational Book Series No. 1. International Society for Mangrove Ecosystems (ISME), Okinawa, Japan, and International Tropical Timber Organization (ITTO), **Yokohama**, Japan, 2013.
- COATES, J. C.; MOODY, L. A.; SAIDI, Y. Plants and the earth system - past events and future challenges. **New Phytologist**, v. 189, n. 2, p. 370-373, 2011.

- CORNUAULT, V.; MANFIELD, I.W.; RALET, M.; KNOX, J.P. Epitope detection chromatography: a method to dissect the structural heterogeneity and inter-connections of plant cell wall matrix glycans. **Plant Journal**, v. 78, n.4, p. 715–722, 2014.
- CORREIA, C. M. B.; DIAS, A. T. C.; SCARANO, F. R. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 4, p. 607-613, 2010.
- COUÉE, I.; SULMON, C.; GOUESBET, G.; AMRANI, A. E. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 3, p. 449-459, 2006.
- CRAWFORD, A.J.; MCLACHLAN, D.H.; HETHERINGTON, A.M.; FRANKLIN, K.A. High temperature exposure increases plant cooling capacity. **Current Biology**, v. 22, n. 10, p. 396–397, 2012.
- De MARTINI, J.D.; WYMAN, C.E. Changes in composition and sugar release across the annual rings of wood and implications on recalcitrance. **Bioresource Technology**, v. 102, n. 2, p. 1352–1358, 2011.
- DELUCIA, E.H.; SASEK, T.S.; STRAIN, B.R. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. **Photosynthesis Research**, v. 7, p. 175-184, 1985.
- DENNIS, D.T.; BLAKELEY, S.D. Carbohydrate Metabolism. *In*: BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. (Ed.). **Biochemistry and Molecular Biology of Plants**. Maryland: American Society of Plant Physiologists, p. 630-675, 2000.
- DIAS, A.T.C. & SCARANO, F.R. Clusia as nurse plant. *In*: LÜTTGE, U. (Ed.) **Clusia – a woody neotropical genus with remarkable plasticity and diversity**. Springer: Heidelberg, p. 55-72, 2007.
- DIETZE, C.M.; SALA, A.; CARBONE, M.S.; CZIMCZIK, C.I.; MANTOOTH, J.A.; RICHARDSON, A.D.; VARGAS, R. Nonstructural carbon in woody plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 667-687, 2014.
- DODD, D.; CANN, I. K. O. Enzymatic deconstruction of xylan for biofuel production. **Global Change Biology Bioenergy**, v. 1, n.1, p. 2–17, 2009.
- DOS SANTOS, W.D.; FERRARESE, M.L.; NAKAMURA, C.V.; MOURÃO, K.S.M. MANGOLIN, C.A.; FERRARESE-FILHO, O. Soybean (*Glycine max*) root lignification induced by ferulic acid. The possible mode of action. **Journal of Chemical Ecology**, v. 34, p. 1230-1241, 2008.

