

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

RAFAELA FERREIRA LOPES

**DINÂMICA DIÁRIA DE AÇÚCARES EM ESPÉCIE LENHOSA SEMPRE VERDE
SOB CONDIÇÕES DA CAATINGA**

RECIFE

2022

RAFAELA FERREIRA LOPES

**DINÂMICA DIÁRIA DE AÇÚCARES EM ESPÉCIE LENHOSA SEMPRE VERDE
SOB CONDIÇÕES DA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Linha de pesquisa: Ecofisiologia e Anatomia

Orientador: Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos

RECIFE

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Lopes, Rafaela Ferreira

Dinâmica diária de açúcares em espécie lenhosa sempre verde sob condições da caatinga / Rafaela Ferreira Lopes. - 2022.

68 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2022.

Inclui referências e anexos.

1. Florestas tropicais. 2. Plantas da caatinga. 3. Plantas – Efeito das secas. I. Santos, Mauro Guida dos (orientador) II. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-062-2022

RAFAELA FERREIRA LOPES

**DINÂMICA DIÁRIA DE AÇÚCARES EM ESPÉCIE LENHOSA SEMPRE VERDE
SOB CONDIÇÕES DA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Aprovada em: 22 /02/2022

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos (Orientador) – UFPE

Dra. Gabriella Frosi Albuquerque F. Faria (1º titular) – UdeS

Dr. Hiram Marinho Falcão (2º titular) – UPE

RECIFE

2022

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por toda força, saúde e graça e por me mostrar que posso sempre ir além, mesmo em momentos de dificuldade.

A minha mãe, Ilsa Lopes, por todo apoio, cuidado e orações, por ser um exemplo de força e por não me deixar desistir.

A minha irmã Renata Lopes, ao meu irmão Samuel Vinicius e ao meu cunhado Wagner Pereira por todo amor, cuidado e pelas palavras de incentivo. Vocês são a melhor família que eu poderia ter.

Ao meu namorado, Lauro Roberto, pelo apoio, cuidado e amor, por sempre acreditar em mim e por ser meu porto seguro nos dias maus.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos, pela confiança, por todo apoio e ensinamentos e pela paciência durante esses anos.

Aos colegas do Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV-UFPE) Adglecianne, Mariana, Vanessa, Henarmmany, Ellen, Daianne, Djalma, Renato, Eugênio, Jake, Wanessa, Joana, Charles e Sara por toda ajuda, amizade e incentivo. A Mariana por toda paciência e ensinamentos. A Vanessa pelo apoio, sugestões para melhoria do meu trabalho e por me inspirar a ser melhor todos os dias mesmo depois da sua partida.

A Adglecianne (Gleyceeeeeee), que foi essencial na realização deste trabalho desde o início, por toda ajuda, paciência, conselhos, por cada momento em campo, pelas risadas e por sempre acreditar na minha capacidade. Tive muita sorte em compartilhar minhas coletas em campo com você. Obrigada por tudo. Você é maravilhosa!

A Laís Lima pela amizade, conselhos e por toda ajuda na parte estatística mesmo a quilômetros de distância. A Silvia Caroline por toda ajuda e sugestões. Ao Diego Ramos (Casé) pela amizade e incentivo.

Aos meus colegas de turma do mestrado Letícia, Josefa e Yeison pela amizade e por toda ajuda durante as disciplinas.

Aos que fazem parte do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV-UFPE).

Ao Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD – Catimbau) por toda infraestrutura para realização das coletas em campo e pelas pessoas maravilhosas que pude conhecer durante o período de estadia na casa.

Aos colegas que fiz durante as coletas no Catimbau David, Lígia, Sandro, Ricardo, Alice e Fran pelas boas conversas, risadas e noites de uno. Vocês tornaram o trabalho de campo mais leve. Ao David pela amizade, caronas, paciência e por toda ajuda até na parte da estatística.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

*“Até aqui nos ajudou o Senhor”
- I Samuel 7.12*

RESUMO

A seca é o principal fator limitante do desenvolvimento vegetal. Para lidar com as condições de seca, as plantas apresentam diversos mecanismos de tolerância, como o acúmulo de carboidratos não estruturais (CNE). Os CNE atuam na osmoproteção, reparo de embolias e na sinalização do estresse sob condições de seca. Assim, o objetivo do estudo foi investigar a dinâmica diária de CNE e o status hídrico da planta lenhosa sempre verde *Cynophalla flexuosa* sob condições da Caatinga. Os dados foram coletados na estação chuvosa (CH (abril)), seca (SE (outubro)) e no período de transição entre as estações (novembro – seca-chuvosa (SC) e agosto – chuvosa-seca (CS)). Foram avaliados o potencial hídrico (Ψ_x) e o conteúdo de CNE do material vegetal (parte aérea e radicular) de *C. flexuosa* em diferentes momentos do dia nas estações de coleta. Também foi avaliado o conteúdo de nitrogênio, fósforo e potássio do material vegetal e do solo da área de coleta. O Ψ_x apresentou diferenças entre as estações nos horários das 04:30 h e 08:30 h, com a estação CH exibindo valores até 65% mais elevados que as demais estações de coleta. Em todas as estações de coleta, as plantas apresentaram o menor Ψ_x por volta das 10:30 h, com os valores chegando a -1 MPa. Ao final da tarde, as plantas apresentaram Ψ_x semelhantes ao da manhã. Neste estudo, os CNE foram compostos principalmente por açúcares solúveis totais (AST). A maior concentração de AST nas folhas foi observada no horário das 13:00 h na estação SE, com diferença de 105%, 83% e 93% comparado com SC, estação CH e CS, respectivamente. No caule, foram observadas diferenças entre as estações nos horários das 12:00 h e 16:00 h, com estação CH apresentando os maiores valores. Já para a raiz, *C. flexuosa* exibiu aumentos de 168%, 77% e 70% nos AST no horário das 16:00 h na estação SE em relação SC, CH e CS, respectivamente. O conteúdo de amido apresentou diferenças entre as estações de estudo ao longo do dia, entretanto a concentração de amido no final do dia era semelhante entre as estações tanto na parte aérea como radicular. O conteúdo de nitrogênio no caule exibiu aumento de 54% na estação SE em relação a estação CH. Para fósforo foram observadas diferenças entre as estações apenas para a folha, com o período de transição SC apresentando aumento de 36% em relação a estação SE. Apesar da redução na disponibilidade hídrica durante a estação SE, *C. flexuosa* conseguiu manter a produção de açúcares e o transporte desses açúcares para as raízes.

Palavras-chave: Seca; Carboidratos não estruturais; Espécie perene; Status hídrico; Floresta seca.

ABSTRACT

Drought is the main limiting factor for plant development. To deal with drought conditions, plants have several tolerance mechanisms, such as the accumulation of non-structural carbohydrates (CNE). CNE act in osmoprotection, repair of embolisms and in stress signaling under drought conditions. Thus, the aim of the study was to investigate the daily dynamics of CNE and the water status of the woody evergreen plant *Cynophalla flexuosa* under Caatinga conditions. Data were collected in the rainy season (CH (April)), dry season (SE (October)) and in the transition period between seasons (November – dry-rainy (SC) and August – wet-dry (CS)). The water potential (Ψ_x) and the NSC content of the plant material (shoots and roots) of *C. flexuosa* were evaluated at different times of the day at the collection stations. The nitrogen, phosphorus and potassium content of plant material and soil in the collection area was also evaluated. The Ψ_x showed differences between the stations at 04:30 am and 08:30 am, with the CH station showing values up to 65% higher than the other collection stations. In all sampling stations, plants showed the lowest Ψ_x around 10:30 am, with values reaching -1 MPa. At the end of the afternoon, the plants presented Ψ_x similar to that of the morning. In this study, CNE were mainly composed of total soluble sugars (AST). The highest concentration of AST in leaves was observed at 1:00 pm in the SE station, with a difference of 105%, 83% and 93% compared to SC, CH and CS stations, respectively. In the stem, differences were observed between the seasons at the times of 12 pm and 16:00 pm, with CH station presenting the highest values. As for the root, *C. flexuosa* exhibited increases of 168%, 77% and 70% in AST at 16:00 pm in the SE station in relation to SC, CH and CS, respectively. The starch content showed differences between the study seasons throughout the day, however the starch concentration at the end of the day was similar between the seasons in both shoots and roots. The nitrogen content in the stem exhibited an increase of 54% in the SE station in relation to the CH station. For phosphorus, differences were observed between the seasons only for the leaf, with the SC transition period showing an increase of 36% in relation to the SE station. Despite the reduction in water availability during the SE season, *C. flexuosa* managed to maintain the production of sugars and the transport of these sugars to the roots.

Keywords: Drought; Non-structural carbohydrates; Perennial species; Water status; Drought forest.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	12
2.1	FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS	12
2.1.1	<i>Caatinga</i>	13
2.2	DÉFICIT HÍDRICO	14
2.3	TOLERÂNCIA À SECA	16
2.4	CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS (CNE)	16
2.4.1	<i>CNE e o status hídrico</i>	18
2.5	NUTRIENTES	19
2.6	CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE	19
3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	21
3.1	LOCAL DE ESTUDO E MATERIAL VEGETAL	21
3.2	CONDIÇÕES AMBIENTAIS	21
3.3	STATUS HÍDRICO	21
3.4	CONTEÚDO DE AÇÚCARES	21
3.5	CONTEÚDO DE NUTRIENTES	22
3.6	ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	22
4	RESULTADOS.....	23
4.1	ARTIGO - STATUS HÍDRICO E A DINÂMICA DIÁRIA DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM ESPÉCIE LENHOSA PERENE DA CAATINGA	23
5	CONCLUSÃO	59
	REFERÊNCIAS.....	60
	ANEXO A.....	68

1 INTRODUÇÃO

A seca é uma das principais ameaças à sobrevivência e ao desenvolvimento vegetal, e é atualmente considerada a principal causa do aumento de mortalidade de plantas em todo mundo (ADAMS et al., 2017; TOMBESI et al., 2018; TOMASELLA et al., 2019). As mudanças climáticas estão fazendo com que os episódios de seca se tornem mais frequentes e intensos (IPCC, 2021; MATOS et al., 2021), afetando principalmente regiões de clima árido e semiárido, devido às suas condições edafoclimáticas, tais como: altas temperaturas, precipitação irregular, solos rasos e altas taxas de evapotranspiração (CHAVES et al., 2016; ANDRADE et al., 2017; CAMPOS et al., 2019). Essa restrição na disponibilidade hídrica afeta negativamente o crescimento e aspectos fisiológicos e bioquímicos da planta (MUNDIM E PRINGLE, 2018).

