



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

CENTRO DE BIOCIÊNCIAS - CB

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

JULIANA DE CARVALHO PAES BARRETO

**CICLOS RECORRENTES DE DÉFICIT HÍDRICO E DESEMPENHO
ECOFISIOLÓGICO DE UMA ESPÉCIE LENHOSA DE CAULE VERDE NATIVA
DE FLORESTA SECA**

RECIFE

2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

CENTRO DE BIOCIÊNCIAS - CB

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

JULIANA DE CARVALHO PAES BARRETO

**CICLOS RECORRENTES DE DÉFICIT HÍDRICO E DESEMPENHO
ECOFISIOLÓGICO DE UMA ESPÉCIE LENHOSA DE CAULE VERDE NATIVA
DE FLORESTA SECA**

Trabalho de conclusão de curso apresentado à
Coordenação do curso de Bacharelado em
Ciências Biológicas da Universidade Federal
de Pernambuco, como requisito parcial para a
obtenção do título em Bacharel em Ciências
Biológicas.

Orientador(a): Prof. Dr. Mauro Guida dos
Santos

RECIFE

2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Barreto, Juliana de carvalho Paes Barreto.

CICLOS RECORRENTES DE DÉFICIT HÍDRICO E
DESEMPENHOECOFISIOLÓGICO DE UMA ESPÉCIE
LENHOSA DE CAULE VERDE

NATIVA DE FLORESTA SECA / Juliana de carvalho Paes Barreto
Barreto. -Recife, 2023.

46 : il.

Orientador(a): Mauro Guida dos Santos Santos

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade
Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas -
Bacharelado, 2023.

9,5.

1. açúcar solúvel. 2. ciclos recorrentes. 3. floresta tropical
sazonalmente seca. 4. caule verde. I. Santos, Mauro Guida dos Santos.
(Orientação). II. Título.

580 CDD (22.ed.)

JULIANA DE CARVALHO PAES BARRETO

**CICLOS RECORRENTES DE DÉFICIT HÍDRICO E DESEMPENHO
ECOFISIOLÓGICO DE UMA ESPÉCIE LENHOSA DE CAULE VERDE NATIVA
DE FLORESTA SECA**

Trabalho de conclusão de curso apresentado à
Coordenação do curso de Bacharelado em
Ciências Biológicas da Universidade Federal
de Pernambuco, como requisito parcial para a
obtenção do título em Bacharel em Ciências
Biológicas.

Aprovado em: 25/08/2023

BANCA EXAMINADORA

Prof^o. Dr. Mauro Guida dos Santos (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr^a. Mariana Santos de Souza Gonçalves (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Renato Soares Vanderlei (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Ms. Marcela Maria Albuquerque Silva (Suplente)
Universidade Federal de Pernambuco

Dedico essa monografia a Deus,
Luiz Augusto, Mariana e Amanda, aos
meus familiares, amigos, ao meu
orientador, coorientadora e amigos de
laboratório pelo precioso tempo de
aprendizado.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a Deus pela graça concedida durante esses anos de graduação em que pude perceber o seu cuidado e proteção. Bem como, junto com muito esforço realizei mais um sonho e vejo uma promessa se cumprindo na minha vida.

Em seguida, deixo registrado os meus familiares o meu eterno agradecimento. Aos meus pais, Luiz Augusto e Mariana, pelo apoio e incentivo de todos esses anos, demonstrando tanto amor em palavras e ações. Assim como, agradeço a minha irmã, Amanda, que juntas realizamos o sonho de ingressar na universidade pública no mesmo ano, sendo parceira de graduação.

Agradeço as minhas amigas que foram um presente de Deus que ganhei na graduação, Claudia Abreu, Rayanne Barbosa, Laudiceia Luna e Bruna Nicoly, onde juntas compartilhamos das mesmas alegrias e aflições. Agradeço também aos meus amigos de laboratório, Arthur Vinicius, Gabriel Ramos e Charles, pelas boas risadas e partilhas de conhecimento durante a nossa trajetória de pesquisador que tornaram os meus dias mais leves e divertidos. Agradeço, em especial, a Júlia Iolanda, pelas incríveis conversas que tivemos ao longo desses meses, conversas sobre política, religião e vida, essas que não me esquecerei, de muita troca e respeito.

Deixo registrado a minha gratidão ao meu orientador professor Dr. Mauro Guida, pelas portas abertas no Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV), a Gleyce, pessoa essa que com muito amor não mediu esforços para ensinar as coisas mais complexas e simples da vida de uma pesquisadora. Assim como, gratidão a Joana, minha coorientadora, que com tanta paciência e amor, dividiu comigo todo projeto, pelas boas conversas sobre a vida e por ter me mostrado tantos lugares lindos naquele Catimbau. Agradeço, a Mariana Santos, Renato, Maria, Wanessa e Arthur Ivan, pela partilha de conhecimentos. E igualmente, agradeço a Marcela não só pela partilha de conhecimentos, mas pela amiga que ganhei durante a caminhada de pesquisadora.

À Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), ao CNPQ e Propesqi, por proporcionar essa rica oportunidade da Iniciação Científica.

E finalizo, agradecendo a todos que não citei nomes, mas que estiveram comigo a longo desses anos tornando os dias mais leves e tranquilos.

***“A ciência sem fé é loucura, E a
fé sem ciência é fanatismo.”***

Martinho Lutero

RESUMO

A seca é um dos estresses abióticos mais limitantes para o desenvolvimento vegetal. Por esse motivo, as espécies vegetais apresentam diferentes estratégias ecofisiológicas para sobreviver em ambientes com recursos hídricos limitados. Dessa forma, o presente estudo avaliou o desempenho ecofisiológico e a influência da fotossíntese corticular em *Commiphora leptophloeos*, uma espécie lenhosa nativa de uma floresta tropical sazonalmente seca (FTSS), submetida a ciclos recorrentes de déficit hídrico. O estudo foi realizado através de um experimento controlado, com ciclo 1, reidratação e ciclo 2, com indivíduos jovens da espécie divididos em quatro tratamentos: Controle (CO), Controle + Exclusão da luz no caule (CE), Déficit (D) e Déficit + Exclusão de luz no caule (DE). Foram avaliados parâmetros de crescimento, conteúdo hídrico relativo (CHR%), umidade relativa do solo (US), trocas gasosas (g_s) e padrão de particionamento de açúcares solúveis (AST), em folha, caule, raiz primária e secundária, bem como, avaliamos influência da fotossíntese corticular em cada um dos parâmetros. O CHR nos ciclos 1, reidratação e ciclo 2 apresentaram níveis elevados e estáveis independente dos tratamentos, mesmo quando a US do solo dos tratamentos de déficit hídrico reduziu em 90% com relação ao controle. As plantas submetidas ao déficit durante o ciclo 1, reduziram a g_s a partir do terceiro dia de suspensão da rega em 85% comparada ao controle, diferente do ciclo 2, em que a g_s apresenta queda significativa a partir do nono dia, demonstrando uma estratégia de tolerância como mecanismo de memória a estresses sofridos anteriormente. Não há diferença no padrão de concentração de AST nos diferentes órgãos entre os tratamentos. Já o particionamento de AST é maior em folhas em todos os tratamentos durante o ciclo 1 e período de reidratação. Portanto, a espécie *C. leptophloeos* apresentou respostas de tolerância frente aos ciclos recorrentes de déficit hídrico.

Palavras-chave: açúcar solúvel; ciclos recorrentes; floresta tropical sazonalmente seca; caule verde

ABSTRACT

Drought is one of the most limiting abiotic stresses for plant development. For this reason, plant species have different ecophysiological strategies to survive in environments with limited water resources. Thus, the present study evaluated the ecophysiological performance and the influence of corticular photosynthesis in *Commiphora leptophloeos*, a woody species native to a seasonally dry tropical forest (FTSS), subjected to recurrent cycles of water deficit. The study was carried out through a controlled experiment, with cycle 1, rehydration and cycle 2, with young individuals of the species divided into four treatments: Control (CO), Control + Exclusion of light in the stem (CE), Deficit (D) and Deficit + Exclusion of light in the stem (DE). Growth parameters, relative water content (CHR%), soil relative humidity (US), gas exchange (gs) and soluble sugar partitioning pattern (AST) were evaluated in leaves, stems, primary and secondary roots, as well as, we evaluated the influence of corticular photosynthesis on each of the parameters. The CHR in cycles 1, rehydration and cycle 2 showed high and stable levels regardless of the treatments, even when the soil US of the water deficit treatments reduced by 90% in relation to the control. Plants subjected to deficit during cycle 1, reduced gs from the third day of suspension of irrigation by 85% compared to the control, different from cycle 2, in which gs shows a significant drop from the ninth day, demonstrating a strategy of tolerance as a memory mechanism for previously suffered stresses. There is no difference in the pattern of AST concentration in different organs between treatments. AST partitioning is greater in leaves in all treatments during cycle 1 and the rehydration period. Therefore, the species *C. leptophloeos* showed tolerance responses to recurrent cycles of water deficit.

Keywords: soluble sugar; recurring cycles; seasonally dry tropical forest; green stem

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Imagens do experimento
Figura 2	Tratamento com exclusão de luz
Figura 3	Modelo esquemático do experimento
Figura 4	Medidas de crescimento em <i>C. leptophloeos</i>
Figura 5	Medidas de crescimento: altura
Figura 6	Medidas de crescimento: diâmetro acima do solo (DAS)
Figura 7	Medidas de crescimento: número de folhas
Figura 8	Conteúdo Hídrico Relativo (CRH) e Umidade Relativa do Solo (US)
Figura 9	Medidas de trocas gasosas
Figura 10	Padrão de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 1
Figura 11	Padrão de Açúcar Solúvel Total (AST) na reidratação
Figura 12	Padrão de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 2
Figura 13	Partição de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 1
Figura 14	Partição de Açúcar Solúvel Total (AST) na reidratação
Figura 15	Partição de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 2

LISTA DE ABREVIACÕES

AST	Açúcar solúvel total
C	Carbono
CO	Controle
CE	Controle + exclusão da luz
CHR	Conteúdo hídrico relativo
CNE	Carboidratos não estruturais
D	Déficit
DAS	Diâmetro do caule acima do solo
DE	Déficit + exclusão da luz
FTSS	Floresta Tropical Sazonalmente Seca
g_s	Condutância estomática
US	Umidade relativa do solo

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	13
2 OBJETIVOS	15
2.1 OBJETIVO GERAL.....	15
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	16
3.1 DÉFICIT HÍDRICO E AS PLANTAS.....	16
3.2 DINÂMICA DOS CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS (CNE).....	17
3.3 MEMÓRIA OU "STRESS IMPRINT"	18
3.4 ESPÉCIE VEGETAL.....	19
4 METODOLOGIA.....	21
4.1 ÁREA DE ESTUDO E DESENHO EXPERIMENTAL.....	21
4.2 MEDIDAS DE CRESCIMENTO.....	23
4.3 UMIDADE RELATIVA DO SOLO (US) E CONTEUDO HÍDRICO RELATIVO FOLIAR.....	24
4.4 TROCAS GASOSAS: CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA (g_s).....	24
4.5 DOSAGEM DE AÇÚCARES SOLÚVEIS TOTAIS (AST).....	25
4.6 ANÁLISE DOS DADOS.....	25
5 RESULTADOS.....	26
5.1 MEDIDAS DE CRESCIMENTO.....	26
5.2 UMIDADE RELATIVA DO SOLO (US) E CONTEUDO HÍDRICO RELATIVO FOLIAR (CHR).....	28
5.3 TROCAS GASOSAS: CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA (g_s).....	29
5.4 DOSAGEM DE AÇÚCARES SOLUVEIS TOTAIS (AST).....	30
6 DISCUSSÃO.....	35
7 CONCLUSÃO.....	38
REFERÊNCIAS.....	39

1 INTRODUÇÃO

A seca é uma condição natural bastante estudada na literatura devido à intensidade e gravidade de seus impactos nos sistemas florestais (ALLEN et al., 2010; LIMA et al., 2021; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2019; SIGNORI-MULLER et al., 2021). Projeções climáticas preveem secas mais intensas e temperaturas mais altas, especialmente no semiárido, ambientes como a Caatinga, sendo uma das maiores regiões de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS) do mundo (MORO et al., 2016; MARENGO et al., 2017; IPCC 2023). Nesses ambientes, as espécies experimentam ciclos recorrentes de déficit hídrico, devido a irregularidade de chuvas e alta evapotranspiração (SANTOS et al., 2014). Por esse motivo, as espécies vegetais desenvolveram a capacidade tanto de tolerar a períodos de seca com duração e intensidade diferentes, quanto de utilizar mediatamente a umidade do solo a partir de eventos subsequentes de chuva que serão cruciais para sua sobrevivência (DIETRICH et al., 2019; HOMMEL et al., 2016; VOLKMANN et al., 2016).