- DUBOIS, M., GILLES, K., HAMILTON, J., REBERS, P., SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350–356, 1956.
- EVANS, J. R.; LORETO, F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. *In*: LEEGOOD, R. C.; SHARKEY, T.; von CAEMMERER, S. **Photosynthesis: Physiology and Metabolism**. Kluwer Academic Publishers, p.321-351, 2000.
- FALKENBERG, D.B. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, Sul do Brasil. **Insula**, v. 28, p, 1-30, 1999.
- FARIA, T.; SILVEIRO, D.; BREIA, E.; CABRAL, R.; ABADIA, A.; ABADIA, J.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Differences in the response of carbon assimilation to Summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. **Physiologia Plantarum**, v. 102, n. 3, p. 419-428, 1998.
- FENGEL, D.; WEGENER, G. **Wood: Chemistry, ultrastructure and reactions**. Berlin: GRUYTER, W. 1989.
- FERREIRA, P. F.; SILVA, A. G. A vegetação arbustiva aberta em regeneração espontânea dentro de uma Unidade de Conservação de Proteção Integral, numa restinga após impacto de extração de areia. **Natureza on line**, v. 12, n. 2, p. 51-60, 2014.
- FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2, p. 183–189, 2002.
- FONDY, B.R.; GEIGER, D.R.; SERVAITES, J.C. Photosynthesis, carbohydrate metabolism, and export in *Beta vulgaris* L. and *Phaseolus vulgaris* L. during square and sinusoidal light regimes. **Plant Physiology**, v. 89, p. 396-402, 1989.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA E INPE. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2015-2016. **Relatório técnico**. São Paulo. 69 p. 2017.
- GALL, H.L.; PHILIPPE, F.; DOMON, JEAN-MARC; GILLET, F.; PELLOUX, J. & RAYON, C. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. Review. **Plants**, v. 4, p. 112-166, 2015.
- GESSLER, A.; NITSCHKE, R.; MATTOS, E.A.; ZALUAR, H.L.T.; SCARANO, F.R.; RENNENBERG, H.; LÜTTGE, U. Comparison of the performance of three different ecophysiological life forms in a sandy coastal resting ecosystem of SE-Brazil: a nodulated N₂-fixing C₃-shrub (*Andira legalis* (Vell.) Toledo, a CAM-shrub (*Clusia*

- hilariana Schldl.) and a tap root C3-hemicryptophyte (*Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze.). **Trees**, v. 22, p. 105-119, 2008.
- GESSLER, A.; TRYDET, K. The fate and age of carbon- insights into the storage and remobilization dynamics in trees. **New Phytologist**, v. 209, n. 4, p. 1338–1340, 2016.
- GIBEAUT, D.M.; CRAMER, G.R.; SEEMANN, J.R. Growth, cell walls, and UDP-Glc dehydrogenase activity of *Arabidopsis thaliana* grown in elevated carbon dioxide. **Journal of Plant Physiology**, v. 158, n. 5, p. 569-576, 2001.
- GIBSON, S.I. Control of plant development and gene expression by sugar signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 8, n. 1, p. 93-102, 2005.
- GIRI, C.; OCHIENG, E.; TIESZEN, L.L.; ZHU, Z.; SINGH, A.; LOVELAND, T.; MASEK, J.; DUKE, N. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 1, p. 154–159, 2011.
- GOMES, E.; GUEZ, M.A.U.; MARTIN, N.; SILVA, R. Enzimas termoestáveis: fontes, produção e aplicação industrial. **Química Nova**, v. 30, n. 1, p. 136-145, 2007.
- GONÇALVES, J.F.C.; SILVA, C.E.; GUIMARÃES, D.G.; BERNARDES, R.S. Análise dos Transientes da Fluorescência da Clorofila a de Plantas Jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazônica**, v. 40, n. 1, p. 89-98, 2010.
- HALL, A.E. Breeding for heat tolerance. **Plant Breeding Reviews**, v. 10, 129–168, 1992.
- HAMANN, T. Plant cell wall integrity maintenance as an essential component of biotic stress response mechanisms. **Plant Physiology**, v. 3, n. 77, 2012.
- HARDING, S.A.; JARVIE, M.M.; LINDROTH, R.L.; TSAI, C.J. A comparative analysis of phenylpropanoid metabolism, N utilization and carbon partitioning in fast- and slow- growing *Populus* hybrid clones. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 12, p. 3443–3452, 2009.
- HARTMANN, H.; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees- from what we can measure to what we want to know. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 386-403, 2016.
- HIMMEL, M.E.; DING, S.Y.; JOHNSON, D.K.; ADNEY, W.S.; NIMLOS, M.R.; BRADY, J.W.; FOUST, T.D. Biomass Recalcitrance: Engineering plants and enzymes for biofuels production. **Science**, v. 315, p. 804-807, 2007.