As trocas gasosas e as relações hídricas são os primeiros parâmetros afetados pela seca (SOUDEN et al., 2020). As plantas normalmente respondem a restrição na disponibilidade hídrica fechando seus estômatos, causando a redução das trocas gasosas (FROSI et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2014; FAJARDO E PIPER, 2021). Além disso, a limitação na disponibilidade de água pode favorecer o processo de cavitação, devido ao aumento na tensão do xilema, interrompendo assim o transporte hídrico do xilema, levando a dessecação dos tecidos vegetais (SEVANTO et al., 2014; ADAMS et al., 2017; TOMASELLA et al., 2017). Essas alterações geradas pela seca, podem resultar na redução da taxa fotossintética e no crescimento, redução da absorção de nutrientes, redução da produtividade vegetal e levar a planta à morte (HE E DIJKSTRA, 2014; SECCHI et al., 2017).

Para sobreviver e se recuperar da seca, as plantas desenvolveram mecanismos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos e hidráulicos (HE E DIJKSTRA, 2014; GESSLER et al., 2020; SOUDEN et al., 2020). Entre esses mecanismos está a redução da área foliar e dos ramos, para reduzir a transpiração, aumento na profundidade do enraizamento, fazendo com que as plantas consigam absorver água de regiões mais profundas do solo e o acúmulo de carboidratos não estruturais (CNE) que podem desempenhar papéis importantes na adaptação das plantas à seca (NARDINI et al., 2016; SECCHI et al., 2017; FAJARDO E PIPER, 2020; SANTOS et al., 2021).

Os CNE são produtos da fotossíntese, compostos principalmente por açúcares solúveis e amido (HARTMANN E TRUMBORE, 2016; FURZE et al., 2021). As plantas conseguem realizar o armazenamento desses compostos para ser utilizados em condições desfavoráveis, como a seca, conferindo assim tolerância e resiliência a diversos fatores (HARTMANN et al., 2018; FAJARDO E PIPER, 2020). Sob condições de seca, os açúcares solúveis atuam na

manutenção do turgor, proteção de membranas, resistência a embolia e reabastecimento de vasos embolizados e sinalização do estresse (GERSONY et al., 2020; SOUDEN et al., 2020; TOMASELLA et al., 2020; ROSELL et al., 2021). Já o amido, considerado o principal carboidrato de armazenamento, em condições de seca é remobilizado para fornecer energia e carbono (THALMANN E SANTELIA, 2017; DONG E BECKLES, 2019). Assim, o estudo dos CNE em plantas é considerado crucial para compreensão da sobrevivência das plantas sob condições de estresse (LIU et al., 2018).

A espécie *Cynophalla flexuosa* (L) J. Presl é uma das poucas lenhosas que permanece verde durante todo ano na região da Caatinga, área de floresta tropical sazonalmente seca, sendo considerada uma ótima espécie modelo para entender a tolerância de plantas lenhosas à seca. Assim, este estudo teve como objetivo investigar a dinâmica diária de CNE e o status hídrico de *C. flexuosa* sob condições de campo, no Parque Nacional do Catimbau localizado na região semiárida do nordeste brasileiro, durante a estação seca, chuvosa e durante o período de transição entre as estações.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) são florestas que apresentam vários meses de seca severa e estão localizadas nos trópicos (MOONEY et al., 1995). Estas florestas exibem distribuição ampla e fragmentada, compreendendo originalmente 42% das florestas tropicais do mundo (BANDA et al., 2016; FIGUEIREDO-LIMA et al., 2018), ocorrendo ao longo das Américas, Oceania, África e Ásia (FIGUEIREDO-LIMA et al., 2018). As maiores áreas de FTSS estão localizadas na América do Sul, África Subsaariana e no nordeste da Índia (BLACKIE et al., 2014), sendo conhecidas como "florestas de monções" na Ásia, "Caatinga" no Brasil, "bosque tropical caducifólio" no México e "cuabal" em Cuba (PENNINGTON et al., 2009), e as áreas menores e mais isoladas de FTSS ocorrem na Bolívia, Colômbia, Equador e Peru (PENNINGTON et al., 2000).

Essas regiões são caracterizadas por apresentarem temperatura média anual acima de 17°C, precipitação média anual variando de 500 a 1800 mm e uma estação seca de 5 a 6 meses (PENNINGTON et al., 2009). A estação seca é definida como o período que apresenta precipitação ≤ 100 mm (ALLEN et al., 2017; CAMPOS et al., 2019). O solo das FTSS é considerado fértil, devido à baixa lixiviação dos nutrientes, e apresentam um pH de moderado a alto (MURPHY E LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2000; BANDA et al., 2016).

A vegetação das FTSS é dominada por espécies com dossel contínuo, com menor porte e com menor complexidade floral do que as espécies de florestas úmidas e apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas as secas sazonais (MURPHY E LUGO, 1986; MOONEY et al., 1995; PENNINGTON et al., 2009; PORTILLO-QUINTERO et al., 2014). Durante a estação seca, a maioria das espécies apresenta o mecanismo de caducidade, reduzindo assim a perda de água para o ambiente (MOONEY et al., 1995; BANDA et al., 2016). É também característico dessas áreas a presença de espécies suculentas e espinhosas e sementes que são dispersas pelo vento (MOONEY et al., 1995; PENNINGTON et al., 2000). As gramíneas são o grupo menos representativo nessas regiões (MOONEY et al., 1995). O sub-bosque é composto predominantemente por espécies da família Cactaceae (GENTRY, 1995). As espécies lenhosas são dominadas por Fabaceae e Bignoniaceae, mas as famílias Anacardiaceae, Capparaceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae e Rubiaceae são bem representadas (GENTRY, 1995). As poucas espécies sempre verdes que ocorrem nessa região estão principalmente inseridas na família Capparaceae (GENTRY, 1995).

As FTSS abrigam em torno de 38% da população mundial (SANTOS et al., 2014), que por milhares de anos vem explorando os recursos naturais deste ecossistema para diversos fins, tais como: fonte de alimento, plantas medicinais e produção de carvão (MURPHY E LUGO, 1986; PORTILLO-QUINTERO et al., 2014). Na região Neotropical, área que apresenta 60% dos remanescentes dessa vegetação (MILES et al., 2006), este bioma é considerado um dos mais ameaçados e apresenta menos de 10% da sua extensão original em diversos países (BANDA et al., 2016; MORO et al., 2016). As mudanças climáticas e as ações humanas, como agricultura e pecuária, são consideradas as principais ameaças à biodiversidade deste bioma (SILVA et al., 2020).

2.1.1 *Caatinga*

O domínio fitogeográfico da Caatinga é o maior bloco de FTSS da região neotropical, abrange 11% do território brasileiro, compreendendo em torno de 800.000 Km² (MORO et al., 2016; QUEIROZ et al., 2017; SILVA E SOUZA, 2018). Localizado nos estados do Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Alagoas, Sergipe, Bahia, Maranhão e a parte norte de Minas Gerais, sendo limitada pelos domínios fitogeográficos da Mata Atlântica e Cerrado (LEAL et al., 2005; MORO et al., 2016). A palavra Caatinga é de origem Tupi que significa “floresta branca”, fazendo referência ao aspecto da vegetação durante a estação seca, quando ocorre a queda das folhas e apenas os troncos das árvores e arbustos ficam expostos (LEAL et al., 2005; MORO et al., 2016).

O clima da região da Caatinga é caracterizado como semiárido (SANTOS et al., 2014; MORO et al., 2016). A precipitação média anual varia de 300 a 1000 mm, sendo concentrada no espaço e tempo (3 a 4 meses) e ocorrendo de forma irregular, e a temperatura média anual é em torno de 25°C (CAMPOS et al., 2019). A estação seca dura de 8 a 9 meses (PAGOTTO et al., 2015). Essa região é exposta a forte radiação solar, baixa umidade relativa do ar e altas taxas de evapotranspiração (PAGOTTO et al., 2015; MORO et al., 2016; ANDRADE et al., 2017). O solo da Caatinga é de origem cristalina ou sedimentar (MORO et al., 2016). O solo de origem cristalina é considerado raso, rochoso e rico em nutrientes. Já o solo sedimentar é mais profundo e com baixo teor de nutrientes (MORO et al., 2016). Devido às características edafoclimáticas, essa é a região do país mais suscetível à alta taxa de déficit hídrico (ANDRADE et al., 2017).

Apesar das suas condições climáticas, a Caatinga é a região semiárida mais biologicamente diversa do mundo (SANTOS et al., 2014; QUEIROZ et al., 2017). Apresentando uma alta riqueza de espécies, abrigando em torno de 3150 espécies de plantas com flores, inseridas em 930 gêneros e 152 famílias (QUEIROZ et al., 2017). Cerca de 23%

das espécies são endêmicas desta região (QUEIROZ et al., 2017). A vegetação é xerófila, sendo dominada por árvores de troncos retorcidos, decíduas, espinhosas e de folhas pequenas, também apresenta grande número de espécies suculentas (CHAVES et al., 2008; MORO et al., 2016; QUEIROZ et al., 2017). As folhas e as flores da maioria das espécies são produzidas durante o período chuvoso (LEAL et al., 2005).

A ocupação da Caatinga começou na época do Brasil colônia (CHAVES et al., 2008; MMA, 2012), e atualmente a região abriga mais de 27 milhões de pessoas e é considerada a região semiárida mais populosa do mundo (SANTOS et al., 2014; ANDRADE et al., 2020). Devido ao grande número de pessoas que vivem nesta área e sua dependência dos recursos naturais, mais de 80% da área original desse ecossistema já foram alterados (MMA, 2012), com a vegetação remanescente da Caatinga subdividida em 47.100 fragmentos (ANTONGIOVANNI et al., 2020). As principais causas de degradação são agricultura de corte e queima, a remoção da vegetação para criação de caprinos e bovinos, caça e a extração de lenha (LEAL et al., 2005; CHAVES et al., 2008; ANTONGIOVANNI et al., 2020). Apesar da sua importância, a Caatinga é o ecossistema menos conhecido e menos protegido do país, sendo apenas 1,5% da sua área protegida por unidades de conservação de proteção integral (LEAL et al., 2005; MMA, 2012).