A capacidade das espécies vegetais tolerar períodos de seca mais prolongadas está intrinsecamente associada ao nível de reserva de carbono (C) durante a estação seca, sendo amplamente representado por carboidratos não estruturais (CNE), e relaciona-se com a tolerância à seca e subsequente recuperação do vegetal (SALA et al., 2012; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). Dado que o estresse hídrico afeta significativamente o balanço de água na planta, as espécies vegetais adotam estratégias para manter os níveis de água suficientes para a manutenção das suas atividades a fim de amenizar os efeitos da seca (SANTOS et al., 2022). Os CNE, formados principalmente por açúcares solúveis totais (AST) e amido, tem potencial para mitigar o estresse hídrico das árvores sob condições de seca, que geralmente exibem maiores concentrações de açúcar (PIPER et al., 2017; SCHÖNBECK et al., 2018; FAJARDO et al., 2021). Há evidências de que os CNE estão envolvidos na detecção e reversão da embolia, contribuindo no acúmulo de glicose que induz o fechamento estomático, regulando a perda de água, assim como auxiliando a manutenção da turgescência foliar e do ajuste osmótico das espécies sob déficit hídrico (OSAKABE et al., 2013).

Além disso, algumas espécies apresentam a capacidade de realizar fotossíntese através do caule, o que promove significativamente o acúmulo de CNE (LIU et al., 2019), pois é uma característica considerada como fonte local de carbono para o funcionamento da planta, principalmente durante o déficit hídrico, quando a fotossíntese foliar é limitada após o fechamento estomático (DE ROO et al., 2020, NATALE et al., 2023). Sendo assim, espécies

decíduas que apresentam essa capacidade fotossintética através do tecido lenhoso, podem desempenhar papéis mais eficientes à seca em razão dessa fonte adicional de carboidratos.

Essa habilidade de tolerância a ciclos recorrentes de seca é denominada de stress imprint ou *priming* (MAUCH-MANI et al., 2017). Estudos mostram que as respostas das plantas são controladas a nível molecular por mudanças na expressão gênica, indicando que exposição anterior torna a planta mais resistente à exposição futura (BRUCE et al., 2007). Isto confere vantagem a planta em ser preparada para respostas específicas ao estresse e facilitar uma resposta mais rápida se o estresse se repetir (TON et al., 2007).

Devido às previsões de intensificação da severidade das condições climáticas, compreender a fisiologia de plantas lenhosas no período de seca tornou-se um foco cada vez mais importante, bem como, elucidar os mecanismos de respostas ao estresse hídrico (MCDOWELL et al., 2008; ALLEN et al., 2010). A espécie *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillet, pertencente à família Burseraceae, nativa da caatinga, se caracteriza como um importante modelo para o nosso estudo, visto que apresenta um comportamento decíduo, com tecido clorofilado abaixo do ritidoma capaz de realizar fotossíntese (CABRAL et al., 2014). Portanto, o presente estudo é proposto a fim de compreender como a seca recorrente influencia as estratégias de crescimento adotadas pela espécie, distribuição de AST ao longo de toda a planta, e como o caule verde pode contribuir para essa dinâmica, melhorando a tolerância às condições hídricas limitantes do semiárido. Hipotetizamos que plantas dessa espécie submetidas a ciclos recorrentes de déficit hídrico adotarão estratégias eficientes no investimento de carbono, como maior armazenamento de AST nas folhas, aumentando essa tendência de partição ao passar os ciclos de seca.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Avaliar a influência da fotossíntese corticular e as estratégias de crescimento, desempenho ecofisiológico e dinâmica de AST em *Commiphora leptophloeos* submetida a ciclos recorrentes de déficit hídrico em experimento controlado.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Avaliar os parâmetros de crescimento e trocas gasosas em *C. leptophloeos* ao longo dos diferentes ciclos de déficit hídrico;
- Mensurar o conteúdo hídrico relativo de *C. leptophloeos* e a umidade do solo nos diferentes ciclos de déficit hídrico;
- Elucidar a contribuição da fotossíntese corticular na estratégia de crescimento e padrão de particionamento de AST em *C. leptophloeos*.

3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

3.1 DÉFICIT HÍDRICO E AS PLANTAS

A seca é uma condição natural complexa que representa uma ameaça crescente para os ecossistemas em todo o mundo, sendo um dos principais fenômenos estudados na literatura devido à intensidade e gravidade de seus impactos nos sistemas florestais (FU et al., 2022; SANTOS et al., 2022). Essa condição é resultante da combinação de fatores, incluindo precipitação, temperatura, demanda e uso da água e umidade do solo (VICENTE-SERRANO et al., 2015). Por esse motivo, a seca é um dos fatores mais limitantes do desenvolvimento vegetal, afetando significativamente sua produtividade sendo uma das principais causas de mortalidade de árvores no mundo, influenciando a distribuição e a diversidade de espécies (FLEXAS et al., 2002; TANG et al., 2022; CHAVES et al., 2016).

A mortalidade de árvores no mundo é um dos efeitos mais evidentes e preocupantes da seca associada às mudanças climáticas, visto que, estudos revelam que as estações secas se tornaram mais longas nos últimos anos (SANTOS et al., 2014). Por consequência, a seca limita o fechamento estomático durante a fotossíntese, diminuindo o nível de fotoassimilados (carboidratos), fazendo com que a demanda metabólica por carboidratos não seja mais atendida pela fotossíntese, sendo os carboidratos mobilizados a partir do armazenamento responsáveis por satisfazer uma demanda metabólica contínua e as concentrações de carboidratos diminuem nos locais de armazenamento, levando à depleção de carbono (MCDOWELL et al., 2008). Isso representa um desafio importante para contornar as respostas das árvores e florestas sob efeito das mudanças climáticas e aumento da seca (SALA et al., 2012). Ainda mais quando essas plantas se encontram em ambientes do semiárido, como o caso desse estudo, pois sob condições ambientais de recursos limitados como escassez de água, as plantas devem se aclimatar, muitas vezes alocando estrategicamente recursos de C (PIPER 2011; HARTMANN et al., 2018).

Nas FTSS, o regime de chuvas é irregular, caracterizado por uma estação seca de 6 meses ou mais (ALLEN et al., 2017). As propriedades da seca (duração, severidade e tempo de ocorrência) podem determinar o impacto fisiológico do déficit hídrico nas plantas (NOVÁK 2009). Em regiões como FTSS, as previsões de mudanças climáticas preveem episódios de déficit hídrico mais frequentes e mais longos (IPCC 2023; MARENGO et al., 2015), submetendo as plantas a eventos recorrentes de déficit hídrico. Dessa forma, os níveis

de resposta ao estresse são modulados de acordo com a severidade, duração e intensidade de progressão dos eventos de seca (CHAVES et al., 1992).

3.2 DINÂMICA DOS CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS (CNE)

Os CNEs apresentam um papel fundamental na sobrevivência da planta. A alocação de C pode ser afetada de maneiras diferentes, dependendo da intensidade da seca, podendo ocorrer limiares de intensidade que, quando excedidos, causam prejuízo no funcionamento das árvores e, finalmente, causam mortalidade (CHOAT et al., 2018; SALA et al., 2010). A alocação de C é uma questão importante na ecologia vegetal, controlando os fluxos de C fixados na fotossíntese entre respiração e produção de biomassa e entre vida curta e longa dos tecidos acima e abaixo do solo, pois a alocação de C desempenha um papel importante na aquisição de recursos, como luz, nutrientes e água (EPRON et al., 2012; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; GOWER et al., 2001; LADSBERG 2003; RYAN et al., 2004; LITTON et al., 2007). Sendo assim, os CNEs atuam como metabolismo intermediário no transporte e armazenamento de energia na planta (JANSEN et al., 2014) e, quando não controlados acabam influenciando na produtividade.

A maioria das espécies vegetais presentes em florestas secas apresentam como estratégia a perda das folhas durante a estação seca devido a estações chuvosas irregulares e curtas (PRADO 2003). Diante disso, o calor e a seca podem afetar o status de carbono nas plantas, pois a taxa de CNE para manutenção do metabolismo está relacionada com a temperatura e status da água (GALIANO et al., 2012; POYATOS et al., 2013; AMTHOR 2000). A baixa disponibilidade de água leva ao fechamento estomático e a redução na captação de CO₂ que, juntamente com a depleção de CNE, podem induzir o balanço negativo e redução de C na espécie vegetal (ALLEN et al., 2010; SEVANTO et al., 2014; MCDOWELL et al., 2016; NARDINI et al., 2016). Por esse motivo, as espécies vegetais realizam a alocação de CNE em diferentes órgãos (folha, caule e raiz) como um processo fundamental de aclimação a seca (LIU et al., 2019). E dentro dessa fração dos CNE, os açúcares solúveis totais (AST) funcionam para atender o uso imediato da planta para atividades fisiológicas, particularmente a manutenção de turgores para resistência à seca (HUMMEL et al., 2010).

Portanto, a capacidade da espécie de manter a produção regular de CNE é crucial para determinar a sobrevivência dessas espécies ao longo dos ciclos recorrentes de seca (SANTOS et al.; 2021). Pois, a dinâmica do C não deve ser negligenciado devido a sua conexão com o

processo relativos à água (MCDOWELL 2011; STEPPE et al., 2015). Sendo assim, a concentração e a dinâmica dos CNEs refletem o status do suprimento de carbono e energia das plantas e a capacidade de proteção contra o estresse ambiental (HARTMANN 2016).

3.3 MEMÓRIA OU “STRESS IMPRINT”

O estresse hídrico pode ocorrer em todos os estágios de crescimento de uma planta (LI et al., 2014; MUSCOLO et al., 2015). Em respostas às mudanças ambientais, as plantas precisam desenvolver mecanismos de tolerância aos estresses bióticos e abióticos recorrentes quando expostas a condições naturais. Por isso, pesquisadores têm relatado a capacidade das plantas de ajustar os mecanismos de respostas em um ambiente em constante mudança (FLETA-SORIANO e MUNNÉ-BOSCH 2016). Essas respostas podem ser controladas no nível molecular por mudanças na expressão gênica, fisiológica e metabólica que modificam as respostas a futuros estresses (TARDIL et al., 2007; KREPS et al., 2002; INGRAM et al., 1996; WALLING et al., 2000).