HOCH, G. Carbon reserves as indicators for carbon limitation in trees. Pages 321-346. Beyschag editors. **Progress in Botany**. Springer, Switzerland, 2015.

HOCH, G.; RICHTER, A.; KORNER, C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 7, p. 1067-1081, 2003.

HUMMEL, I.; et al. Arabidopsis plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression. Analysis. **Plant Physiology**, v. 154, p. 357-372, 2010.

INCAPER - INSTITUTO CAPIXABA DE PESQUISA ASSISTÊNCIA TÉCNICA E EXTENSÃO RURAL Programa de assistência técnica e extensão rural PROATER – 2011- 2013, Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural – Guarapari. Planejamento e programação de ações – 2011. Disponível em: http://www.incaper.es.gov.br/proater/municipios/Centro_cerrano/Guarapari.pdf.

Acesso em 18 de dezembro de 2017.

INCAPER - INSTITUTO CAPIXABA DE PESQUISA ASSISTÊNCIA TÉCNICA E EXTENSÃO RURAL. Boletim meteorológico. 2017 termina com chuvas abaixo do normal. Disponível em: <https://incaper.es.gov.br/Not%C3%ADcia/2017-termina-com-chuvas-abaixo-do-normal-no-estado>. 2018. Acesso em 16 de janeiro de 2018.

INCAPER – INSTITUTO CAPIXABA DE PESQUISA ASSISTÊNCIA TÉCNICA E EXTENSÃO RURAL. Zonas Naturais do Espírito Santo: uma regionalização do Estado, das microrregiões e dos municípios. Secretaria do Estado do Planejamento – SEPLAN, 1999. Disponível em:

<https://meteorologia.incaper.es.gov.br/Media/Hidrometeorologia/documentos/clima-dos-municipios.pdf>. Acesso em 12 de dezembro de 2017.

IPCC - INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability.

KLEIN, T.; HOCH, G. Tree carbon allocation dynamics determined using a carbon mass balance approach. **New Phytologist**, v. 205, p. 147-159, 2015.

KÖPPEN, W. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. **Fondo de Cultura Económica**, México, 1948.

KÖRNER, C. Carbon limitation in trees. **Journal of Ecology**, v. 91, p. 4-17, 2003.

KÖRNER, C. Plant CO₂ responses: in issue of definition, time and resource supply. **New Phytologist**, v. 172, n. 3, p. 393-411, 2006.

- KÖRNER, C. Responses of Humid Tropical Trees to Rising CO₂. **The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 40, p. 61-79, 2009.
- KOZLOWSKI, C. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The Botanical Review**, v. 58, n.2, p. 107–222, 1992.
- LAMBERS, H.; CHAPIM III, F.S.; PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. New York: Springer, 2006.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos. Rima. 2000.
- LAWOKO, M.; HENRIKSSON, G.; GELLERSTEDT, G. Characterization of lignin carbohydrate complexes (LCCs) of spruce wood (*Picea abies* L.) isolated with two methods. **Holzforschung**, v. 60, n. 2, p. 156-161, 2006.
- LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.; von CAEMMERER, S. Introduction. *In*: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T. & von CAEMMERER, S. (Ed.). **Photosynthesis: Physiology and Metabolism**. Kluwer Academic Publishers, p. 1-8, 2000.
- LEGROS, S.; MIALET-SERRA, I.; CLEMENT-VIDAL, A.; CALIMAN, J.P.; SIREGAR, F.A.; FABRE, D.; DINGKUHN, M. Role of transitory carbon reserves during adjustment to climate variability and source-sink imbalances in oil palm (*Elaeis guineensis*). **Tree Physiology**, v. 29, n. 10, p. 1199-1211, 2009.
- LEI MUNICIPAL DE VITÓRIA, Nº 3326. Prefeitura Municipal de Vitória, Estado do Espírito Santo. 1986.
- LÜTTGE, U.; SCARANO, F.R. Ecophysiology. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 1, p. 1-10, 2004.
- MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **The Royal Society**, v. 359, n. 1443, p. 311–329, 2004.
- MARTIN, W.; SCHEIBE, R.; SCHNARRENBERGER, C. The Calvin Cycle and its regulation. *In*: LEEGOOD, R. C.; SHARKEY, T. & von CAEMMERER, S. (Ed.). **Photosynthesis: Physiology and Metabolism**. Kluwer Academic Publishers, p. 9-51, 2000.
- MAZZAFERA, P.; SANTOS, A.B.; BOTTCHER, A.; KIYOTA, E.; MAYER, J.L.S.; VICENTINI, R.; BRITO, M.S.; CRESTE, S.; LANDELL, M.G.A. Water stress alters lignin content and related gene expression. In two sugarcane genotypes. **Journal of Agricultural and food chemistry**, v. 63, p. 4708–4720, 2015.
- MILLER, A.M.; VAN IERSEL, M.W.; ARMITAGE, A.M. Whole-plant carbon dioxide exchange responses of *Angelonia angustifolia* to temperature and irradiance.