Estudos ecofisiológicos têm sido realizados com espécies encontradas na região da Caatinga a fim de verificar como elas lidam com os períodos de seca. Alguns estudos investigando essas espécies foram realizados sob condições de seca simulada em casa de vegetação, como o de Barros et al. (2020) que investigou as espécies nativas *Mimosa caesalpiniiifolia* e a *Myracrodruon urundeuva* e as invasoras *Prosopis juliflora* e a *Leucaena leucocephala*, e o de Santos et al. (2021) que trabalhou com a espécie nativa *Cenostigma pyramidale*. Também foram realizados estudos em condição de campo, como o de Falcão et al. (2017) que investigou a espécie *Cenostigma pyramidale*, *Hyptis suaveolens* e *Sida galheirensis* e o estudo de Pereira et al. (2019) com a espécie *Cynophalla flexuosa*.

2.2 DÉFICIT HÍDRICO

Durante seu ciclo de vida as plantas estão suscetíveis a diversos fatores ambientais que afetam negativamente o seu crescimento e desenvolvimento (NIU et al., 2014; NABI et al., 2019; CHUSTE et al., 2020; HARTMANN et al., 2020), como: seca, extremos de temperatura, salinidade e escassez de nutrientes (ASHRAF E FOOLAD, 2007; CHOAT et al., 2012; CHITARRA et al., 2016; FENG et al., 2016; NABI et al., 2019). Entre esses fatores, a seca é considerada o principal fator limitante para o desenvolvimento vegetal (YILDIRIM E KAYA,

2017), principalmente em regiões de clima árido e semiárido, onde as plantas são frequentemente expostas a longos períodos de seca, altas temperaturas, baixa umidade do ar e altas taxas de evapotranspiração (MARENGO E BERNASCONI, 2015; CHAVES et al., 2016; MORO et al., 2016; RIVAS et al., 2017). A previsão do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC, 2021) é de aumento da aridez (falta de água) em respostas às mudanças climáticas, isso devido ao aumento da temperatura e na duração do período de seca, sendo a aridez a causa da redução da produtividade biológica, degradação do solo e alterações no ecossistema dessas regiões (MARENGO E BERNASCONI, 2015).

A água desempenha diversos papéis importantes na vida da planta, e a capacidade da planta para absorver a água pelas raízes depende da disponibilidade deste recurso no ambiente externo (FENG et al., 2016). Em condições onde a quantidade de água no solo é limitada, as plantas são submetidas ao déficit hídrico (MARENGO E BERNASCONI, 2015; FENG et al., 2016). O déficit hídrico ocorre quando a taxa de transpiração é maior que a absorção de água (BRAY, 1997), afetando negativamente diversos aspectos fisiológicos e bioquímicos da planta (ASHRAF et al., 2011; NABI et al., 2019), e sendo o responsável pelo aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), perda de turgor, formação de vasos embolizados, desnaturação de proteínas, redução da fotossíntese, do crescimento e da absorção de nutrientes (BRAY, 1997; ASHRAF et al., 2011; NIU et al., 2014; HE E DIJKSTRA, 2014; ALLEN et al., 2017; NABI et al., 2019).

A seca é a principal causa da mortalidade de plantas lenhosas em todo mundo (ALLEN et al., 2010; ADAMS et al., 2017). Os três mecanismos fortemente relacionados com a mortalidade em condição de seca são: fome de carbono, falha hidráulica e ataque de patógenos (MCDOWELL et al., 2008; MCDOWELL, 2011; HARTMANN et al., 2013; ADAMS et al., 2017). A fome de carbono ocorre quando o fornecimento de carbono via fotossíntese é menor que o uso do carbono para manter o metabolismo (MCDOWELL, 2011; HARTMANN et al., 2013), devido ao fechamento estomático reduzindo assim a perda de água (MCDOWELL et al., 2008). A falha hidráulica é definida como uma interrupção irreversível no fluxo de água pelo xilema, gerada pelo processo de cavitação (MCDOWELL et al., 2008; SALA et al., 2010; MCDOWELL, 2011; HARTMANN et al., 2013). Já o ataque de patógenos pode ser amplificado durante o estresse hídrico, isto porque o período de seca favorece o aumento na taxa de crescimento da população de insetos e a redução dos mecanismos de defesa da planta (MCDOWELL et al., 2008; MCDOWELL, 2011; HUANG et al., 2020).

2.3 TOLERÂNCIA À SECA

Para suportar as condições de seca, as plantas possuem mecanismos intrínsecos resultantes de alterações morfológicas, fisiológicas, anatômicas e moleculares, que as permitem adotar diferentes estratégias para lidar com a deficiência hídrica (SANTANA-VIEIRA et al., 2016; NABI et al., 2019; CHUSTE et al., 2020). As principais estratégias adotadas pelas plantas estão categorizadas em: “fuga” da seca, prevenção da desidratação e tolerância à desidratação (KOOYERS et al., 2015; SANTANA-VIEIRA et al., 2016).

Na estratégia de “fuga” da seca, as plantas apresentam rápido crescimento e reprodução para que o seu ciclo de vida seja completo durante o período onde há fornecimento de água (LAWOR, 2012; KOOYERS et al., 2015). Como mecanismos para reduzir a perda de água, as plantas que apresentam esta estratégia tendem a perder suas folhas e ficam dormentes durante o período seco (YILDIRIM E KAYA, 2017; MATOS et al., 2021).

Na prevenção à desidratação, as plantas conseguem manter seu crescimento mesmo durante o período de seca, realizando adaptações que previnem a perda de água e melhoram a eficiência no uso da água (EUA), permitindo a manutenção do status hídrico (LAWOR, 2012; KOOYERS et al., 2015; SANTANA-VIEIRA et al., 2016; MATOS et al., 2021). Entre essas adaptações está o investimento no aumento do sistema radicular para melhorar o abastecimento de água, redução no crescimento e na área foliar e a presença de estômatos afundados na epiderme (YILDIRIM E KAYA, 2017; NABI et al., 2019).

Os mecanismos que visam evitar danos às estruturas celulares gerados pelo déficit hídrico estão inseridos na estratégia de tolerância à dessecação, como o acúmulo de solutos (açúcares e aminoácidos) que atuam no ajuste osmótico e no sistema antioxidante, aumento na espessura da cutícula e nos níveis de compostos hidrofóbicos presentes na cutícula, (CLAEYS E INZÉ, 2013; SANTANA-VIEIRA et al., 2016; YILDIRIM E KAIA, 2017; NABI et al., 2019; PEREIRA et al., 2019).

2.4 CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS (CNE)

Os carboidratos são produtos primários do processo fotossintético, e exercem papéis fundamentais no desenvolvimento e funcionamento das plantas (HARTMANN et al., 2018; LANDHÄUSSER et al., 2018). São divididos em dois grupos: carboidratos estruturais (CE) e os carboidratos não estruturais (CNE) (HARTMANN E TRUMBORE, 2016). Os CE são moléculas de cadeia longa utilizadas para construir componentes e estruturas de biomassa, como paredes celulares, e são representados por celulose, hemicelulose e a pectina

(HARTMANN E TRUMBORE, 2016). Esses compostos desempenham apenas a função estrutural e não estão disponíveis para a planta utilizar em outras funções (HARTMANN E TRUMBORE, 2016). Já os CNE, são representados principalmente por açúcares solúveis e amido, que possuem funções distintas (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016; DU et al., 2020; PIPER E PAULA, 2020).

Os açúcares solúveis (sacarose, frutose e glicose) apresentam baixo peso molecular e são consideradas moléculas altamente móveis utilizadas no crescimento, transporte, respiração e biossíntese de compostos de defesa (SALA et al., 2011; QUENTIN et al., 2015; HARTMANN et al., 2018; ROSELL et al., 2020). O amido é uma molécula de armazenamento de C, atuando como um estoque de açúcares (DONG E BECKLES, 2019). As plantas normalmente armazenam amido durante dia e no período noturno esse amido é degradado para apoiar o crescimento e o metabolismo quando não está ocorrendo a fotossíntese (SALA et al., 2012; DIETZE et al., 2014; PALACIO et al., 2018). Sob condições estressantes, os açúcares atuam na osmoproteção, manutenção do turgor e da integridade celular, reparo de embolias e na sinalização e o amido pode ser remobilizado para o fornecimento de energia e carbono para manter o metabolismo no caso de fotossíntese reduzida (THALMANN E SANTELIA, 2017; DONG E BECKLES, 2019; PIPER E PAULA, 2020; FARJADO E PIPER, 2021; ROSELL et al., 2021).

O armazenamento de CNE é de grande importância para a sobrevivência de plantas lenhosas (HARTMANN et al., 2018). Esse armazenamento de CNE ocorre para proteger as plantas da assincronia entre a oferta e demanda que pode ocorrer em escalas de dias ou sazonais (SALA et al., 2012; HARTMANN E TRUMBORE, 2016), podendo ser mobilizado para apoiar o crescimento e outras funções da planta no futuro (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). As raízes atuam como um importante local de armazenamento de CNE (YANG et al., 2016; HARTMANN et al., 2018). Em plantas perenes, folhas maduras também podem atuar como local de reserva de C (HARTMANN et al., 2018). Estudos trazem que o armazenamento pode ocorrer de três formas: passivo, quase ativo e ativo (SALA et al., 2012; DIETZE et al., 2014). No passivo, ocorre o desequilíbrio entre a oferta e demanda, onde a oferta de C via fotossíntese excede a demanda de C para respiração (SALA et al., 2012; DIETZE et al., 2014). O ativo envolve regulação genética, os recursos são armazenados sacrificando outros processos. Já no quase ativo, o armazenamento ocorre às custas do crescimento (SALA et al., 2012; DIETZE et al., 2014).