Em respostas às condições ambientais adversas, as espécies vegetais têm apresentado mecanismos de aclimação denominados de “stress imprint” ou “priming” que é a capacidade das plantas guardarem memórias dos estresses que sofreram ao passar por ciclos recorrentes de déficit hídrico (MAUCH-MANI et al., 2017). O stress imprint permite que a planta esteja mais tolerante ao estresse na próxima exposição, com ativação mais rápida da resposta fisiológica (CONRATH et al., 2006). A preservação de um estado primário ao longo do tempo forma a base da memória de estresse (HAIDER et al., 2021). Independentemente do futuro da planta, a primeira exposição ao estresse deixará uma marca na planta que afetará como ela responderá a estresses posteriores (LIU et al., 2021).

Os mecanismos de stress imprint podem ser descritos em diferentes níveis: o nível epigenético, que pode ocorrer através de modificações de DNA e histonas. E no nível da transcrição ou da proteína, quando ocorre alterações persistentes na abundância de transcrições e proteínas ou modulação das atividades enzimáticas (SCHWACHTJE et al., 2019). Considerando que grande parte do metabolismo é alterado durante um estresse, e independentemente do maquinário genético (KRASENSKY et al., 2012), é sugerido que mudanças persistentes à nível metabólico, induzidas por um estresse, representam uma memória metabólica frente a impactos ambientais (SCHWACHTJE et al., 2019).

3.4 ESPÉCIE VEGETAL

A espécie *Commiphora leptophloeos* (Mart.) JB Gillett, pertencente à família Burseraceae, é popularmente conhecida como amburana, amburana-de-cambão, emburana, imburana, imburana-braba, imburana-de-espinho, imburana-fêmea, imburana-vermelha, jamburana e umburana-de-cambão (PINTO et al., 2022; CARVALHO 2008). Essa espécie é uma angiosperma resinosa, caducifólia, heliófita, pioneira e xerófita (CARVALHO 2008). A umburana-de-cambão se destaca no ecossistema de Caatinga pela sua representatividade, sendo uma espécie nativa, porém, não endêmica da região, possuindo distribuição ampla e descontínua em todo o Brasil, sendo encontrada também nos ecossistemas de Mata Atlântica e Cerrado (MEDEIROS et al, 2022; CARVALHO 2009).

A *C. leptophloeos* apresenta uma casca de coloração verde (PAREYN et al., 2018). Durante o período de déficit hídrico a planta perde suas folhas, e em paralelo descarta porções do ritidoma expondo uma camada clorofilada do caule (ARAÚJO et al., 2007). As primeiras observações da existência de fotossíntese na casca tiveram início no século XIX com estudos que foram feitos para quantificar as taxas de assimilação de carbono, desde então, grandes esforços têm sido feitos para compreender a fotossíntese da casca do ponto de vista ecofisiológico (SCHMIDT et al., 2000). A fotossíntese corticular pode representar uma fonte de açúcares que satisfaz a criação de um gradiente osmótico necessário para o reabastecimento de vasos embolizados (PFANZ et al., 2002).

A fotossíntese corticular que ocorre em cloroplastos localizados na casca, xilema e medula dos ramos, pode reciclar o CO₂ da haste interna derivado da respiração mitocondrial e fluxo de xilema em açúcar (PFANZ 2008). Em comparação com a fotossíntese foliar, a fotossíntese corticular parece ser um método "inteligente" de refixação de carbono sem grande perda de água. Há uma diferença fundamental entre a fotossíntese nas folhas e na casca: para absorver o CO₂, as folhas precisam abrir seus estômatos, expondo assim os tecidos mesofílicos sensíveis à seca às condições atmosféricas de vapor d'água. O clorênquima da casca, por outro lado, é fornecido com CO₂ respirado endogenamente pelos tecidos do caule (PFANZ 2002). Dessa forma, a fotossíntese corticular é menor do que a fotossíntese da folha e, conseqüentemente, a importância proporcional do caule para o ganho de CO₂ do dossel aumenta (NILSE 1992).

Assim, algumas espécies da Caatinga apresentam um tecido clorofilado abaixo do ritidoma, uma parte da epiderme do caule constituída por uma camada fina que é naturalmente

descartada e pode funcionar como uma cobertura que atenua as taxas de transpiração, permitindo também que a fotossíntese ocorra na estação seca (ARAÚJO et al., 2007). Nesse sentido, espécies decíduas com essa capacidade fotossintética no caule podem apresentar uma maior resiliência à seca em razão dessa fonte adicional de carboidratos (DE ROO et al., 2020).

A *C. leptophloeos* se destaca quanto aos seus diversos usos madeireiros e não madeireiros, dentre eles apresenta usos comprovados como ração animal, energia, medicina, artesanato, paisagismo, carpintaria e construção (SILVA et al., 2017). É ainda capaz de fornecer abrigo em seus troncos ocos para as abelhas nativas, além de pólen e néctar, sendo indicada para a primeira fase de recuperação de áreas degradadas e para enriquecimento das matas devastadas (MEDEIROS et al., 2022; CARVALHO 2009).

4 METODOLOGIA

4.1 ÁREA DE ESTUDO E DESENHO EXPERIMENTAL

O estudo foi realizado no Parque Nacional (PARNA) do Catimbau, que abrange uma área de aproximadamente 607 km², localizado nas seguintes coordenadas geográficas: 8°24'00" e 8°36'35" ao Sul e 37° 09'30' e 37°14'40' ao Oeste. O PARNA Catimbau se localiza nos limites dos municípios de Buíque, Ibimirim, Sertânia e Tupanatinga, entre o Agreste e o Sertão pernambucano, estando presente em uma importante área de conservação da caatinga, compondo as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS). A precipitação do parque pode variar entre 440 a 1100 mm, com temperatura média anual de 23°C, com base em registros dos últimos 30 anos (RITO et al., 2017). A região é exposta a um clima semiárido Bsh com transição para tropical chuvoso As', de acordo com a classificação de Köpen.

O experimento foi realizado na base de pesquisa do Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD), com cultivo de plantas da espécie *C. leptophloeos*. Sementes da espécie foram coletadas em plantas adultas distribuídas dentro do parque (Figura 1a), quando os frutos estavam completando seu ciclo de maturação, prontos para o período de dispersão. Seguindo a metodologia de (AFONSO et al., 2014), as sementes foram enterradas por três meses numa bandeja com solo da região para aumentar a sua germinabilidade (Figura 1b). Após o terceiro mês as sementes foram colocadas para germinar em tubos de PVC (0,75 m de comprimento, 0,045 m de diâmetro), esse método permite que as plantas possam se desenvolver sem limitação do crescimento da raiz. Durante 5 meses as plantas foram regadas a cada dois dias, e após esse período foram estabelecidos os tratamentos (Figura 1c).

Figura 1 – Imagens do experimento



a) Semente ainda na planta mãe pronta para dispersão; b) bandeja com solo da região para enterro das sementes; c) plantas jovens em cano PVC.

Fonte: a autora, 2023.

Durante os 5 meses de crescimento, foram produzidas 60 mudas da espécie *C. leptophloeos*, e em seguida utilizando 15 indivíduos para cada um dos 4 tratamentos, como ilustrado na figura 1c. O tratamento 1 - Controle (CO) (rega a cada 2 dias com 80% da capacidade do pote – 465ml), tratamento 2 – Controle + Exclusão da luz (CE) (rega a cada 2 dias + caule coberto com papel alumínio de acordo com a metodologia de DE ROO et al., 2020 (Figura 2), no intuito de avaliar a contribuição da fotossíntese corticular em espécie de caule verde, o tratamento 3 – Déficit (D) (suspensão da rega) e o tratamento 4 – Déficit + Exclusão da luz (DE) (suspensão da rega e com o caule coberto com papel alumínio).

Figura 2 – Tratamento com exclusão de luz



Plântula com caule principal frouxamente coberto com papel alumínio para impedir a entrada de luz (impedir a ocorrência da fotossíntese corticular).

Fonte: a autora, 2023.

Além disso, as plantas foram submetidas a 2 ciclos de seca com um período de reidratação entre eles para avaliar o efeito do déficit hídrico recorrente, o que totalizou 3 coletas para todo o período do experimento (ciclo 1 + reidratação + ciclo 2). O parâmetro utilizado para determinação das coletas do ciclo 1 e ciclo 2 de déficit hídrico foi quando as plantas apresentaram taxas de condutância estomática (g_s) próximas a zero e abscisão/amarelamento das folhas. Já na reidratação o parâmetro utilizado para coleta foi quando as plantas submetidas ao déficit apresentaram recuperação dos valores de g_s alcançando valores próximos ao das plantas controle. Sendo assim, as coletas foram realizadas após 29 dias do início do experimento para o ciclo 1, 35 dias para reidratação e 77 dias para o ciclo 2.

Figura 3 – Modelo esquemático do experimento



Esquema dos diferentes tratamentos do experimento com 15 indivíduos cada, que foram divididos em 2 ciclos de déficit hídrico mais o período de reidratação.

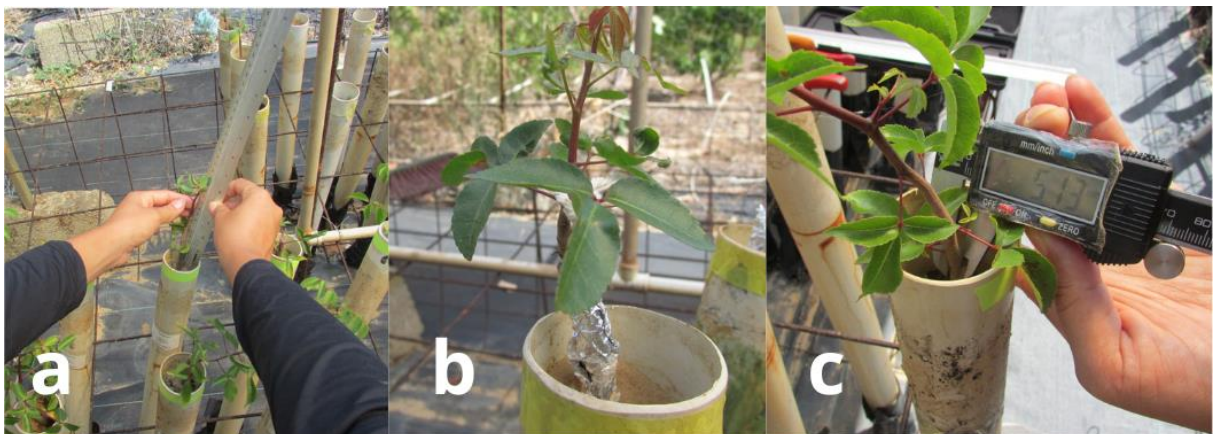
Fonte: a autora, 2023.

4.2 MEDIDAS DE CRESCIMENTO

As medidas de crescimento foram realizadas em quatro indivíduos por tratamento no dia das coletas, sendo o dia 29 para o ciclo 1, dia 45 para reidratação e dia 77 para o ciclo 2. A fim de identificar as respostas no crescimento diante da aplicação dos tratamentos e dos ciclos de seca. Dessa forma, foi possível acompanhar o crescimento das plantas através dos parâmetros: altura, número de folhas e diâmetro do caule a nível do solo (DAS), com a utilização de uma régua e um paquímetro digital, ilustrado na figura 4.

Figura 4 – Medidas de crescimento em *C.*

leptophloeos



a) Medida de altura da planta com auxílio da régua; b) número de folhas do indivíduo; c) medida do DAS com auxílio de paquímetro digital.

Fonte: a autora, 2023.