Journal of the American Society for Horticultural Science, v. 125, n. 5, p. 606–610, 2001.

MONTEIRO, M.M.; GIARETTA, A.; PEREIRA, O.J.; MENEZES, L.F.T. DE. Composição e estrutura de uma restinga arbustiva aberta no norte do Espírito Santo e relações florísticas com formações similares no Sudeste do Brasil. **Rodriguésia**, v. 65, n. 1, p. 61-72, 2014.

MORAES, V. H. F.; MOREIRA, A. Potencial de contribuição da cultura da seringueira para a conservação do ambiente no Trópico Úmido. **Embrapa Amazônia Ocidental. Documentos**, n. 29, 2003.

NIINEMETS, U. Component of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. **The New Phytologist**, v. 144, n. 1, p. 35-47, 1999.

NOVAES, E.; KIRST, M.; CHIANG, V.; WINTER-SEDEROFF, H.; SEDEROFF, R. Lignin and biomass: A negative correlation for wood formation and lignin content in trees. **Plant Physiology**, v. 154, p. 555-561, 2010.

PARIDA, A. K.; JHA, B. Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review. **Trees**, v. 24, n. 2, p. 199–217, 2010.

PASCOALINI, S.S.; LOPES, D.M.S.; FALQUETO, A.R.; TOGNELLA, M.M.P. Abordagem ecofisiológica dos manguezais: uma revisão. **Biotemas**, v. 27, n. 3, p. 1-11, 2014.

PEREIRA, O. J. Caracterização fisionômica da restinga de Setiba-Guarapari-ES. *In*: ACIESP II **Simpósio sobre Ecossistemas Da Costa Sul e Sudeste Brasileira: estrutura, função e manejo**, v. 3, p. 228-248, 1990.

PEREIRA, O.J. Restinga: origem, estrutura e diversidade. *In*: Jardim, M.A.G.; Bastos, N.N.C.; Santos, J.U.M. (Ed.) **Desafios da Botânica Brasileira no Novo Milênio: Inventário, Sistematização e Conservação da Diversidade Vegetal**. Embrapa, Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 177-179, 2003.

PEREIRA, O.J.; GOMES, J.M.L. Levantamento florístico das comunidades vegetais da restinga do município de Conceição da Barra, ES. *In*: **Anais do III Simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira**. São Paulo: ACIESP, v. 3, p.67-68, 1994.

PETIT, J.R. et al. Climate and Atmospheric History of the Past 420,000 Years from the Vostok Ice Core, Antarctica. **Nature**, v. 399, p.429-436, 1999.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Rio de Janeiro: Edur, 2004.