2.4.1 CNE e o status hídrico

A água é transportada das raízes para parte aérea das plantas através da pressão negativa exercida nos vasos do xilema, fator conhecido como teoria da tensão-coesão (NARDINI et al., 2011; SECCHI et al., 2017). As propriedades de coesão das moléculas de água e as propriedades dos vasos do xilema, permitem suportar grandes tensões de água, evitando assim a ruptura do contínuo de água ao longo do xilema (RODRIGUEZ-ZACCARO E GROOVER, 2019; TOMASELLA et al., 2020). O transporte hídrico eficiente do xilema permite o crescimento, a manutenção do turgor e a sobrevivência das plantas (CHOAT et al., 2018; SOUDEN et al., 2020). Normalmente as plantas experimentam reduções no potencial hídrico ao longo do dia, mas alguns fatores, como seca e salinidade, podem induzir o declínio do potencial hídrico, afetando negativamente parâmetros fisiológicos e bioquímicos da planta (HARTMANN et al., 2013; GERSONY et al., 2020).

A seca pode comprometer o transporte hídrico de longa distância nas plantas quando ocorre o aumento na tensão do xilema devido à restrição hídrica no solo e as altas taxas de transpiração que favorece a formação e a disseminação da embolia, resultando na perda de condutividade hidráulica do xilema (SEVANTO et al., 2014; TOMASELLA et al., 2017; 2019). A presença de embolias por longos períodos ameaça a sobrevivência das plantas, pois plantas lenhosas geralmente são levadas a mortalidade quando ultrapassa 80 a 90% da perda de condutividade hidráulica (SECCHI et al., 2017; TOMASELLA et al., 2019). Além disso, a redução no potencial hídrico pode impedir a redistribuição dos compostos de carbono armazenado, esgotar as reservas locais de carbono e aumentar os danos gerados pela luz e calor (CHOAT et al., 2012; HARTMANN et al., 2013; SEVANTO et al., 2014).

Em resposta à escassez hídrica, várias espécies de plantas podem realizar modificações ontogenéticas em suas características da madeira, reduzindo a vulnerabilidade do seu sistema hidráulico (TOMASELLA et al., 2020). Como forma de manter valores mais elevados do potencial hídrico durante o período de seca, algumas plantas apresentam enraizamento mais profundo e a deciduidade (CHOAT et al., 2018). Os CNE também podem melhorar a capacidade da planta de manter o xilema funcionando e contribuir para recuperação dos vasos embolizados, recuperando assim a condutividade hidráulica do xilema (O'BRIEN et al., 2014; NARDINI et al., 2016; SOUDEN et al., 2020). Os açúcares juntamente com outros compostos (álcoois, aminoácidos e íons inorgânicos) atuam na osmorregulação em células vivas, tais como parênquima da madeira e o floema secundário, mantendo o turgor das células (SEVANTO et al., 2014; SOUDEN et al., 2020; TOMASELLA et al., 2020).

2.5 NUTRIENTES

Os nutrientes desempenham inúmeros papéis indispensáveis para o desenvolvimento e sobrevivência das plantas, pois estão envolvidos em diversas atividades metabólicas (LIANG et al., 2018). A absorção desses compostos pode ocorrer diretamente pelas raízes das plantas ou indiretamente pelas hifas fúngicas dos fungos micorrízicos arbusculares com os quais as plantas realizam a simbiose (XIE et al., 2022). Sob condições de baixa disponibilidade hídrica, a absorção e o transporte dos nutrientes pela planta podem sofrer reduções afetando assim o desenvolvimento vegetal (FAROOQ et al., 2009; HE E DIJKSTRA, 2014).

O nitrogênio (N) é o elemento mineral mais abundante nos vegetais, sendo absorvido pelas plantas principalmente nas formas inorgânicas, nitrato (NO_3^-) e amônia (NH_4^+) (XIE et al., 2022). O N é o constituinte essencial de proteínas e da molécula de clorofila (LEGHARI et al., 2016). Além disso, o N promove o crescimento de folhas e caules, estimula o crescimento da raiz e melhora a qualidade dos frutos (LEGHARI et al., 2016). A falta de N causa a redução do crescimento, acelera o processo de senescência e gera a clorose foliar (LEGHARI et al., 2016).

O potássio (K) é o segundo nutriente mais abundante nas folhas (SARDANS E PEÑUELAS, 2015), atua como osmólito para manter o turgor durante o alongamento celular e períodos de restrição hídrica, está envolvido na ativação de enzimas, movimento estomático e na síntese proteica (FAROOQ et al., 2009; PALACIO et al., 2018).

O fósforo (P) corresponde a cerca de 0,2% do peso seco das plantas e é um dos nutrientes essenciais para seu crescimento (LIU et al., 2015). Está envolvido com o processo fotossintético, respiração, biossíntese de ácidos nucleicos, geração de energia e é um dos componentes dos fosfolipídios (SHEN et al., 2011; BALEMI E NEGISHO, 2012). O P é um constituinte do ATP e NADPH (RIVAS et al., 2020). Apesar de desempenhar papéis de grande importância para o crescimento e metabolismo das plantas, o P é o nutriente menos acessível (SHEN et al., 2011; BALEMI E NEGISHO, 2012), isso porque ele forma complexos insolúveis com cátions e é incorporado a matéria orgânica, limitando a produção agrícola de cerca de 40% das terras aráveis do mundo (VANCE, 2001).

2.6 CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE

A *Cynophalla flexuosa* (L) J. Presl. é uma espécie pertencente à família Capparaceae (CORNEJO, 2015). Esta família apresenta 480 espécies lenhosas abrangendo 25 gêneros (PANFIGLIO et al., 2018). No Brasil, ocorrem 11 gêneros e 27 espécies (PANFIGLIO et al.,

2018). *C. flexuosa* é nativa da região semiárida do Brasil (BARROS et al., 2018), com ocorrência nas regiões Norte, Nordeste, Centro-oeste, Sudeste e Sul do país (CORNEJO, 2015). É uma das poucas espécies lenhosas sempre-verdes presentes na região da Caatinga e apresenta um número representativo de indivíduos nesse ecossistema (LIMA et al., 2012; NETO et al., 2014; BANDA et al., 2016), sendo conhecida popularmente como feijão bravo (SILVA et al., 2018).

Esta espécie apresenta um porte arbustivo-arbóreo, com altura variando entre 3 a 6 metros, caule simples ou ramificado, ramos eretos ou tortuosos e sua madeira é de alta densidade. As folhas são perenes, simples e com disposição alternas dística. Sua inflorescência é racemosa a pseudocorimbosas, flores brancas ou cremes (LIMA et al., 2012; NETO et al., 2014; SILVA et al., 2018).

Por permanecer verde durante todo ano, mesmo durante o período seco onde a maioria das espécies da Caatinga perdem suas folhas, *C. flexuosa* é considerada uma ótima fonte de forragem, sendo utilizada na alimentação de bovinos e caprinos (SILVA et al., 2018). Apresenta potencial uso medicinal, ornamental, madeira para estaca e lenha (SILVA et al., 2018). Além disso, a *C. flexuosa* vem sendo utilizada na restauração de áreas degradadas e na recuperação de solos salinos, pois apresenta tolerância à seca, ventos e salinidade (SILVA et al., 2018). Vários aspectos da *C. flexuosa* já foram estudados, como a associação com fungos micorrízicos arbusculares (BARROS et al., 2018), anatomia (PEREIRA et al., 2019), fenologia (LIMA et al., 2012), fitohormônios e controle estomático (FIGUEIREDO-LIMA et al., 2018).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 LOCAL DE ESTUDO E MATERIAL VEGETAL

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, localizado no estado de Pernambuco, Brasil. O clima da região é classificado como semiárido quente e seco. A coleta dos dados foi realizada em diferentes estações do ano (estação chuvosa, estação seca e período de transição entre as estações). Novembro de 2020 considerado período de transição seca-chuvoso, abril de 2021 estação chuvosa, agosto de 2021 período de transição chuvoso-seca e outubro de 2021 estação seca.

Neste estudo foi utilizada a espécie lenhosa sempre verde *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl. (Capparaceae). Foram realizadas coletas de folha, caule e raiz de 5 indivíduos adultos de *C. flexuosa*, seguindo o protocolo descrito por Quentin et al. (2015).

3.2 CONDIÇÕES AMBIENTAIS

Durante os momentos de coleta, foram medidos a umidade do solo (US), o déficit de pressão de vapor (DPV) e a densidade do fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF). A US foi obtida a partir da relação entre o peso do solo úmido e do solo seco. O DPV foi obtido a partir do cálculo que levou em consideração os dados da temperatura e da umidade relativa do ar. A DFFF foi medida com um medidor de luminosidade.

3.3 STATUS HÍDRICO

Foram realizadas medidas do potencial hídrico do xilema em um ramo por indivíduo utilizando uma câmara de pressão de Scholander e da condutância estomática em uma folha totalmente expandida com o auxílio de um porômetro. Essas medidas foram realizadas a cada duas horas ao longo do dia, com a primeira coleta ocorrendo às 04:30 h e a última às 16:30 h.

3.4 CONTEÚDO DE AÇÚCARES

Para análise dos açúcares foram realizadas coletas do material foliar a cada duas horas ao longo do dia, primeira coleta às 05:00 h e a última às 17:00 h. O material de caule e raiz foi coletado às 08:00, 12:00, 14:00 e 16:00 h. Foram realizada análise dos açúcares solúveis totais e do amido, seguindo o protocolo descrito por Dubois et al. (1956).

3.5 CONTEÚDO DE NUTRIENTES

Foram quantificados os teores de nitrogênio, fósforo e potássio do material vegetal (folha, caule e raiz) de *C. flexuosa*, seguindo o protocolo descrito por Murphy e Ryley (1962) e Thomas et al. (1967).

3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados obtidos foram submetidos a análise de variância de medidas repetidas. Quando identificadas diferenças entre as estações de coleta, os dados foram submetidos ao teste de Bonferroni (5%). Os dados foram submetidos também a uma análise dos componentes principais para verificar se existiam agrupamentos e verificar quais eram as variáveis mais influentes para isso. As análises foram realizadas utilizando o programa R.

4 RESULTADOS

4.1 ARTIGO - STATUS HÍDRICO E A DINÂMICA DIÁRIA DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM ESPÉCIE LENHOSA PERENE DA CAATINGA

A ser submetido ao periódico *Trees – Structure and Function*

**Status hídrico e a dinâmica diária de carboidratos não estruturais em espécie lenhosa
perene da Caatinga**

Rafaela F. Lopes¹, Adglecianne S. Melo¹, Mauro G. Santos^{1*}

⁽¹⁾ Laboratório de Fisiologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de
Pernambuco, Recife 50670-901, PE, Brasil.