4.3 UMIDADE RELATIVA DO SOLO (US) E CONTEÚDO HÍDRICO RELATIVO FOLIAR (CHR)

Nos dias que ocorreu a coleta dos indivíduos no final de cada ciclo, também foi mensurada a umidade do solo. Para isso, foram coletadas amostras de solo de cinco indivíduos por tratamento nos diferentes ciclos, em diferentes regiões do cano de PVC (na camada de 0,00 - 0,35 e 0,75 cm), e pesado 10g do seu peso fresco em balança semi-analítica (modelo AND - HR-200). Posteriormente, as amostras de solo foram colocadas em estufa de ventilação forçada e pesadas em 24, 48 e 72h, até atingirem o peso seco constante. A umidade relativa do solo é dada em porcentagem através da fórmula:

$$US = \frac{(\text{Peso da amostra fresco} - \text{peso seco})}{(\text{peso seco})} \times 100$$

A fim de acompanhar o status hídrico das plantas, o conteúdo hídrico relativo (CHR) foi mensurado em três indivíduos por tratamento a cada quinze dias. Os folíolos foram coletados às 5:00 da manhã com o auxílio de um perfurador de papel. Em seguida, com a utilização de uma balança semi-analítica (modelo AND – HR-200) foram feitas as pesagens da massa fresca. Após isso, os folíolos passaram 24 horas embebidos em água deionizada e posteriormente, pesados novamente para obtenção da massa túrgida. E por último, os folíolos foram levados para a estufa de ventilação forçada a 80°C por 48 horas, assim pesados novamente para obtenção da massa seca. Por fim, o CHR é dado em porcentagem pela fórmula:

$$CHR = \frac{(\text{PESO FRESCO} - \text{PESO SECO})}{(\text{PESO TÚRGIDO} - \text{PESO SECO})} \times 100$$

4.4 TROCAS GASOSAS: CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA (g_s)

A fim de acompanhar o desempenho das trocas gasosas das plantas, foram realizadas as medições da condutância estomática (g_s) em cinco indivíduos por tratamento a cada dois dias em folhas saudáveis e completamente expandidas, às 9 horas da manhã, utilizando o porômetro (SC – 1 Leaf Porometer, METER Group).

4.5 DOSAGEM DE AÇÚCARES SOLÚVEIS TOTAIS (AST)

No dia final de cada ciclo e do período de reidratação, amostras de tecido foliar, caulinar e radicular foram coletadas às 15:00 de cinco indivíduos por tratamento. De forma que foram priorizadas as folhas totalmente expandidas e saudáveis, caule principal e raízes principais e finas (secundárias). Posteriormente, foram colocadas em forno de micro-ondas a 700w por 120s para interromper toda a atividade enzimática (QUENTIN et al., 2015) e armazenadas secas. Em seguida, foram selecionadas 5 mg de folha, 5 mg de caule, 10 mg de raiz primária e 10 mg para raiz secundária, para quantificação de dos açúcares solúveis totais que foi feita seguindo a metodologia de (Dubois et al., 1956) com as leituras realizadas a 487 nm utilizando um espectrofotômetro de feixe duplo (Geneses 10S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, USA).

4.6 ANÁLISE DOS DADOS

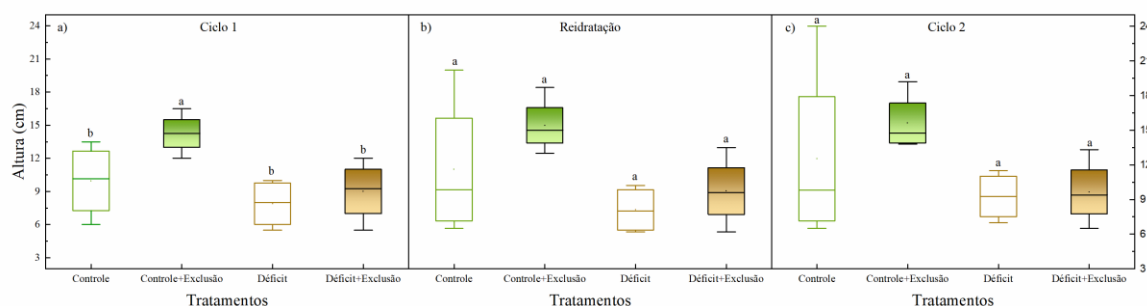
Todos os dados foram previamente avaliados obedecendo os pressupostos de normalidade e homocedasticidade. Quando atendidos os pressupostos, foi rodado uma análise de variância unidirecional (ANOVA) seguida do teste de Newman Keuls ($p < 0,05$), e quando não atendidos, foi rodado um teste não paramétrico de Kruskal-Wallis seguido de Duncan ($p < 0,05$). Para avaliar o efeito dos tratamentos nas variáveis respostas de crescimento (altura, número de folhas e DAS), conteúdo hídrico relativo, condutância estomática, os dados foram analisados separadamente para cada coleta (ciclo 1, reidratação e ciclo 2) e tratamento (controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão). Para verificar como os tratamentos influenciaram a concentração de carboidratos dentro de cada órgão, rodamos testes em que a variável dependente foi o órgão isolado em função do tratamento (exemplo: Folha ~ tratamento). Para verificar o efeito do tratamento na partição de AST entre os órgãos rodamos testes separados para cada tratamento (órgão ~ controle; órgão ~ deficit, etc). Toda análise de dados foi realizada no software R (versão 4.3.1).

5 RESULTADOS

5.1 MEDIDAS DE CRESCIMENTO

Ao avaliar os parâmetros de crescimento apresentados pelos indivíduos durante todo o experimento, é possível observar que, para a altura, as plantas submetidas ao tratamento CE, no ciclo 1 exibiram uma diferença gráfica notável (Figura 5a). Já durante o período de reidratação e ciclo 2, não houve diferença significativa na altura dos indivíduos independente do tratamento, vale ressaltar que todas as medidas foram realizadas nos mesmos indivíduos durante toda a realização do experimento.

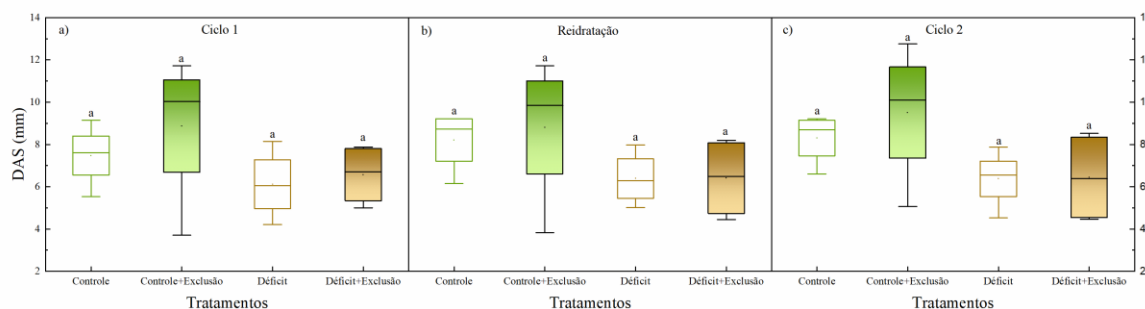
Figura 5 – Medidas de crescimento: altura



Medidas de crescimento (altura - cm) realizadas em plantas jovens de *C. leptophloeos* submetidas a dois ciclos de seca (ciclo 1 e 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). As médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes.

Os resultados obtidos do diâmetro acima do solo (DAS) demonstraram que não houve diferença entre os tratamentos durante o ciclo 1, reidratação e ciclo 2, conforme ilustrado na figura 6 (a, b, c).

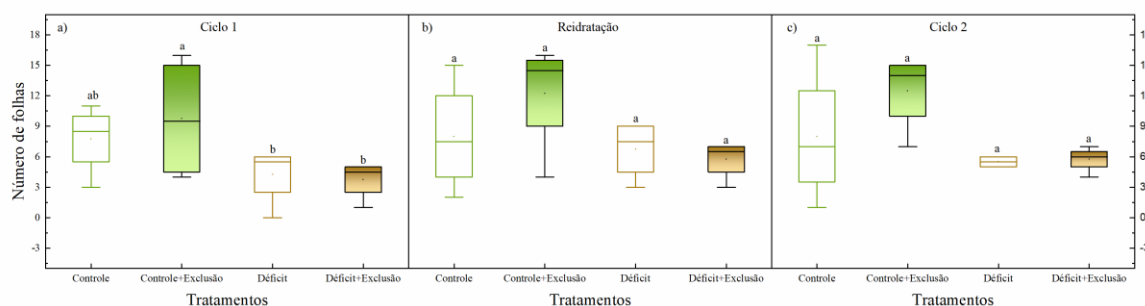
Figura 6 – Medidas de crescimento: diâmetro acima do solo (DAS)



Medidas de crescimento (Diâmetro na Altura do Solo - mm) realizadas em plantas jovens de *C. leptophloeos* submetidas a dois ciclos de seca (ciclo 1 e 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). As médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes.

Para o número de folhas, notamos que CE no ciclo 1 apresentou uma quantidade de folhas maior quando comparado aos tratamentos submetidos ao déficit hídrico (D e DE) (Figura 7a). Ainda, não há diferença entre os tratamentos CO, D e DE durante o ciclo 1. Na reidratação (Figura 7b) e ciclo 2 (Figura 7c), não houve diferença significativa entre os tratamentos.

Figura 7 – Medidas de crescimento: número de folhas

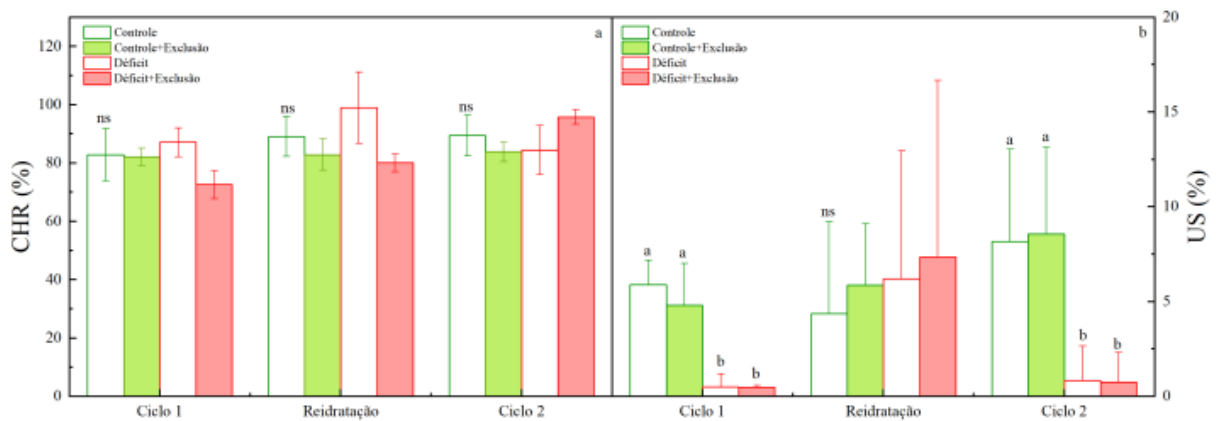


Medidas de crescimento (número de folhas) realizadas em plantas jovens de *C. leptophloeos* submetidas a dois ciclos de seca (ciclo 1 e 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). As médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes.