- PIMENTEL, M.C.P.; BARROS, M.J.; CIRNE, P.; MATTOS, E.A.; OLIVEIRA, R.C.; PEREIRA, M.C.A.; SCARANO, F.R.; ZALUAR, H.L.T.; ARAUJO, D.S.D. Spatial variation in the structure and floristic composition of “restinga” vegetation in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 3, p. 543-551, 2007.
- PIPER, F.L. Drought induces opposite changes in the concentration of nonstructural carbohydrates of two evergreen *Nothofagus* species of differential drought resistance. **Annals of Forest Science**, v. 68, n. 2, p. 415–424, 2011.
- POORTER, L.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. **Ecology, Ecological Society of America**, v. 88, n. 4, p. 1000-1011, 2007.
- PRADO, A.K. de S.; MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L.; MACHADO, D.F.S.P.; MAZZAFERA, P. Florescimento e frutificação em laranjeiras 'Valência' com diferentes cargas de frutos e submetidas ou não à irrigação. **Bragantia**, v. 66, n. 2, p. 173-182, 2007.
- RAES, J.; ROHDE, A.; CHRISTENSEN, J.H.; VAN DE PEER, Y.; BOERJAN, W. Genome-wide characterization of the lignifications toolbox in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 133, n. 3, p. 1051-1071, 2003.
- RAICH, J.M.; RUSSELL, A.E.; KITAYAMA, K.; PARTON, W.J.; VITOUSEK, P.M. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. **Ecology Ecological Society of America**, v. 87, n. 1, p. 76-87, 2006.
- RAN1 - Primeiro Relatório de Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas, Base científica das mudanças climáticas, 2013. Disponível em: http://www.pbmc.coppe.ufrj.br/documentos/RAN1_completo_vol1.pdf. Acesso em: 10 jan. 2018.
- REINERT, F.; ROBERTS, A.; WILSON, J.M.; DERIBAS, L.; CARDINOT, G.; GRIFFITH, H. Gradation in nutrient composition and photosynthetic pathways across the restinga vegetation of Brazil. **Plant Biology**, v. 110, n. 2, p. 135-142, 1997.
- RICHARDSON, A. D.; CARBONE, M.S.; HUGGETT, B.A.; FURZE, M.E.; CZIMCZIK, C.I.; WALKER, J.C.; XU, X.; SCHABERG, P.G.; MURAKAMI, P. Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. **New Phytologist**, v. 206, n. 2, p. 590–597, 2015.
- RIAZI, A.; MATSUDA, K.; ARSLAN, A. Water-stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 36, n. 172, p. 1716–1725, 1985.

- RICHARDSON, A.D.; CARBONE, M.S.; KEENAN, T.F.; CZIMEZIK, C.I.; HOLLINGER, D.Y.; MURAKAMI, P.; SCHABERG, P.G. AND XU, X. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. **New Phytologist**, v. 197, n. 3, p. 850-861, 2013.
- SALNIKOV, V.V.; GRIMSON, M.J.; DELMER, D.P.; HAIGLER, C.H. Sucrose synthase localizes to cellulose synthesis sites in tracheary elements. **Phytochemistry**, v. 57, n. 6, p. 823–833, 2001.
- SAVAGE, J. A.; CLEARWATER, M. J.; HAINES, D. F.; KLEIN, T.; MENCUCCINI, M.; SEVANTO, S.; TURGEON, R.; ZHANG, C. Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem physiology affect plant ecology? **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 4, p. 709–725, 2016.
- SCARANO, F.R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.
- SCHÄDEL, C.; RICHTER, A.; BLÖCHL, A.; HOCH, G. Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break. **Tree Physiology**, v. 29, n. 7, p. 901–911, 2009.
- SCHOLANDER, P.F. How mangroves desalinate seawater. **Physiology Plant**, v. 21, p. 251–26, 1968.
- SEARLE, S.Y.; THOMAS, S.; GRIFFIN, K.L.; HORTON, T.; KORNFELD, A.; YAKIR, D.; HURRY, V.; TURNBULL, M.H. Leaf respiration and alternative oxidase in field-grown alpine grasses respond to natural changes in temperature and light. **New Phytologist**, v. 189, n. 4, p 1027–1039, 2011.
- SECCHI, F.; ZWIENIECKI, M.A. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 3, p. 514-524, 2011.
- SEIFERT, G.J.; BLAUKOPF, C. Irritable walls: The plant extracellular matrix and signaling. **Plant Physiology**, v. 153, n. 2, p. 467–478, 2010.
- SHÄDEL, C.; BLÖCHL, A.; RICHTER, A.; HOCH, G. Quantification and monosaccharide composition of hemicelluloses from different plant functional types. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 1, p. 1-8, 2010.
- SHAIK, R.; RAMAKRISHNA, W. Machine learning approaches distinguish multiple stress conditions using stress-responsive genes and identify candidate genes for broad resistance in rice. **Plant Physiology**, v. 164, p. 481–495, 2014.