*Autor correspondente: mauro.gsantos@ufpe.br

Resumo

Os carboidratos não estruturais (CNE) desempenham um papel importante na adaptação de plantas lenhosas à seca. Este trabalho teve como objetivo principal investigar a dinâmica diária dos CNE e o status hídrico de plantas de *Cynophalla flexuosa*, uma espécie lenhosa sempre verde, sob condições de campo em uma área de floresta tropical sazonalmente seca em diferentes estações do ano. As coletas ocorreram na estação chuvosa (abril 2021), seca (outubro 2021) e no período de transição entre as estações (novembro 2020 (seca-chuvosa (SC)) e agosto de 2021 (Chuvosa-Seca (CS))). Foram mensurados os CNE, a concentração de nitrogênio, fósforo e potássio da parte aérea e radicular e o potencial hídrico do xilema (Ψ_x). As plantas exibiram o Ψ_x mais próximo de zero durante a estação chuvosa. Os CNE foram compostos principalmente por açúcares solúveis (AST) e as maiores concentrações foram observadas nas folhas. As plantas exibiram maiores concentrações de AST na folha (13:00 – 17:00 h) e na raiz (16:00 h) durante a estação seca. O conteúdo de amido variou entre as estações ao longo do dia, entretanto no final do dia os valores eram semelhantes. O conteúdo de N no caule foi maior durante a estação seca. Para P foram observadas alterações no conteúdo entre as estações apenas na folha. A espécie de *C. flexuosa* conseguiu realizar a manutenção do status hídrico e a produção de açúcares mesmo durante a estação SE, período em que a disponibilidade de água se torna reduzida, mostrando que esta espécie apresenta uma alta resiliência a condições de escassez hídrica.

Palavras-chave: Floresta tropical sazonalmente seca. Potencial hídrico. Tolerância à seca. Amido. Nutrientes.

33 **Mensagem chave**

34 Durante o período seco, *Cynophalla flexuosa* exibiu aumento nos carboidratos não estruturais
35 nas folhas e raízes. *C. flexuosa* conseguiu manter o transporte de açúcares mesmo durante a
36 seca.

Introdução

Projeções climáticas indicam secas mais intensas e o aumento na temperatura, principalmente para ambientes de clima semiárido, como a Caatinga, uma das maiores áreas de Floresta Tropical Sazonalmente Seca do mundo (FTSS) (Moro et al. 2016; Marengo et al. 2017; IPCC 2021). Os principais fatores relacionados à mortalidade de plantas sob condições de seca são a falha hidráulica e a fome de carbono (McDowell et al. 2008; Piper e Fajardo 2016; Tomasella et al. 2017). A fome de carbono ocorre quando o fornecimento de carbono via fotossíntese é menor que o consumo para manutenção do metabolismo, causando um desequilíbrio entre oferta e demanda (McDowell 2011; Hartmann et al. 2013). A falha hidráulica é definida como uma interrupção irreversível no fluxo de água pelo xilema, gerada pelo processo de cavitação (McDowell et al. 2008; McDowell 2011; Hartmann et al. 2013). Entretanto, alguns estudos, como os de Sala et al. (2010), levantam questões sobre a falta de evidências relacionadas com a mortalidade induzida pela seca causada pela fome de carbono, sendo necessário mais estudos relacionados a esse tema.

Durante o período de seca, as plantas reduzem a condutância estomática como forma de reduzir a perda excessiva de água para o ambiente, ocasionando a redução da absorção de carbono pelo processo fotossintético (McDowell et al. 2008; Frosi et al. 2017). A redução da água no solo e o aumento da demanda evaporativa que ocorre durante a seca, causam formações de bolhas de ar dentro dos vasos do xilema, interrompendo o fluxo da água (McDowell et al. 2008; Choat et al. 2012). Assim, a escassez hídrica afeta o balanço de carbono e o transporte de água a longa distância nas plantas (Hartmann 2015; Larter et al. 2017; Barros et al. 2021). Além disso, a seca está relacionada com a redução da absorção de nutrientes pelas raízes (He e Dijkstra 2014).

Nesse contexto, as plantas necessitam apresentar mecanismos intrínsecos que as permitem tolerar essa condição de déficit hídrico, dentre esses mecanismos está o acúmulo de carboidratos não estruturais (CNE) (Mundim e Pringle 2018). Os CNE, produtos da fotossíntese, atuam na adaptação das plantas lenhosas sob condições de seca (Quentin et al. 2015; Liu et al. 2018; He et al. 2020). Os CNE são compostos principalmente por açúcares solúveis e amido, e suas concentrações variam sazonalmente para se adaptar à variação na disponibilidade de recursos, como água e nutrientes (Dietze et al. 2014; Hartmann e Trumbore 2016; Liu et al. 2018). Os açúcares solúveis desempenham papéis importantes na tolerância à seca, atuando na manutenção do turgor celular, regulação osmótica, detecção e reparação de embolias, eliminação de espécies reativas de oxigênio e como molécula sinalizadora em condições estressantes (Dietze et al. 2014; Dong et al. 2018; Tomasella et al. 2017; Souden et al. 2020). Já o amido em condições de seca, depois de transformado em um açúcar solúvel, é remobilizado para fornecer energia e carbono para manutenção do metabolismo (Thalman e Santelia 2017; Dong e Beckles 2019). Assim, estudos que visam avaliar os CNE são de grande importância para compreender a sobrevivência das plantas em ambientes estressantes (Liu et al. 2018; He et al. 2020).

Este estudo investigou a dinâmica diária dos CNE e o status hídrico de indivíduos adultos de *Cynophalla flexuosa*, uma espécie lenhosa sempre verde nativa da Caatinga, sob condições de campo durante a estação seca, chuvosa e de transição entre as estações. Duas perguntas nortearam nosso estudo: primeira, há variação significativa no metabolismo do carbono através das estações do ano?; segunda, essa espécie sempre verde durante a estação seca apresenta alteração do conteúdo de nitrogênio, fósforo e potássio? Nossa hipótese é que durante o período seco as plantas aumentarão significativamente o conteúdo de açúcares solúveis nos diferentes tecidos, em detrimento do acúmulo de amido, visando a manutenção do status hídrico.

86 **Material e métodos**

87 *Local de estudo e material vegetal*

88 O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, localizado no estado de
89 Pernambuco, nordeste do Brasil (8°24'00" e 8°36'35" S e 37°09'30" e 37°14'40" O). O clima
90 da região segundo a classificação de Koeppen é o Bsh, considerado semiárido quente e seco. A
91 temperatura média anual é 23°C e a precipitação média anual é de 480-1100 mm (Rito et al.
92 2017). Os dados foram coletados durante a estação chuvosa, seca e de transição. Novembro de
93 2020 foi caracterizado como período de transição entre a estação seca-chuvosa (SC). Abril de
94 2021 estação chuvosa (CH). Agosto de 2021 transição entre a estação chuvosa-seca (CS). Já
95 outubro de 2021 foi considerado como estação seca (SE) (Fig. 1).

96 A espécie utilizada como modelo neste estudo foi *Cynophalla flexuosa* (L) J. Presl.
97 (Capparaceae), espécie lenhosa sempre verde de porte arbustivo-arbóreo nativa do Brasil. Em
98 campo, foram coletadas folhas expandidas, saudáveis e sem sinais de senescência, ramos
99 próximos às extremidades com espessuras semelhantes e raízes com diâmetro máximo de 0,7
100 cm de 5 indivíduos adultos de *C. flexuosa*. Para a coleta do material vegetal foi seguido o
101 protocolo descrito por Quentin et al. (2015), onde as amostras coletadas foram colocadas no
102 micro-ondas por 180 segundos para interromper a atividade enzimática e foram armazenadas.

103

104 *Condições ambientais*

105 Os dados de precipitação histórica (2011-2021) e a precipitação dos meses de coleta
106 foram obtidos nos sites do Instituto Agronômico de Pernambuco (IPA) e da Agência
107 Pernambucana de Águas e Clima (Apac) (Fig. 2). Para umidade do solo, as amostras do solo
108 foram coletadas a 1 metro de profundidade em áreas próximas aos indivíduos de *C. flexuosa*. O
109 solo foi pesado úmido e colocado em estufa a 80°C por 48 h, após esse período o solo foi pesado

para obtenção do peso seco. A porcentagem da US foi determinada utilizando a seguinte equação: $US (\%) = 100 \times (PU - PS/PS)$, onde PU é o peso úmido e PS o peso seco.

O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado utilizando a fórmula ES-EA, onde ES é a saturação da pressão do vapor e EA é a pressão de vapor ambiente (Campbell e Normam 1998). As médias de temperatura e da umidade relativa do ar utilizadas no cálculo do DPV foram mensuradas com auxílio de um termo-higrômetro digital (TermoHigro SH 122, J Prolab. São José dos Pinhais, BR). A densidade do fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) foi medida utilizando um medidor de luz (Apogee MQ-200 Quantum meter). Essas medidas foram obtidas em paralelo às medições do potencial hídrico em todos os períodos de coleta.

Potencial hídrico do xilema (Ψ_x) e a condutância estomática (g_s)

Para a determinação do potencial hídrico do xilema (Ψ_x) foi coletado um ramo por indivíduo e utilizamos uma câmara de pressão Scholander (PMS Instrument Company, USA Model 600D- OR, USA). Essa medida foi realizada a cada 2 h ao longo do dia, a primeira medida foi realizada às 4:30 h da manhã, período antes do amanhecer e a última medida foi feita às 16:30 h. A condutância estomática (g_s) foi realizada nos mesmos horários que a medida de Ψ_x , em uma folha totalmente expandida e saudável. A medida foi obtida utilizando um porômetro (Meter, SC-1 leaf porometer). Essas medidas foram realizadas em 5 indivíduos, nos diferentes períodos de coleta. A g_s foi medida a partir da coleta de abril (2021), por motivos de aquisição do equipamento posteriormente ao início do estudo (novembro). Em agosto, foi realizada medida do conteúdo hídrico relativo foliar (CHR) para verificar o status hídrico da planta nesse período, devido a problemas na câmara de pressão, impossibilitando a realização de medidas de Ψ_x . Discos foliares de 6 mm foram coletados nos horários do Ψ_x e pesados imediatamente para obtenção do peso fresco (PF), após a pesagem os discos foliares foram embebidos em água por 24 h e pesado novamente para obtenção do peso túrgido (PT). Em

seguida, os discos foram secos em estufa por 48 h e pesados para obtenção do peso seco (PS).