5.2 UMIDADE RELATIVA DO SOLO (US) E CONTEÚDO HÍDRICO RELATIVO FOLIAR (CHR)

Os resultados obtidos com as medidas de CHR (Figura 8a) demonstram que durante os ciclos 1, 2 e período de reidratação, não houve diferença significativa entre os tratamentos. Mesmo quando US, no ciclo 1, apresenta redução de 88% das plantas submetidas ao déficit hídrico (D e DE) com relação aos tratamentos controle (CO e CE) (Figura 8b). Assim como no ciclo 2, em que as plantas submetidas ao tratamento de déficit reduzem em 90% a umidade do solo quando comparadas ao controle (Figura 8b). Também é possível observar que a retomada da rega para os tratamentos de déficit hídrico durante o período de reidratação é suficiente para recuperação da umidade do solo (Figura 8b). Sendo assim, a redução da US nos períodos de déficit hídrico não interferiu no CHR das plantas ao longo do experimento.

Figura 8 – Conteúdo Hídrico Relativo (CHR) e Umidade Relativa do Solo (US)

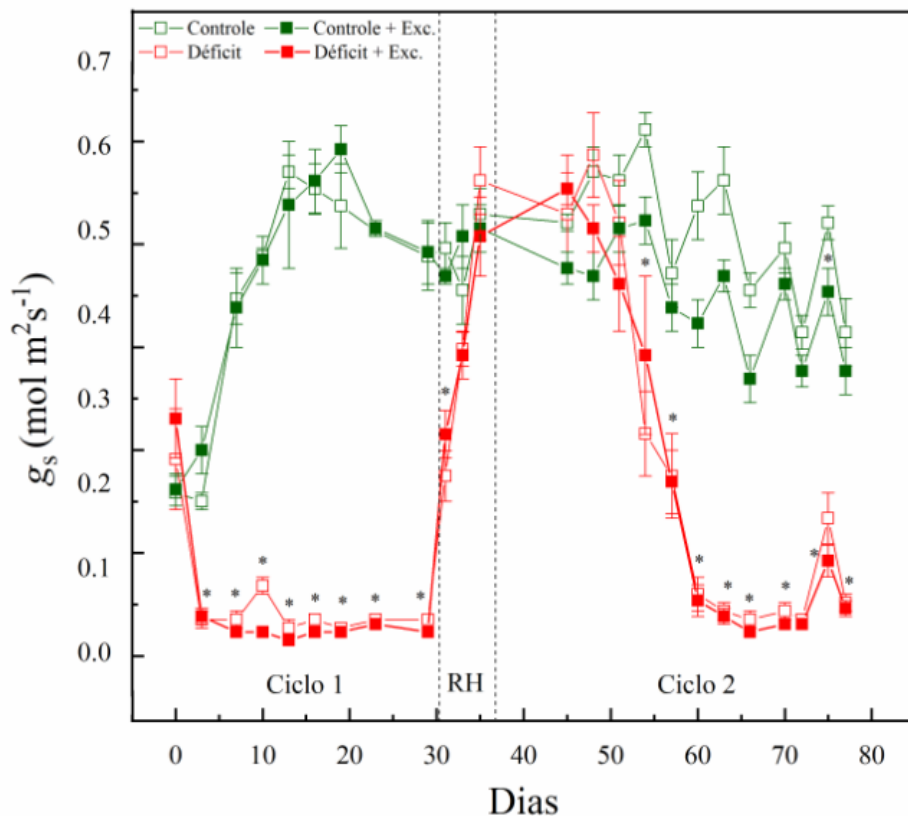


(a) Medidas de conteúdo hídrico relativo (CHR) foliar (%) e (b) Umidade Relativa do Solo (US) (%) em plantas jovens de *C. leptophloeos* submetidas a dois ciclos de seca (ciclo 1 e 2) mais o período de reidratação em quatro diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Cada ponto representa a média ($n = 3$ plantas por tratamento para CHR e $n = 5$ plantas por tratamento para umidade do solo). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos.

5.3 TROCAS GASOSAS: CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA (g_s)

Os resultados de g_s mostram que os tratamentos que recebiam rega a cada dois dias (CO e CE) mantiveram a sua g_s em níveis estáveis ao longo dos ciclos, não diferindo estatisticamente entre si (Figura 9). Já os tratamentos que tiveram suspensão total da rega (D e DE) durante o ciclo 1 apresentaram um decaimento de 82% na g_s com relação ao tratamento controle a partir do terceiro dia de suspensão de rega, mantendo a g_s mais baixa como resposta estratégica até o dia da coleta (Figura 9). Além disso, é possível observar que a partir do terceiro dia de reidratação, a g_s do tratamento de déficit começa a retornar a níveis mais altos e no sexto dia, alcança níveis semelhantes aos dos tratamentos controle (Figura 9). Ao iniciar a suspensão da seça para os tratamentos (D e DE) durante o ciclo 2, a g_s dos tratamentos do déficit tem novamente um decréscimo de 45% quando comparados ao controle, mas só a partir do nono dia de suspensão de rega, seguida pela manutenção da g_s em níveis mais baixos até o fim do experimento.

Figura 9 - Medidas de trocas gasosas



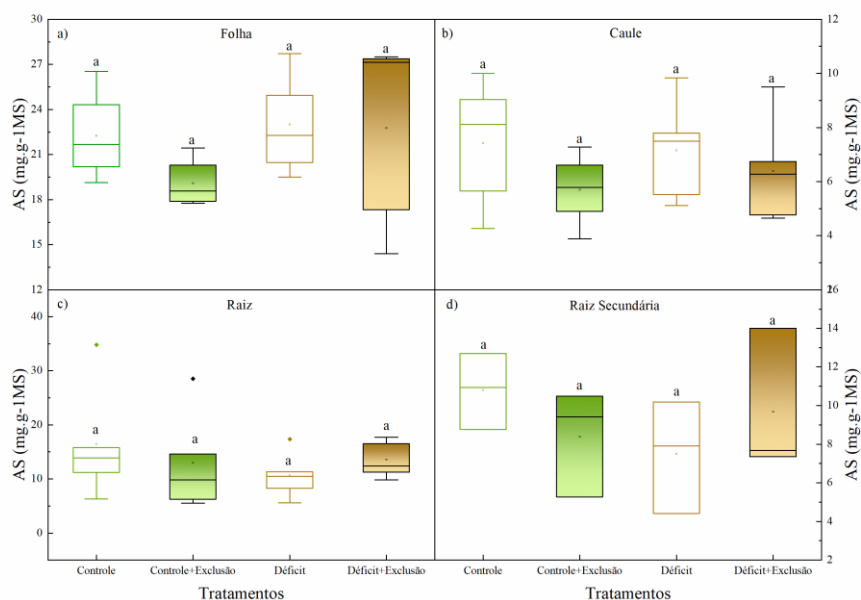
Medidas de condutância estomática (g_s – $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) nas folhas de plantas jovens de *C. leptophloeos* submetidas a dois ciclos de seca (ciclo 1 e 2) mais o período de reidratação (entre as linhas pontilhadas) em quatro diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e

déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Cada ponto representa a média ($n = 4$ plantas por tratamento). * - representa diferença significativa entre os tratamentos

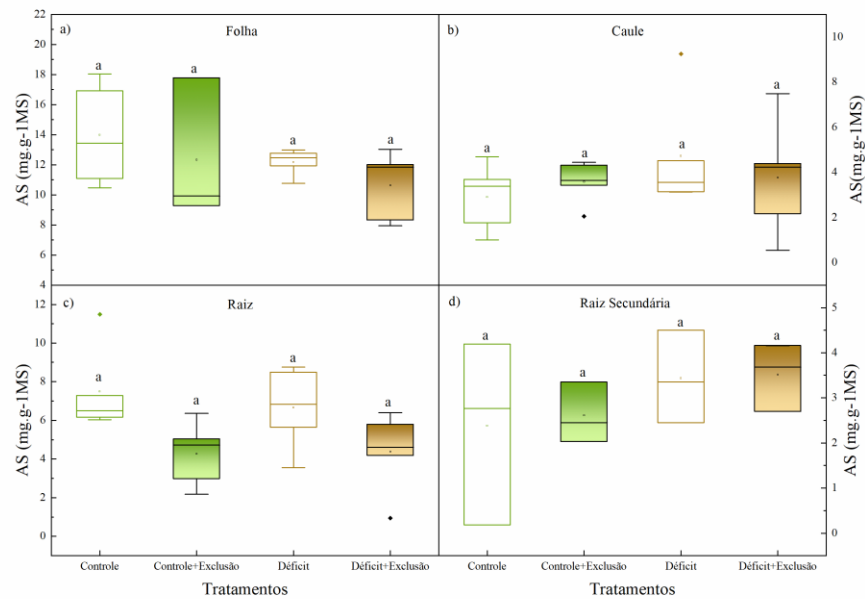
5.4 DOSAGEM DE AÇÚCARES SOLÚVEIS TOTAIS (AST)

Ao avaliar o padrão na concentração de açúcar solúvel (AST) nos diferentes órgãos (folha, caule, raiz e raiz secundária) durante o primeiro ciclo de déficit hídrico, é possível observar que não há diferença significativa independente dos diferentes tratamentos (Figura 10a-d). Ou seja, os diferentes órgãos apresentam taxas estáveis na concentração de AST mesmo sob diferentes condições de rega e exposição do caule verde. Este é um resultado que se repete tanto para o período de reidratação (Figura 11) quanto para o segundo ciclo de déficit hídrico (Figura 12).

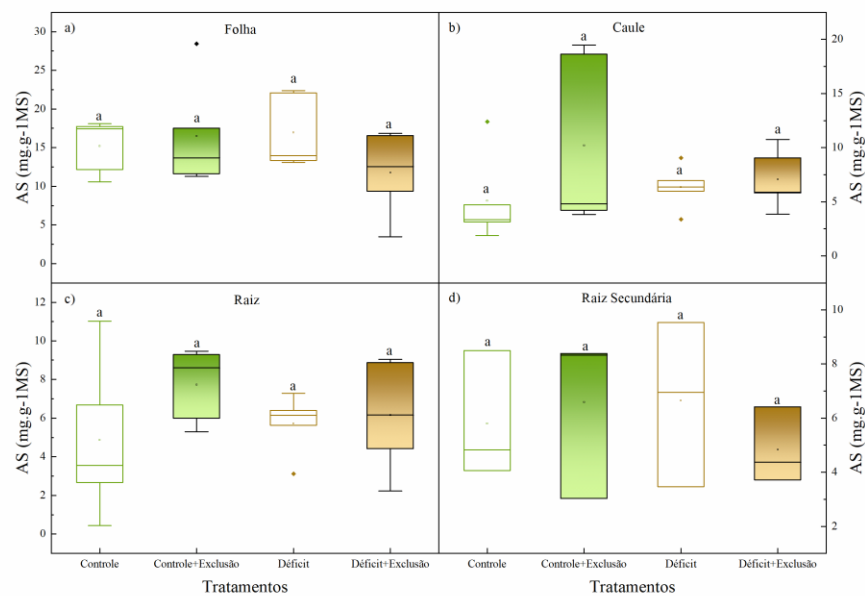
Figura 10 - Padrão de Açúcar Solúvel Total (AST) no Ciclo 1



Padrão de açúcares solúveis totais (AS mg. g⁻¹MS) nos diferentes órgãos: a) folha, b) caule, c) raiz e d) raiz secundária de plantas jovens de *C. leptophloeos* no primeiro ciclo (ciclo 1) de déficit hídrico nos diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos.