- SIMMS, A.; REID, H. Up in smoke? Latin America and the Caribbean. The threat from climate change to the environment and human development. **Oxfam Policy and Practice Climate Change and Resilience**, v, 2, p. 1-48, 2006.
- SMEEKENS, S. Sugar-induced signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 51, p. 49-81, 2000.
- SMITH, A.M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 9, p. 1126-1149, 2007.
- SOBRADO, M.C.; BALL, M.C. Light use in relation to carbon gain in the mangrove, *Avicennia marina*, under hypersaline conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 26, n. 3, p. 245–251, 1999.
- SOUZA, A. P.; GASPAR, M.; DA SILVA, E. A.; ULIAN, E. C.; WACLAWOVSKY, A. J.; NISHIYAMA, J. R.; DOS SANTOS, R. V.; TEIXEIRA, M. M.; SOUZA, G.M.; BUCKERIDGE, M. S. Elevated CO₂ increases photosynthesis, biomass, productivity, and modifies gene expression. insugarcane. **Plant Cell & Environment**, v. 31, n. 8, p. 1116-1127, 2008.
- SOUZA, A.; De PAULA, A.C.C.F.F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Effects of irradiance on non-structural carbohydrates, growth, and hypoglycemic activity of *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C.E. Hubb. (Poaceae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 3B, p. 697-706, 2004.
- SOUZA, A.; MORAES, M.G.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 1, p. 81-90, 2005.
- STIEGLITZ, T.; RIDD, P.; MULLER, P. Passive irrigation and functional morphology of crustacean burrows in a tropical mangrove swamp. **Hydrobiologia**, v. 421, n. 1, 69–76, 2000.
- STITT, M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. **Plant, Cell and Environment**, v. 14, n. 8, p. 741-762, 1991.
- SUGUIO, K.; TESSLER, M.G. Planícies de cordões litorâneos Quaternários do Brasil: Origem e nomenclatura. *In*: LACERDA, L.D.; ARAUJO, D.S.D.; CERQUEIRA, R.; TURCO, B. (Ed.). Centro Editorial da Universidade Federal Fluminense. **Restingas, Origem, Estrutura e Processos**, p. 32-56, 1984.
- SUN, Y.; CHENG, J. Hydrolysis of lignocellulosic material for ethanol production: A review. **Bioresource Technology**, n. 83, p. 1-11, 2002.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artemed, 2013.