O CHR foi calculado de acordo com Barrs e Weatherley (1962), através da seguinte fórmula:

$$\text{CHR (\%)} = (\text{PF-PS/PT-PS}) \times 100.$$

Análise do conteúdo de açúcares

O tecido foliar de *C. flexuosa* (n=5) utilizado para análise dos açúcares foi coletado a cada 2 h, com a primeira coleta ocorrendo às 5:00 h e a última às 17:00 h, totalizando sete coletas ao longo do dia (Tab. 1). Já para os tecidos caulinar e radicular foram realizadas quatro coletas, com as coletas ocorrendo às 8:00, 12:00, 14:00 e 16:00 h. Devido a logística em campo, não foi possível realizar as coletas de caule e raiz em todos os horários que foram realizadas as coletas de folhas.

Foram realizadas análise dos açúcares solúveis totais (AST) e amido, seguindo o protocolo descrito por Dubois et al. (1956). Para quantificar os AST e amido foram utilizados 50 mg do tecido vegetal seco. As amostras dos tecidos foram submetidas à extração etanólica e a D(+) glicose ($180 \mu\text{g.mL}^{-1}$) foi utilizada como padrão na análise de AST. Na quantificação do teor de amido foi utilizado o pellet (fração insolúvel) da extração etanólica, onde pellet foi incubado por 60 minutos com 10 unidades de amiloglucosidade, e após esse processo foi determinada a glicose solúvel. Para a realização da leitura foi utilizado um espectrofotômetro de duplo feixe (Genesys 10 S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA), com a absorbância lida a 490 nm. Os carboidratos não estruturais (CNE) foram obtidos a partir da soma dos AST e amido.

Análise de nutrientes do solo e do material vegetal

Para análise dos nutrientes do solo, este foi coletado a 30 cm e a 1 m de profundidade. As amostras do solo foram enviadas para a Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária

(IPA) para serem analisadas seguindo o protocolo da Embrapa (1998). A composição química do solo nas duas profundidades amostradas está mostrada na Tab. 2.

Para quantificar os teores de nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K), o material vegetal de *C. flexuosa* foi coletado às 8:00 h e foram utilizados 250 mg do material vegetal seco (folhas, ramos e raízes). O material foi macerado para reduzir o tamanho e digerido a 350°C utilizando ácido sulfúrico (H₂SO₄) e peróxido de hidrogênio (H₂O₂) para obtenção do extrato vegetal (Thomas et al. 1967). Para determinar o teor de P foi utilizado um espectrofotômetro (Genesys 10 S UV-Vis, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA) seguindo o protocolo descrito por Murphy e Ryley (1962). O K foi determinado utilizando a fotometria de chamas. O conteúdo de N foi determinado usando 20 ml do extrato digerido, onde foi adicionado o ácido bórico e foram submetidos a um destilador, o extrato foi titulado utilizando HCL (Thomas et al. 1967).

Análise estatística

Os dados foram submetidos a teste de normalidade (Shapiro-wilk) e homogeneidade das variâncias (Bartlett) para saber se os dados apresentavam os pré-requisitos necessários para a utilização da estatística paramétrica. Os dados de US, Ψ_x , g_s e açúcares e nutrientes foram submetidos à análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas. Os períodos de coleta foram utilizados como variável categórica. Quando foram identificadas diferenças entre as coletas, os dados foram submetidos ao teste de Bonferroni (5%). Foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) para verificar se existia uma tendência de agrupamento entre as diferentes coletas e verificar quais eram as variáveis mais influentes na separação dos possíveis grupos. Todas as análises foram realizadas no software R 4.1.0 (Team 2021).

Resultados

Condições ambientais

A precipitação acumulada para a região durante o período de estudo foi de 959,4 mm, considerando de julho de 2020 a outubro de 2021. Novembro de 2020 e agosto de 2021 foram meses atípicos com 120 mm e 102 mm de precipitação, respectivamente, valores 347% e 77% maiores que a média histórica dos últimos 10 anos (Fig. 2a). A umidade do solo foi mais elevada durante a estação CH em relação as outras estações de estudo, apresentando em torno de 8% de umidade (Fig. 2b).

As plantas adultas de *C. flexuosa* foram expostas à variação no DPV e na DFFF ao longo do dia (Fig. 3a, b). Tanto para o DPV como a DFFF, os valores mais elevados ocorreram na estação SE em relação as outras estações de coleta. O DPV apresentou valores mais elevados no período entre as 10:30 e 14:30 h, alcançando valores máximos de 2,9 kPa, 2,4 kPa, 1,7 kPa, 5,4 kPa SC, CH, CS e SE, respectivamente (Fig. 3a). A DFFF na estação SE e no período de transição SC alcançou valores mais elevados no horário das 10:30 h. Para a CH e o período de transição CS, os maiores valores foram alcançados no horário das 12:30 h (Fig. 3b).

Potencial hídrico (Ψ_x) e condutância estomática (g_s)

No início do dia (04:30 h e 06:30 h), o Ψ_x era de aproximadamente -0,54 MPa, -0,27 MPa e -0,4 MPa, respectivamente, transição SC, estação CH e SE (Fig. 3c). No horário das 04:30 h no período de transição SC houve uma redução de 50% no Ψ_x em relação a estação CH ($p < 0,05$). Também foram observadas diferenças entre as estações no horário das 08:30 h, com o período de transição SC e a estação SE apresentando valores mais negativos comparado com a estação CH, 65% e 49%, respectivamente ($p < 0,05$). Os valores mais negativos foram alcançados por volta das 10:30 h em todas as estações de coleta, com o período de transição SC e a estação CH apresentando -0,9 MPa e a estação SE -1 MPa. Os valores do Ψ_x foram recuperados no final do dia (16:30 h). O CHR foi maior nos horários das 04:30 h e 10:30 h em relação aos outros horários medidos durante o período de transição CS (Fig. 3c).

As plantas apresentaram variações na g_s ao longo do dia durante as estações de estudo (Fig. 3d). Na estação SE, as plantas apresentaram a g_s 133% mais elevada do que no período de transição CS no horário das 06:30 h ($p<0,05$). A g_s reduziu em torno de 120% no horário das 10:30 h na estação CH em relação a transição CS ($p<0,05$). Também foi observada uma redução de 96% na g_s na estação CH comparado com a estação SE na coleta das 16:30 h ($p<0,05$).

Conteúdo de carboidratos não estruturais

O conteúdo de CNE na folha, caule e raiz de *C. flexuosa* variou ao longo do dia nas diferentes estações de coleta (Fig. 4). Para folha foram observados aumentos de até 90% no horário das 13:00 h durante a estação SE em relação as demais estações de coleta, esse aumento se manteve até o final do período da tarde ($p<0,05$) (Fig. 4a). Nos horários das 12:00 h e 16:00 h, as plantas apresentavam maiores conteúdos de CNE no caule durante a estação CH comparado com o período de transição SC e CS e a estação SE, com diferenças entre 32% e 69% ($p<0,05$) (Fig. 4b). Para os CNE na raiz, a estação SE apresentou valores 133%, 56% e 47% mais elevado que o período de transição SC, estação CH e transição CS, respectivamente, no horário das 16:00 h ($p<0,05$) (Fig. 4c).

A concentração de AST nas folhas foi mais elevada durante a estação SE entre os horários das 13:00 h e 17:00 h em relação aos períodos de transição SC e CS e a estação CH ($P<0,05$) (Fig. 5a). No caule, os AST aumentaram 31%, 85% e 39% durante a estação CH no horário das 12:00 h em relação aos períodos de transição SC e CS e a estação SE, respectivamente ($p<0,05$) (Fig. 5c). Na coleta das 16:00 h também foi observado o aumento de 64% no conteúdo de AST durante a estação CH em relação ao período de transição SC ($p<0,05$). Já em relação aos AST na raiz, foi observada diferença apenas no horário das 16:00 h, com a estação SE apresentando aumentos de até 168% em relação as demais estações de coleta (Fig. 5e).

O conteúdo de amido na parte aérea e radicular de *C. flexuosa* variou entre as estações de coleta ao longo do dia, entretanto no final do dia as plantas exibiram valores semelhantes entre as estações. Na folha, a estação CH (7:00 h, 11:00 h e 13:00 h) e o período de transição CS (15:00 h) apresentaram os maiores valores (Fig. 5b). Para o caule, o conteúdo de amido no horário das 12:00 h reduziu 49%, 42% e 48% durante o período de transição SC em relação a estação chuvosa, período de transição CS e a estação SE, respectivamente ($p < 0,05$) (Fig. 5d). No horário das 8:00 h, o período de transição CS apresentou aumentos de 55% e 45% no conteúdo de amido na raiz em relação a estação chuvosa e seca ($p < 0,05$) (Fig. 5f). Esse aumento no período de transição CS também foi observado no horário das 14:00 h em relação ao período de transição SC e a estação CH, com diferenças de 81% e 78%, respectivamente ($p < 0,05$).

Conteúdo de nutrientes

Não foram observadas diferenças significativas entre as estações de coleta no conteúdo de N para folha e raiz de *C. flexuosa* (Fig. 6a). Já para caule, na estação SE, as plantas apresentaram um aumento de 54% no conteúdo de N em relação a estação CH ($p < 0,05$). Para o conteúdo de P na folha, foi observado o aumento de 22% e 36% durante período de transição SC em relação às coletas da estação CH e da SE ($p < 0,05$) (Fig. 6b), e o período de transição CS apresentou um aumento de 27% no conteúdo de P comparado com a estação SE ($p < 0,05$). Não foram observadas diferenças entre as estações para o conteúdo de P no caule e raiz e no conteúdo de K (Fig. 6c).