Figura 11 - Padrão de Açúcar Solúvel Total (AST) na reidratação

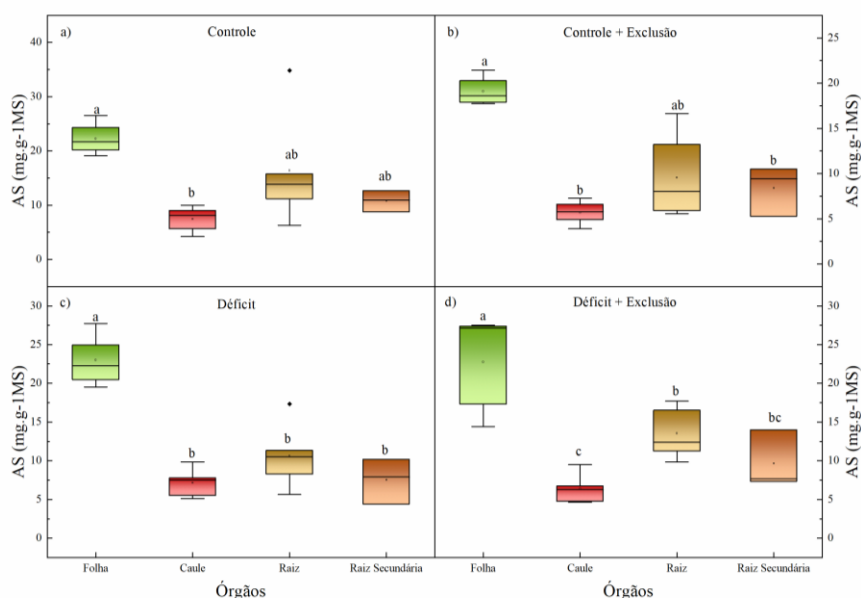
Padrão de açúcares solúveis totais (AS mg. g⁻¹MS) nos diferentes órgãos: a) folha, b) caule, c) raiz e d) raiz secundária de plantas jovens de *C. leptophloeos* no período de reidratação nos diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos.

Figura 12 - Padrão de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 2

Padrão de açúcares solúveis totais (AS mg. g⁻¹MS) nos diferentes órgãos: a) folha, b) caule, c) raiz e d) raiz secundária de plantas jovens de *C. leptophloeos* no segundo ciclo (ciclo 2) de déficit hídrico nos diferentes tratamentos: controle, controle+exclusão, déficit e déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos

Já com relação ao particionamento de AST entre os diferentes órgãos, é possível observar que durante o ciclo 1, há um maior particionamento de AST nas folhas do que no caule, tanto nos tratamentos controle (Figura 13a e b) como nos de déficit hídrico (Figura 13c e d). Também é possível observar que não há diferença no particionamento de AST entre caule, raiz primária e raiz secundária em nenhum dos diferentes tratamentos, com exceção do tratamento DE que há maior particionamento para folha, seguido da raiz e posteriormente para caule (Figura 13a - d).

Figura 13 - Partição de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 1

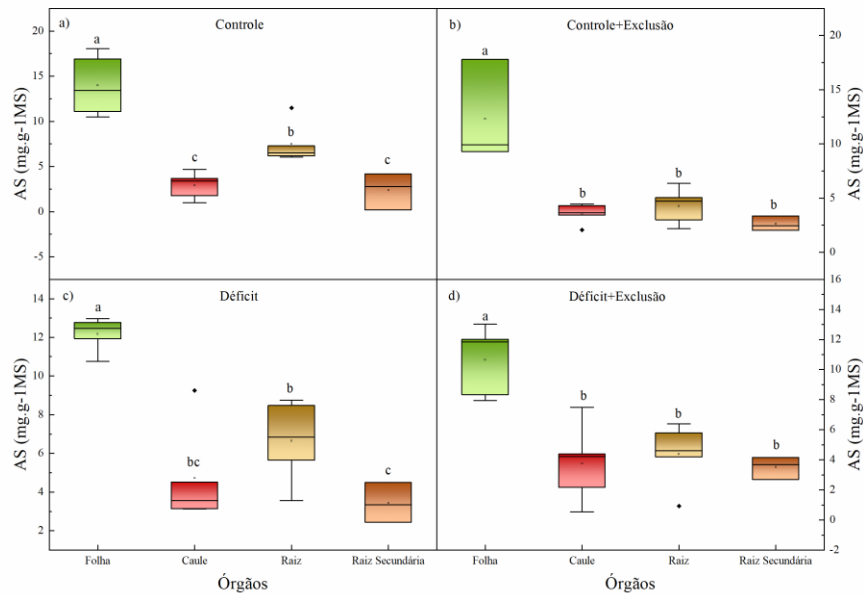


Particionamento de açúcares solúveis totais (AS mg. g⁻¹MS) nos diferentes órgãos: folha, caule, raiz e raiz secundária de plantas jovens de *C. leptophloeos* no primeiro ciclo (ciclo 1) de déficit hídrico nos diferentes tratamentos: a) controle, b) controle+exclusão, c) déficit e d) déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos

Durante o período de reidratação, o particionamento de AST continua sendo maior para as folhas tanto nos tratamentos controle (Figura 14a e b) quanto nos tratamentos submetidos ao déficit hídrico (Figura 14c e d). Para os tratamentos submetidos à exclusão do

caule, tanto controle quanto déficit, não há diferença no particionamento de AST entre caule, raiz e raiz secundária (Figura 14b e d).

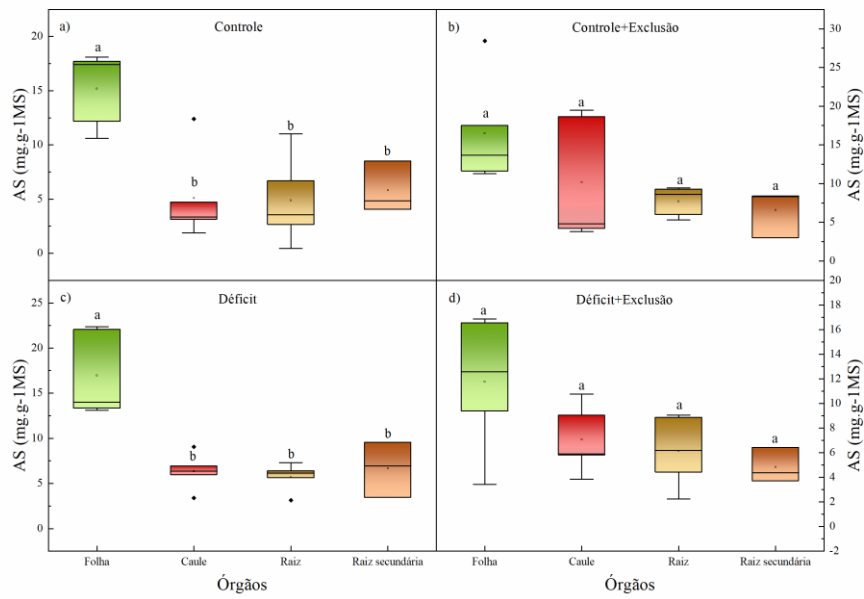
Figura 14 - Partição de Açúcar Solúvel Total (AST) na reidratação



Particionamento de açúcares solúveis totais (AS mg. g⁻¹MS) nos diferentes órgãos: folha, caule, raiz e raiz secundária de plantas jovens de *C. leptophloeos* no período de reidratação nos diferentes tratamentos: a) controle, b) controle+exclusão, c) déficit e d) déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos

As plantas que passaram pelo segundo ciclo de déficit hídrico apresentam o mesmo padrão de maior particionamento de AST para as folhas, porém apenas nos tratamentos sem exclusão do caule (Figura 15a e c). De forma que, para os tratamentos controle e o de déficit hídrico, a partição de AS é 3x maior na folha quando comparada com caule, raiz e raiz secundária, que não diferem entre si. Para os tratamentos de exclusão, tanto controle quanto déficit, não houve diferença na partição de AS (Figura 15b e d) independente das condições de rega.

Figura 15 - Partição de Açúcar Solúvel Total (AST) no ciclo 2



Particionamento de açúcares solúveis totais (AS mg. g-1MS) nos diferentes órgãos: folha, caule, raiz e raiz secundária de plantas jovens de *C. leptophloeos* no segundo ciclo (ciclo 2) de déficit hídrico nos diferentes tratamentos: a) controle, b) controle+exclusão, c) déficit e d) déficit+exclusão (os tratamentos de exclusão: as plantas tiveram caule frouxamente coberto com papel alumínio). Letras diferentes representam diferença significativa entre os tratamentos

6 DISCUSSÃO

O presente estudo sugere que a espécie *C. leptophloeos* apresenta diferentes estratégias ecofisiológicas para sobreviver a condições hídricas limitantes. A espécie é capaz de manter as taxas de CHR altas (acima de 70%) e estáveis mesmo sob condições desfavoráveis de baixa US (SÁNCHEZ-DÍAZ et al., 2007; RIVAS et al., 2013; MELO et al., 2021), o que demonstra um forte controle hidráulico da espécie ao longo do experimento. O fato de *C. leptophloeos* ser considerada uma espécie de baixa densidade de madeira, com capacidade de armazenar água no caule (LIMA et al., 2021; BRITO et al., 2022), também explica a manutenção do seu CHR em níveis seguros. Assim como a rápida resposta de redução da abertura estomática durante o déficit hídrico no ciclo 1, indica que, estrategicamente a espécie evita a perda de água como resposta associada à essa regulação (ALLEN 2010). Demonstrando que a manutenção do conteúdo hídrico em plantas de regiões semiáridas é parcialmente influenciada pela regulação estomática (LIMA et al., 2021).

O déficit hídrico é um fator abiótico estressante para as espécies vegetais, por esse motivo, existe uma contínua resposta estomática à seca, e como prevenção os estômatos reduzem a sua abertura para minimizar a transpiração, como tolerância à seca (MCDOWELL et al., 2008). Entretanto, diferentemente das plantas que passaram pelo primeiro ciclo de déficit hídrico, as plantas do ciclo 2 apresentaram um ajuste na resposta estomática através de uma redução mais tardia na g_s conforme o déficit hídrico se prolongava, o que pode estar relacionado ao fenômeno de memória da planta (RIVAS et al., 2013; BARROS et al., 2018; SANTOS et al., 2022) e resiliência da espécie. Dessa forma, é possível compreender que a espécie apresentou além de uma resposta fisiológica, uma resposta de memória ao estresse hídrico anterior.

A queda das folhas das plantas submetidas aos tratamentos de déficit hídrico (D e DE) durante o ciclo 1, é esperada especialmente em espécies decíduas e de baixa densidade de madeira, pois antes do período de máximo estresse, evita a perda de água e garante manutenção do CHR em níveis elevados (OLIVEIRA et al., 2015; LIMA et al., 2021). Já durante o ciclo 2, as plantas apresentam uma queda foliar mais tardia, de forma que no final do experimento, ainda não há diferença entre os tratamentos. O que também pode estar relacionado ao fenômeno de memória da planta que em conjunto com a manutenção da g_s em níveis estáveis por mais dias e do CHR em níveis seguros durante o ciclo 2, permitiu que as plantas mantivessem as suas folhas por um período maior quando comparadas ao ciclo 1.

A espécie apresenta uma rápida recuperação às condições limitantes de forma que os poucos dias de reidratação foram suficientes para que as plantas dos tratamentos do déficit pudessem se recuperar ao nível das plantas controle, tanto em relação a g_s , quanto em número de folhas e umidade do solo. Mostrando que, apesar da seca ao nível de máximo estresse, não foi suficiente para que as plantas entrassem em murcha permanente, conseguindo manter os sistemas de hidratação em níveis seguros e retornáveis (SANTOS et al., 2022).

O fato de os indivíduos não apresentarem diferença no DAS entre os diferentes tratamentos, também pode ser explicado tanto pelas taxas elevadas de CHR durante todo experimento quanto pela capacidade de armazenamento de água no caule (LIMA et al., 2021; BRITO et al., 2022), o que fez com que os indivíduos mantivessem a turgidez do caule durante todo experimento.