- TAVARES, E.Q.P.; BUCKERIDGE, M.S. Do cell walls have a code? **Plant Science**, v. 241, p. 286–294, 2015.
- TESKEY, R.; WERTIN, T.; BAUWERAERTS, I.; AMEYE, M.; MCGUIRE, M.A.; STEPPE, K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 9, p. 699-1712, 2015.
- TIMELL, T.E. Recent progress in the chemistry of wood hemicelluloses. **Wood Science and Technology**, v. 1, n. 1, p. 45–70, 1967.
- TOMLINSON, P.B. The botany of mangroves. New York: Cambridge University Press. 1994.
- TRETHEWEY, R.N.; SMITH, A.M. Starch metabolism in leaves. *In*: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.; VON CAEMMERER, S. **Photosynthesis: Physiology and Metabolism**. Kluwer Academic Publishers, p. 205-231, 2000.
- URBAN, J.; INGWERS, M.W.; MCGUIRE, M.A.; TESKEY, R.O. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 7, p. 1757–1767, 2017.
- VALE, C. C.; FERREIRA, R. D. Os manguezais do litoral do Estado do Espírito Santo. *In*: **Anais do Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira**. São Paulo: ACIESP, v. 1, p. 88-94, 1998.
- VANHOLME, R.; DEMEDTS, B.; MORREEL, K.; RALPH, J.; BOERJAN, W. Lignin Biosynthesis and Structure. **Plant Physiology**, v. 153, p. 895–905, 2010.
- VANNUCCI, M. **Os manguezais e nós: uma síntese de percepções**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1999.
- VANNUCCI, M. What is so special about mangroves?. **Brazilian Journal of Biology**, v. 61, n. 4, p. 599-603, 2001.
- VILALTA, J.M.; SALA, A.; ASENSIO, D.; GALIANO, L.; HOCH, G.; PALACIO, S.; PIPER, F.; LLORET, F. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. Review. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 4, p. 495-516, 2016.
- WATSON, R.T. & the Core Writing Team (Eds.). Climate Change 2001: Synthesis Report. Intergovernmental Panel on Climatic Change Third Assessment Report. United Nations Environment Programme/World Meteorological Organization, Geneva. 2001.

- WHITNEY, S.E.C.; GOTHARD, M.G.E.; MITCHELL, J.T.; GIDLEY, M.J. Roles of cellulose and xyloglucan in determining the mechanical properties of primary plant cell walls. **Plant Physiology**, v. 121, p. 657-663, 1999.
- WILLIAMS, M.L.; FARRAR, J.F.; POLLOCK, C.J. Cell specialization within the parenchymatous bundle sheath of barley. **Plant Cell & Environment**, v. 12, n. 9, p. 909 – 918, 1989.
- WÜRTH, M.K.R.; PELÁEZ-RIEDL, S.; WRIGHT, S.J.; KÖRNER, C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 11-24, 2005.
- YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D.A. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 2, p. 101-117, 2014.
- YANG, K.A.; LIM, C.J.; HONG, J.K.; PARK, C.Y.; CHEONG, Y.H.; CHUNG, W.S.; LEE, K.O.; LEE, S.Y.; CHO, M.J.; LIM, C.O. Identification of cell wall genes modified by a permissive high temperature in Chinese cabbage. **Plant Science**, v. 171, n. 1, p. 175–182, 2006.
- ZALUAR, H.T.; SCARANO, F.R. Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. *In*: ESTEVES, F.A.; LACERDA, L.D. (Ed.). **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. Macaé: NUPEM/UFRJ, p. 3-23, 2000.
- ZHA, T.S.; RYYPPO, A.; WANG, K.Y.; KELLOMAKI, S. Effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on needle growth, respiration and carbohydrate status in field-grown Scots pines during the needle expansion period. **Tree Physiology**, v. 21, p. 1279–1287, 2001.
- ZHAO, J.; HARTMANN, H.; TRUMBORE, S.; ZEIGLER, W.; ZHANG, Y. High temperature causes negative whole-plant carbon balance under mild drought. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 330-339, 2013.
- ZHENG, M.; MENG, Y.; YANG, C.; ZHOU, Z.; WANG, Y.; CHEN, B. Protein expression changes during cotton fiber elongation in response to drought stress and recovery. **Proteomics**, v. 14, n. 15, p. 1776–1795, 2014.