Análise de componentes principais (PCA)

A PCA realizada com os dados de Ψ_x , g_s , CNE, AST, amido e nutrientes revelou uma tendência de agrupamento, separando as estações de coleta (Fig. 7). Os componentes principais (PC) 1 e 2 explicaram 37.26% da variância total do conjunto de dados, com o PC 1 com 20.29%

e o PC 2 com 16.97%. Para o PC 1 as variáveis que mais contribuíram foram a g_s , os CNE e os AST no caule e o conteúdo de amido no caule e na folha. Para o PC 2 as que mais contribuíram foram o Ψ_x , o conteúdo de N e K na raiz e os CNE na folha e no caule.

Discussão

Nossos resultados sugerem que as plantas de *C. flexuosa* respondem de forma rápida a variação diurna do DPV. O Ψ_x desta espécie reduz em resposta ao aumento do DPV, entretanto as plantas conseguem recuperar o valor do início do dia no final da tarde independente da precipitação. Os CNE, composto principalmente por AST, acumulam mais durante a estação SE em comparação com os demais períodos de coleta. Entre os diferentes tecidos avaliados a folha apresentou o maior conteúdo de CNE ao longo do dia na estação SE. Durante a estação SE, *C. flexuosa* exibiu maior conteúdo de N no caule. Já para P o maior conteúdo foi na folha durante os períodos de transição. Nas condições do estudo, *C. flexuosa* parece gerar alterações no seu metabolismo para manter o status hídrico e o conteúdo de CNE durante o período de seca.

A disponibilidade de água é um dos fatores limitantes para o desenvolvimento das plantas (Mundim e Pringle 2018). Em áreas de FTSS, as plantas são expostas a variação sazonal na disponibilidade hídrica, com a estação seca apresentando níveis extremamente reduzidos de água no solo (Santos et al. 2021). Sob condições de seca o balanço de carbono, o transporte de água e a absorção de nutrientes são afetados negativamente (Choat et al. 2012; He e Dijkstra 2014; Falcão et al. 2017). O balanço de carbono é afetado, pois como forma de reduzir a perda de água as plantas reduzem a abertura estomática (Falcão et al. 2017; Farjado e Piper 2021). A formação de embolias é favorecida por essas condições de baixa disponibilidade hídrica, limitando o fluxo hídrico do xilema gerando danos ao transporte de água e a absorção de nutrientes (He e Dijkstra 2014; Falcão et al. 2017; Fajardo e Piper 2021). Assim, como forma

de mitigar os efeitos da seca, as plantas apresentam mecanismos de tolerância (Chuste et al. 2020). Durante a seca, as plantas apresentam uma tendência de aumento nas concentrações de CNE (açúcares solúveis e amido), esse aumento está relacionado com a limitação do crescimento antes que a fotossíntese seja reduzida (Chuste et al. 2020; Santos et al. 2021). O metabolismo dos CNE é essencial para a sobrevivência das plantas em condições de estresse (Sala et al. 2012). Os açúcares solúveis podem atuar na resiliência das plantas ao estresse hídrico (Santos et al. 2021), pois eles atuam como molécula sinalizadora de estresse, osmoprotetores, antioxidantes e na manutenção das membranas (Dietze et al. 2014; Dong et al. 2018; Souden et al. 2020). Esses açúcares estão envolvidos também na detecção e recuperação de vasos embolizados, recuperando assim o transporte hidráulico da planta (Secchi e Zwieniecki 2011). Sob condições que limitam a fotossíntese, as plantas degradam o amido em açúcares menores para ser utilizado no metabolismo (Dong et al. 2018).

Em nosso estudo, a US mais elevada e o menor DPV na estação CH permitiu que as plantas de *C. flexuosa* exibissem o Ψ_x menos negativo durante esta estação quando comparado com o período de transição SC e a estação SE, com a estação SE apresentando US mais baixa e o DPV mais elevado que os demais períodos de coleta. O DPV e a US são considerados como os principais fatores ambientais que influenciam diretamente o Ψ_x (Chaves et al. 2003; Santos et al. 2014). O aumento do DPV no final da manhã fez que as plantas alcançassem o Ψ_x mais negativo. Esse comportamento ocorre devido ao aumento na demanda evaporativa do ar gerada pela elevação do DPV, aumentando assim a pressão nos vasos do xilema (Chaves et al. 2003; Hartmann 2015). A recuperação do Ψ_x no final da tarde, também foi observada por Pereira et al. (2019), que estudou Ψ_x desta espécie ao longo do dia sob diferentes condições do balanço hídrico do solo e condições de cera cuticular foliar. Esse resultado mostra que *C. flexuosa* possui a capacidade de recuperar seu status hídrico no final do dia. *C. flexuosa* apresenta alta densidade de madeira, o que contribui para maior proteção hidráulica nessa espécie (Lima et al. 2012). O

sistema hidráulico eficiente permite que as plantas consigam manter o turgor celular e melhora sua sobrevivência em condições de baixa disponibilidade hídrica (Souden et al. 2020).

As plantas de *C. flexuosa* exibiram variação na g_s ao longo do dia durante as estações de estudo. O aumento na g_s no horário das 06:30 h na estação SE em relação a estação CH e o período de transição CS está relacionado com a maior DFFF que ocorreu neste horário durante a estação SE comparado com as demais estações em que esta medida foi realizada, considerando que as plantas necessitam de maior densidade de luz para realizar a abertura estomática, além disso, durante a estação seca este horário é o mais favorável quanto ao DPV. No horário das 10:30 h, a estação CH apresentou a g_s menor que o período de transição CS e a estação SE. Essa queda da g_s pode estar relacionada com a redução no Ψ_x que ocorreu neste horário, tendo em vista que o valor da g_s foi recuperado no horário das 12:30 h juntamente com o Ψ_x . O status hídrico da planta influencia a g_s devido às alterações no turgor das células-guarda (Brodribb e Holbrook 2003; Chaves et al. 2016). Essa relação entre o Ψ_x e a g_s também foi observada em outros estudos com espécies lenhosas de floresta tropical sazonalmente seca (Santos et al. 2014; Falcão et al. 2017; Frosi et al. 2017; Figueiredo-Lima et al. 2018; Pereira et al. 2019). Nos diferentes períodos de estudo, a g_s começou a reduzir por volta das 14:30 h, momento em que a DFFF também começou a reduzir. A DFFF exibiu os menores valores no horário das 16:30 h, horário em que as plantas exibiram a menor g_s . A redução da g_s coincidiu com o período de recuperação do Ψ_x no final do dia, esse comportamento também foi observado por Pereira et al. (2019). O fechamento estomático permite que as plantas reduzam a perda de água para o ambiente, melhorando assim o seu status hídrico (Martin-StPaul et al. 2017). Plantas que permanecem com seus estômatos abertos por longos períodos correm o risco de sofrer falha hidráulica, pois as altas taxas de transpiração aumentam a tensão no xilema favorecendo a formação de embolias que interrompe o transporte hídrico do xilema, levando a dessecação do tecido vegetal (Sevanto et al. 2014; Secchi et al. 2017; Tomasella et al. 2019).

As maiores concentrações de CNE em *C. flexuosa* foram observadas nas folhas, exceto no horário das 16:00 h durante a estação SE, onde folhas e raízes apresentaram valores semelhantes. O maior conteúdo de CNE nas folhas reflete sua função como fonte primária de carboidratos a partir do processo fotossintético, e também o papel dos CNE na manutenção do turgor ao longo do dia (Hartmann et al. 2018; Gersony et al. 2020). Já em relação ao maior conteúdo na raiz durante esse horário na estação SE, mostra que as plantas conseguiram manter o transporte de carboidratos mesmo sob condições de baixa disponibilidade hídrica (Santos et al. 2021). Tendo em vista que a seca, assim como outros tipos de estresse ambiental, pode comprometer o transporte de água pela planta influenciando também o transporte de açúcares pelo floema (Sevanto et al. 2014; Savage et al. 2016). Para os CNE no caule, as maiores concentrações foram observadas nos horários das 12:00 h e 16:00 h na estação CH em relação as demais estações de coleta. Durante o estudo, foi observado que *C. flexuosa* inicia o desenvolvimento dos botões florais logo após as primeiras chuvas, período de transição SC, e o desenvolvimento completo dos frutos foi observado durante a estação CH (Lima e Rodal 2010). Os períodos de floração e de frutificação influenciam diretamente na dinâmica dos CNE, sendo necessária maior produção desses compostos para manutenção do metabolismo e das estruturas reprodutivas (Tixier et al. 2020). A presença de maiores concentrações de CNE no caule durante a estação chuvosa poderia estar relacionada com o transporte desses açúcares para o desenvolvimento dos frutos.

Neste estudo, os AST foram a principal fração dos CNE em todos os órgãos da planta de *C. flexuosa*. Os AST na folha exibiram maiores concentrações entre os horários das 13:00 h e 17:00 h durante a estação SE. Durante o período de seca, o acúmulo desses açúcares nas folhas pode atuar na manutenção do turgor, na osmorregulação e na proteção de macromoléculas e membranas (Liu et al. 2018; He et al. 2020; Piper e Paula 2020; Tomasella et al. 2020; Fajardo e Piper 2021). Na estação SE também foi observado o aumento nos AST na raiz no horário das

16:00 h. O aumento de AST na raiz durante a seca já foi observado em outros estudos com espécies lenhosas, como o de Santos et al. (2021), e está relacionado com a manutenção no status hídrico e sinalização do estresse hídrico (Secchi e Zwieniecki 2011; Liu et al. 2018; Santos et al. 2021). Assim como os CNE, os AST no caule exibiram aumentos durante a estação CH em relação aos períodos de transição SC e CS e a estação SE nos horários das 12:00 h e 16:00 h. O conteúdo de amido foi inferior ao de AST em todos os órgãos de *C. flexuosa*. Para amido, foram observadas variações no conteúdo ao longo do dia, entretanto, ao final do dia, as plantas exibiam valores semelhantes entre os períodos no conteúdo de amido. O amido é a principal molécula de armazenamento de carbono e energia das plantas, podendo ser remobilizado para ser utilizado em seu metabolismo, principalmente em condições onde a fotossíntese é limitada (Hartmann et al. 2018; Chuste et al. 2020).