Antes de iniciar a suspensão de rega do experimento, as plantas foram distribuídas de forma aleatória entre os diferentes tratamentos estabelecidos, mesmo assim, aconteceu das plantas do tratamento CE começarem maiores que as plantas dos outros tratamentos, o que explica o resultado estatístico delas serem maiores que os outros tratamentos durante o ciclo 1. Porém, é possível observar que ao longo de todo o experimento, as plantas não apresentam mais diferenças entre os tratamentos. Além da espécie ser considerada de crescimento lento (CARVALHO, 2008), a redução da abertura estomática das plantas do déficit hídrico também pode ter interferido no parâmetro de altura, o que é esperado visto que a diminuição da g_s leva a uma redução da fotossíntese e consequentemente na produção de compostos de C, que pode ter sido preferencialmente alocado para o armazenamento em detrimento do crescimento (CHUSTE et al., 2019; SANTOS et al., 2022).

O padrão de concentração de AST é constante entre os diferentes órgãos independente dos tratamentos durante todo o experimento. Em contrapartida, no geral, há um maior particionamento de AST para as folhas em todos os tratamentos, visto que é considerado o principal órgão fotossintetizante. Esse maior particionamento em folhas também é esperado especialmente nos tratamentos de déficit hídrico (D e DE) pois os AST desempenham papel essencial na osmoproteção e osmorregulação da planta (PIPER et al., 2022). Sob estresse hídrico, muitas plantas acumulam AST, o que diminui seu potencial osmótico e promove a absorção de água, impedindo a plasmólise e a dessecação dos tecidos (ARANDA et al., 2020; PIPER et al., 2022).

As plantas do DE além de investir na partição de AST em folhas, também apresenta maior partição para raiz diferente dos outros tratamentos durante o ciclo 1, visto que esse tratamento além de ter ausência na disponibilidade hídrica, também conta com ausência da

possível atividade fotossintética cortical. Dessa forma, a planta apresenta a estratégia de particionar AST para raiz afim de regular seu ajuste osmótico em busca de água, visto que os AST desempenham esse papel fundamental tanto no reabastecimento de embolia quanto em crescimento do sistema radicular (CHUSTE et al., 2020).

Nos tratamentos de déficit hídrico (D e DE) há maior AST nas folhas quando comparado aos outros órgãos durante o ciclo 1, pois em condições de seca, a concentração/partição de AST no caule e nas raízes das plantas pode diminuir devido ao consumo para manutenção metabólica (HARTMANN et al., 2013; MITCHELL et al., 2013; MYERS; KITAJIMA, 2007; DOMINGUES, 2018). Que diferentemente das plantas que passaram pelo segundo ciclo de déficit hídrico, não apresentaram mais diferenças no particionamento de AST para caule e raízes.

7 CONCLUSÃO

Portanto, podemos concluir que apesar da seca ser um fator limitante para o desenvolvimento vegetal, a espécie utilizada para esse estudo *C. leptophloeos* apresentou estratégias ecofisiológicas de tolerância diante de secas recorrentes em experimento controlado. Apresentando um CHR sem diferença significativa mesmo sob suspensão total da rega, demonstrando a capacidade que a espécie possui em reter água no caule. Além disso, apresentou rápida resposta de adaptação na condutância estomática quando submetida ao déficit hídrico realizando o fechamento estomático a partir do terceiro dia de seca, assim como a perda das folhas no ciclo 1 nos tratamentos de déficit. Dessa forma, percebe-se a importância da água quando a reidratação é retomada apresentando um comportamento de recuperação da g_s e quando iniciada novamente o período de seca no ciclo 2 a espécie tem uma resposta mais tardia no fechamento estomático demonstrando uma resposta estratégica de memória a um estresse anterior. Apesar do déficit hídrico, a espécie vegetal apresentou estabilidade na concentração de AST nos diferentes órgãos e apresentou a estratégia de maior particionamento nas folhas. Por fim, acreditamos que dias mais prolongados de estresse são necessários para compreender melhor os limites da espécie.

REFERÊNCIAS

- AFFONSO, I. B.; SIQUEIRA, F. J.; MEIADO, M. V. A permanência das sementes de *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillet (Burseraceae) no solo da Caatinga favorece sua germinação? **Informativo Abrates**, v. 24, n. 3, p. 35-38, 2014.
- ALLEN, C. D.; MACALADY, A. K.; CHENCHOUNI, H.; BACHELET, D.; MCDOWELL, N.; VENNETIER, M.; KITZBERGER, T.; RIGLING, A.; BRESHEARS, D. D.; HOGG, E. H. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 5, p. 660–684, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- AMTHOR, J. S. The McCree–de Wit–Penning de Vries–Thornley respiration paradigms: 30 years later. **Annals of Botany**, v. 86, n.1, p. 1–20, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1175>
- AMTMANN, A.; ARMENGAUD, P. Effects of N, P, K and S on metabolism: new knowledge gained from multi-level analysis. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 3, p. 275-283, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.04.014>
- ARAÚJO, E. et al. Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. **Global Science Books: Functional Ecosystems and Communities**, Recife, v. 1, n. 1, p. 15-28, abr. 2007.
- ARANDA, I.; CADAHÍA, E.; FERNÁNDEZ.; SIMÓN, B. Specific leaf metabolic changes that underlie adjustment of osmotic potential in response to drought by four *Quercus* species. **Tree Physiology**, v. 41, p. 728-743, 2020.
- BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant adaptation to drought stress. **F1000 Research**, v. 1, n. 5, p. 1554, 2016. DOI: [10.12688/f1000research.7678.1](https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1)
- BRUCE, T. J. A.; MATTHES, M. C.; NAPIER, J. A.; PICKETT, J. A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v.173, p.603-608, 2007.
- CABRAL, C.; PITA, J. R.; SALGUEIRO, L. Plantas medicinais: entre o passado e o presente- A coleção de fármacos vegetais da Faculdade de Farmácia da Universidade de Coimbra (séculos XIX-XX), 2ª Edição. **Imprensa da Universidade de Coimbra**, Portugal, 2014.
- CARVALHO, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. **Embrapa** Informações Tecnológicas. v. 3, 2008.
- CHAVES, M. M.; COSTA, J. M. et al. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions-The dilemma of saving water or being cool? **Plant Science**, v. 251, p. 54–64, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.06.015>
- CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S. Water stress, CO₂ and climate change. **Journal of Experimental Botany**, v.43, n. 8, p. 1131-1139, 1992. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/43.8.1131>

CHOAT, B.; BRODRIBB, T.J.; BRODERSEN, C.R.; DUURSMA, R.A.; LOPEZ, R.; MEDLYN, B.E. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, p. 531–539, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>

CHUSTE, P. A.; MAILLARD, P.; BRÉDA, N.; LEVILLAIN, J.; THIRION, E.; WORTEMANN, R. et al. Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. **Trees**, v. 34, p. 381–394, 2020.

CHUSTE, Pierre-Antoine *et al.* Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. **Trees**, Champenoux, France, v. 34, n. 2, p. 381-394, 1 nov. 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-019-01923-5>.

CONRATH, U.; BECKERS, G. J. M.; FLORS, V.; GARCIA-AGUSTIN, P.; JAKAB, G.; MAUCH, F.; NEWMAN, M. A.; PIETERSE, C. M. J.; POINSSOT, B.; POZO, M. J.; PUGIN, A.; SCHAFFRATH, U.; TON, J.; WENDEHENNE, D.; ZIMMERLI, L.; MAUCH-MANI, B. Priming: getting ready for battle. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 19, p. 1062–1071, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-19-1062>

CUTLER, S. R.; RODRIGUEZ, P. L.; FINKELSTEIN, R. R.; ABRAMS, S. R. Absciscic Acid: Emergence of a Core Signaling Network. **Annual Review Plant Biology**, v. 61, p. 651–679, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112122>

DE ROO, L. et al. Woody tissue photosynthesis reduces stem CO₂ efflux by half and remains unaffected by drought stress in young *Populus tremula* trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 43, n. 4, p. 981–991, abr. 2020. DOI: 10.1111/pce.13711

DIETRICH, L.; ANSGAR, K. Water relations of drought-stressed temperate trees benefit from short drought-intermitting rainfall events. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 265, p. 70-77, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.012>

DOMINGUES, C. A. J. Estratégias de sobrevivência à seca de plantas jovens de clima tropical sazonalmente seco. **Tese (Doutorado)** - Curso de Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2018.

DUBOIS, M.; GILLES, K.; HAMILTON, J.; REBERS, P.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, p. 350–356, 1956. DOI: <https://doi.org/10.1021/ac601.11a017>

EPRON, D.; NOUVELLON, Y.; RYAN, M. G. Introduction to the invited issue on carbon allocation of trees and forests. **Tree Physiology**, v. 32, n. 6, p. 639-643, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tps055>

FAJARDO, A.; PIPER, F. How to cope with drought and not die trying: drought acclimation across tree species with contrasting niche breadth. **Functional Ecology**, v.35, n. 9, p. 1903-1913, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13861>

FLEXAS, A. J.; BOTA, J.; ESCALONA, M. J., SAMPOL, B., MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. **Functional Plant Biology**, v. 29, n. 4, p. 461-471, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP01119>

FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress Memory and the Inevitable Effects of Drought: A Physiological Perspective. **Front Plant Sci**, v. 7, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00143>

FRIEDLINGSTEIN, P.; JOEL, G.; FIELD, C. B.; FUNG, I. Y. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. **Global Change Biology**. v. 5, p. 755 – 770, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00269.x>

FU, Z.; CIAIS, P.; PRENTICE, I.C. et al. Atmospheric dryness reduces photosynthesis along a large range of soil water deficits. **Nature Communication**, v. 13, n. 989, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28652-7>

GALIANO, L.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; SABATÉ, S.; LLORET, F. Determinants of drought effects on crown conditions and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. **Tree Physiology**, v.32, n. 4, p. 478–479, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tps025>

GOWER, S. T.; KRANKINA, O.; OLSON, R. J.; APPS, M.; LINDER, S.; WANG, C. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. **Ecological Applications**. v. 11, p. 1395 – 1411, 2001. DOI: <https://doi.org/10.2307/3060928>

HAIDER, S.; IQBAL, J.; SHAUKAT, M.; NASEER, S.; MAHMOOD, T. The epigenetic chromatin-based regulation of somatic heat stress memory in plants. **Plant Gene**, v. 27, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100318>

HARTMANN, H.; ADAMSB, H. D.; HAMMONDB, W. M.; HOCHC, G.; LANDHÄUSSERD, S. M.; WILEYD, E.; ZAEHLEA, S. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. **Environmental and Experimental Botany**, v. 152, p. 7–18, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.011>

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 Phytology**. v. 211, p. 386–403, 2016.

HARTMANN, H. *et al.* Thirst beats hunger - declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 340–349, 2013.

HOMMEL, R.; SIEGWOLF, R.; ZAVADLAV, S.; AREND, M.; SCHAUB, M.; GALIANO, L.; HAENI, M.; KAYLER, Z. E.; GESSLER, A. Impact of interspecific competition and drought on the allocation of new assimilates in trees. **Plant Biology**, v. 17, n. 5, p. 785-796, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12461>

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, Issue 1, p. 357–372, September 2010. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.110.157008>

INGRAM, J.; BARTELS, D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 47, p. 377–403, 1996. DOI: 10.1146/annurev.arplant.47.1.377

IPCC, 2023: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 1-34. DOI: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001

JENSEN, K. B. *et al.* Seasonal trends in nonstructural carbohydrates in cool – and warm-season grasses. **Crop Science**, v. 24, n. 5, p. 2328-2340, 2014. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.07.0465>

KREPS, J. A.; WU, Y.; CHANG, H. S.; ZHU, T.; WANG, X.; HARPER, J.F. Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. **Plant Physiology**, v. 130, n. 4, p. 2129–2141, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.008532>

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 4, p. 1593-608, 2012. DOI: 10.1093/jxb/err460

LANDSBERG, J.J. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 33, p. 385–397, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1139/x02129>

LI, X.; CAI, J.; LIU, F.; DAI, T.; CAO, W.; JIANG, D. Cold priming drives the sub-cellular antioxidant systems to protect photosynthetic electron transport against subsequent low temperature stress in winter wheat. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 82, p. 34–43, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.05.005>

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N.; CASTRO, C. C.; ANTONIO, A. C. D.; MELO, A.L.; GONÇALVES-SOUZA, T. Phenology of high- and low-density wood deciduous species responds differently to water supply in tropical semiarid regions. **Journal of Arid Environments**, v. 193, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104594>

LITTON, C. M.; RAICH, J. W.; RYAN, M. G. Carbon allocation in forest ecosystems. **Global Change Biology**. v. 13, n. 10, p. 2089 – 2109, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x>

MARENGO, J. A.; BERNASCONI, M. Regional differences in aridity/drought conditions over Northeast Brazil: present state and future projections. **Climatic Change**, v. 129, p.103–115, 2014. DOI: 10.1007/s10584-014-1310-1

MAUCH-MANI, B.; BACCELLI, I.; LUNA, E.; AND FLORS V. Defense priming: na adaptive part of induced resistance. **Annuals Review of Plant Biology**, v.68, p. 485–512, 2017. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042916-041132

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 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. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 4, p. 495-516, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; ANDEREGG, W.R.L.; SÁPES, G.; SALA, A. Greater focus on water pools may improve our ability to understand and anticipated drought-induced mortality in plants. **The New Phytologist**, v. 223, p. 22–32, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15644>

MEDEIROS, W. P.; PAULA, A.; BARRETO-GARCIA, P. A. B.; LEMOS, O. L. Population structure, diametric distribution and use of *Commiphora leptophloeos* (Mart.) JB Gillett in arboreal Caatinga. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 69, n. 1, p. 62–69, fev. 2022. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0034-737x202269010009>

MELO, A.S., YULE, T.S., BARROS, V.A. et al. C₃-species *Calotropis procera* increase specific leaf area and decrease stomatal pore size, alleviating gas exchange under drought and salinity. **Acta Physiology Plant**, v. 43, n. 140, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03312-3>

MITCHELL, P. J. *et al.* Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, v. 197, n. 3, p. 862–872, 2013.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought. **New Phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719–739, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>

MCDOWELL, N. G.; BEERLING, D. J.; BRESHEARS, D. D.; FISHER, R. A.; RAFFA, K. F.; STITT, M. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, p. 523–532, 2011.

MUNDIM, F. M.; PRINGLE, E. G. Whole plant metabolic allocation under water stress. **Front Plant Science**, v. 9, p. 1–12, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00852>

MUSCOLO, A.; JUNKER, A.; KLUKAS, C.; WEIGELT-FISCHER, K.; RIEWE, D.; ALTMANN, T. Phenotypic and metabolic responses to drought and salinity of four contrasting lentil accessions. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 18, p. 5467–5480, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv208>

MYERS, J. A.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 2, p. 383–395, 2007.

NIINEMETS, U. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. **Forest Ecology and Management**, v. 260, n. 10, p. 1623–1639, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>

NILSEN, E. T. Partitioning growth between leaves and stems during nitrogen limitation in *Spartium junceum*. **American Journal of Botany**, v. 79, n. 11, p. 1217–1223, 1992. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb13723.x>

NOVÁK, V. Physiological drought – how to quantify it? **Bioclimatology and Natural Hazards**, 2009. DOI: [10.1007/978-1-4020-8876-6_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8876-6_7)

OSAKABE, Y.; SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, L. Transport and ABA control of plant macro element membrane transport systems in response to water deficit and high salinity Anhydrobiosis. **Plants Physiology**, v.54, n. 1, p. 35-49, 1999. DOI: 10.1111/nph.12613

PAREYN, F. G. C.; ARAÚJO, E. L.; DRUMMOND, M. A. Livro Nordeste – Commiphora leptophloeos. **Plantas para o Futuro – Região Nordeste**, Capítulo 5 – Madeiras, p. 746 – 751, 2018.

POYATOS, R.; AGUADÉ, D.; GALIANO, L.; MENCUCCINI, M.; MARTÍNEZ-VILALTA, J. Drought-induced defoliation and long periods of near-zero gas exchange play a key role in accentuating metabolic decline of Scots pine. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 388–401, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12278>

PIPER, F. Drought induces opposite changes in the concentration of non-structural carbohydrates of two evergreen Nothofagus species of differential drought resistance. **Annals of Forest Science**, v. 68, p. 415–424, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0030-1>

PIPER, F. Putting non-structural compounds on the map of plant life history strategies: a commentary on Schoonmaker. **Tree Physiology**, v. 41, n. 9, p. 1559-1562, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab088>

PIPER, F.; FAJARDO, A.; HOCH, G. Single-provenance mature conifers show higher non-structural carbohydrate storage and reduced growth in a drier location. **Tree Physiology**, v.37, n. 8, p. 1001-1010, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx061>

PIPER, Frida I.; MORENO-MEYNARD, Paulo; FAJARDO, Alex. Nonstructural carbohydrates predict survival in saplings of temperate trees under carbon stress. **Functional Ecology**, v. 36, n. 11, p. 2806-2818, 8 set. 2022. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14158>.

PFANZ, H.; ASCHAN, G.; LANGENFELD-HEYSER, R.; WITTMANN, C.; LOOSE, M. Ecology and ecophysiology of tree stems: cortical and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften*, v. 89, p. 147–162, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0309-z>

PFANZ, H. Bark photosynthesis. **Trees**, v. 22, p. 137–138, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0196-1>

PRADO, D. As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. pp. 3-73. **Editores Universitários**, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil, 2003.

QUENTIN, A. G. et al. Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. **Tree Physiology**, v. 35, p. 1146-1165, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv073>

RITO, K. F.; et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal Ecology**. v. 105, p. 828–838, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>

ROLLAND, F.; BAENA-GONZALEZ, E.; SHEEN, J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 675–709, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441>

RYAN, M. G.; BINKLEY, D.; FOWNES, J. H.; GIARDINA, C. P.; SENOCK, R. S. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 3, p. 393 – 414, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-4037>

SALA, A.; WOODRUFF, D.R.; MEINZER, F.C. Carbon dynamics in trees: feast or famine. **Tree Physiology**, v. 32, n. 6, p. 764–775, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr143>

SALA, A.; PIPER, F.; HOCH, G. Physiological mechanisms of drought induced tree mortality are far from being resolved. **The New Phytologist**, v. 186, p. 274–281, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x>

SANTOS, M., NICODEMOS, J.; SANTOS, M.G. Dynamics of nonstructural carbohydrates in a deciduous woody species from tropical dry forests under recurrent water deficit. **Physiologia Plantarum**, v. 174, n. 1, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.13632>

SANTOS, M.; BARROS, V.; LIMA, L. et al. Whole plant water status and non-structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody species. **Trees**, v. 35, p. 1257–1266, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02113-y>

SANTOS, M. G.; OLIVEIRA, M. T.; FIGUEIREDO, K. V.; FALCÃO, H.; ARRUDA, E. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theor Exp Plant Physiology**, v. 26, p. 83–99, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0008-0>

SEVANTO, S.; MCDOWELL, N. G.; DICKMAN, L. T.; PANGLE, R.; POCKMAN, W. T. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 1, p. 153–161, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12141>

SIGNORI-MÜLLER, C.; OLIVEIRA, R.S.; BARROS, F.V.; TAVARES, J.V.; GILPIN, M.; DINIZ, F.C. ET AL. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. **Nature Communications**, v. 12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-8>

SILVA, R. C. Souza *et al.* Aspectos fitossociológicos e de crescimento de *Commiphora leptophloeos* no semiárido brasileiro. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Recife, v. 37, n. 89, p. 11, 31 mar. 2017. Embrapa Florestas. DOI: <http://dx.doi.org/10.4336/2017.pfb.37.89.1224>

SOUDEN, S.; ENNAJEH, M.; OULEDALI, S.; MASSAUDI, N.; COCHARD, H.; KHEMIRA, H. Water relations, photosynthesis, xylem embolism and accumulation of carbohydrates and cyclitols in two Eucalyptus species (*E. camaldulensis* and *E. torquata*) subjected to dehydration–rehydration cycle. **Trees**, v. 34, p. 1439–1452, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02016-4>

SCHÖNBECK, L.; GESSLER, A.; HOCH, G.; MCDOWELL, N. G.; RIGLING, A.; SCHAUB, M.; LI, M.H. Homeostatic levels of nonstructural carbohydrates after 13yr of drought and irrigation in *Pinus sylvestris*. **New Phytologist**, v. 219, n. 4, p. 1314–1324, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15224>

SCHMIDT, J.; BATIC, F.; PFANZ, H. Photosynthetic performance of leaves and twigs of evergreen holly (*Ilex aquifolium* L.). **Phyton**, v. 40, p. 179–190, 2000.

SCHWACHTJE, J., WHITCOMB, S.J., FIRMINO, A.A.P., ZUTHER, E., HIINCHA, D.K. & KOPHA, J. Induced, imprinted, and primed responses to changing environments: does metabolism store and process information? **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 106, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00106>

STEPPE, K.; STERCK, F.; DESLAURIERS, A. Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology. **Trends in Plant Science**, v. 20, n.6, p. 335–343, 2015.

TANG, Y.; ZHANG, J.; WANG, L.; WANG, H.; LONG, H.; YANG, L.; LI, G.; GUO, J.; WANG, Y.; LI, Y.; YANG, Q.; SHI, W.; SHAO, R. Water deficit aggravated the inhibition of photosynthetic performance of maize under mercury stress but is alleviated by brassinosteroids. **Journal of Hazardous Materials**, v. 443, p. 130–365, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.130365>

TARDIF, G.; KANE, N. A.; ADAM, H.; LABRIE, L.; MAJOR, G.; GULICK, P.; SARHAN, F.; Laliberte, J.F. Interaction network of proteins associated with abiotic stress response and development in wheat. **Plant Molecular Biology**, v. 63, p. 703– 718, 2007. DOI: 10.1007/s11103-006-9119-6

TON, J.; D’ALESSANDRO, M.; JOURDIE, V.; JAKAB, G.; KARLEN, D.; HELD, M.; MAUCH-MANI, B.; TURLINGS, T. C. J. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. **Plant Journal**, v. 49, n. 1, p. 16–26, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02935.x>

VINCENTE-SERRANO, S.M.; VAN-DER-SCHRIER, G.; BEGUERIA, S.; AZORINMOLINA, C.; LOPEZ-MORENO, J. I. Contribution of precipitation and reference evapotranspiration to drought indices under different climates. **Journal of Hydrology**, v.526, p. 42–54, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.11.025>

VOLKMANN, T. H. M.; HABERER, K.; GESSLER, A.; WEILER, M. High-resolution isotope measurements resolve rapid ecohydrological dynamics at the soil – plant interface. **New Phytologist**, v. 210, n. 3, p. 839–849, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13868>

WALLING, L. L. The myriad plant responses to herbivores, **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 19, p. 195–216, 2000. DOI: 10.1007/s003440000026