Assim como a dinâmica dos CNE, a dinâmica dos nutrientes também está relacionada com a fenologia da espécie e o período do ano (Palacio et al. 2018). Em *C. flexuosa* foi observada maior concentração de N no caule durante a estação SE, período onde as plantas apresentavam a formação de novas folhas. O N promove o crescimento das folhas e caules, pois é um dos constituintes principais das proteínas e da clorofila (Leghari et al. 2016; Anas et al. 2020). O surgimento de novas folhas na estação seca e a manutenção das folhas durante todo o ano está relacionado com a capacidade do sistema radicular em obter água em regiões mais profundas do solo, sendo esta considerada uma característica chave para espécies sempre verdes (Nardini et al. 2016; Souza et al. 2020). O conteúdo de P na folha foi reduzido durante a estação SE. Segundo Dijkstra et al. (2015), o P é mais sensível a alteração na umidade do solo que N, tornando a absorção do P mais limitada, isso ocorre porque em condições de seca a mobilidade do P no solo se torna reduzida.

Em resumo, o presente estudo traz importantes informações sobre a dinâmica diária do status hídrico e dos CNE da planta lenhosa sempre verde *C. flexuosa* sob condições naturais da

Caatinga em diferentes estações do ano. A região da Caatinga é um dos ecossistemas que mais sofrem com a restrição hídrica, devido a irregularidade das chuvas, trazendo assim limitações ao desenvolvimento vegetal. Nossos resultados mostram que *C. flexuosa* consegue manter o conteúdo de NPK durante o período seco, exceto para o conteúdo de P na folha. Também foi observado que *C. flexuosa* mantém o metabolismo de carbono através das diferentes estações do ano. De acordo com nossa hipótese, *C. flexuosa* aumentou o conteúdo de AST na folha e na raiz durante a estação SE, entretanto, esse aumento não está relacionado com a degradação do amido, tendo em vista que o conteúdo de amido nos órgãos se manteve nos diferentes períodos. Baseado nesse estudo e nos estudos realizados por nosso grupo, esperamos que nossos dados suportem estudos futuros para melhoramento genético para lidar com o cenário de mudanças climáticas, onde espera-se o aumento dos períodos de seca e maior irregularidade na precipitação.

Referências

- Anas M, Liao F, Verma KK et al. (2020) Fate of nitrogen in agriculture and environment: agronomic, eco-physiological and molecular approaches to improve nitrogen use efficiency. *Biological Research* 53. <https://doi.org/10.1186/s40659-020-00312-4>
- Barros V, Oliveira MT, Santos MG (2021) Low foliar construction cost and Strong investment in root biomass in *Calotropis procera*, an invasive species under drought and recovery. *Flora* 280. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151848>
- Barrs HD, Weatherley PE (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal Biological Sciences* 15: 413-428. <http://dx.doi.org/10.1071/BI9620413>
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2003) Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiol* 132: 2166-2173. <https://doi.org/10.1104/pp.103.023879>
- Campbell G, Norman J (1998) An introduction to environmental biophysics, 2nd edn. Springer, New York.
- Chaves MM, Costa JM, Zarrouk O, Pinheiro C, Lopes CM, Pereira JS (2016) Controlling

stomatal aperture in semi-arid regions-The dilemma of saving water or being cool? Plant Sci. 251: 54-64. <http://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.06.015>

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. Functional Plant Biology 30: 239-264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>

Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature, v. 491: 752-756. <https://doi.org/10.1038/nature11688>

Chuste PA, Maillard P, Bréda N, Levillain J, Thirion E, Wortemann R, Massonnet C (2020) Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. Trees 34: 381-394. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01923-5>

Dietze MS, Sala N, Carbone MS, Czimczik CI, Mantooth JA, Richardson AD, Vargas R (2014) Nonstructural Carbon in Woody Plants. Ann. Rev Plant Biol 65: 667-687. <http://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>

Dijkstra FA, He M, Johansen MP (2015) Plant and microbial uptake of nitrogen and phosphorus affected by drought using ¹⁵N and ³²P tracers. Soil Biology and Biochemistry 82: 135-142. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.021>

Dong S, Zhang J, Beckles DM (2018) A pivotal role for starch in the reconfiguration of ¹⁴C-partitioning and allocation in *Arabidopsis thaliana* under short-term abiotic stress. Scientific Reports 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27610-y>

Dong S, Beckles DM (2019) Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. Journal of Plant Physiology 235: 80-93. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2019.01.007>

Dubois M, Gilles K, Hamilton J, Rebers P, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem. 28: 350-356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (1999) Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Brasília: Embrapa Solos/Embrapa Informática Agropecuária/Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, 370.

Fajardo A, Piper FI (2021) How to cope with drought and not die trying: drought acclimation across tree species with contrasting niche breadth. Functional Ecology 35: 1903-1913. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13861>

Falcão HM, Medeiros CD, Almeida-Cortez J et al. (2017) Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. Theor. Exp. Plant Physiol. 29: 95-108. <https://doi.org/10.1007/s40626-017-0087-9>

- Figueiredo-Lima KV, Falcão HM, Melo-de-Pina GF, Albacete A et al. (2018) Leaf phytohormone levels and stomatal control in an evergreen woody species under semiarid environment in a Brazilian seasonally dry tropical forest. *Plant Growth Regulation* 85: 437-445. <https://doi.org/10.1007/s10725-018-0405-5>
- Frosi G, Harand W, Oliveira MT, Pereira S et al. (2017) Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. *Acta Bot. Bras.* 31: 153-160. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0375>
- Gersony JT, Hochberg U, Rockweel FE, Park M et al. (2020) Leaf carbon export and nonstructural carbohydrates in relation to diurnal water dynamics in mature oak trees. *Plant Physiology* 183: 1612-1621. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00426>
- Hartmann H (2015) Carbon starvation during drought-induced tree mortality – are we chasing a myth? *Journal of Plant Hydraulics* 2. <http://doi.org/10.20870/jph.2015.e005>
- Hartmann H, Adams HD, Hammond WM, Hoch G et al. (2018) Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. *Environmental and Experimental Botany* 152: 7-18. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.011>
- Hartmann H, Trumbore S (2016) Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist* 211: 386-403. <http://doi.org/10.1111/nph.13955>
- Hartmann H, Ziegler W, Trumbore S (2013) Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. *Funct. Ecol.* 27: 413-427. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12046>
- He M; Dijkstra FA (2014) Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis. *New Phytologist* 204: 924-931. <https://doi.org/10.1111/nph.12952>
- He W, Liu H, Qi Y, Liu F, Zhu X (2020) Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. *Glob. Change Biol.* 26: 3627-3638. <https://doi.org/10.1111/gcb.15078>
- IPCC, 2021: Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- Larter M, Pfautsch S, Domec JC, Trueba S et al. (2017) Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist* 215: 97-112. <https://doi.org/10.1111/nph.14545>
- Leghari SJ, Wahocho NA, Mustafa G et al. (2016) Role of nitrogen for plant growth and development: a review. *Advances in Environmental Biology* 10: 209-218.

- Lima ALA, Rodal MJN (2010) Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeaster Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 1363-1373. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.009>
- Liu W, Su J, Li S, Lang X, Huang X (2018) Non-structural carbohydrates regulated by season and species in the subtropical monsoon broadleaved evergreen forest of Yunnan Province, China. *Scientific Reports* 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19271-8>
- Marengo JA, Torres RR, Alves LM (2017) Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. *Theor. Appl. Climatol.* 129: 1189-1200. <https://doi.org/10.1007/s00704-016-1840-8>
- Martin-StPaul N, Delzon S, Cochard H (2017) Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters* 20: 1437-1447. <https://doi.org/10.1111/ele.12851>
- McDowell N, Pockman T, Allen CD, Breshears DD et al. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739. <http://doi.org/10.1093/treephys/22.11.763>
- McDowell NG (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology* 155: 1051-1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- Moro MF, Lughadha EN, Araújo FS, Martins R et al. (2016) A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. *Bot. Rev* 82. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>
- Mundim FM, Pringle EG (2018) Whole-plant metabolic allocation under water stress. *Front. Plant Sci.* 9: 1-12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00852>
- Murphy J, Riley JPA (1962) A modified simple solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta.* 27: 31-36. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- Nardini A, Casolo V, Borgo AD et al. (2016) Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. *Plant, Cell and Environment* 39: 618-627. <https://doi.org/10.1111/pce.12646>
- Palacio S, Camarero JJ, Maestro M et al. (2018) Are storage and tree growth related? Seasonal nutrient and carbohydrate dynamics in evergreen and deciduous Mediterranean oaks. *Trees* 32: 777-790. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1671-6>
- Pereira S, Figueiredo-Lima K, Oliveira AFM, Santos MG (2019) Changes in foliar epicuticular wax and photosynthesis metabolism in evergreen woody species under different soil water availability. *Photosynthetica* 57: 192-201. doi: 10.32615/ps.2019.013
- Piper FI, Fajardo A (2016) Carbon dynamics of *Acer pseudoplatanus* seedlings under drought and complete darkness. *Tree Physiology* 36: 1400-1408. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw063>

- Piper FI, Paula S (2020) The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. *Current Forestry Reports* 6: 1-13. <https://doi.org/10.1007/s40725-019-00109-z>
- Quentin AG, Pinkard E, Ryan MG, Tissue DT et al. (2015) Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. *Tree Physiology* 35: 1146-1165. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv073>
- Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT et al. (2017) Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 826-838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>
- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186: 274-281. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x>
- Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC (2012) Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology* 32: 764-775. <https://doi.org/10.1093/treephys/tp143>
- Santos M, Barros V, Lima L et al. (2021) Whole plant water status and non-structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody species. *Trees* 35: 1257-1266. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02113-y>
- Santos MG, Oliveira MT, Figueiredo KV, Falcão H, Arruda E et al. (2014) Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor Exp. Plant Physiol.* 26: 83-99. <http://doi.org/10.1007/s40626-014-0008-0>
- Savage JA, Clearwater MJ, Haines T, Klein T et al. (2016) Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: how does phloem physiology affect plant ecology? *Plant, Cell and Environment* 39: 709-725. <https://doi.org/10.1111/pce.12602>
- Secchi F, Pagliarani C, Zwieniecki MA (2017) The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, Cell and Environment* 40: 858-871. <https://doi.org/10.1111/pce.12831>
- Secchi F, Zwieniecki MA (2011) Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant Cell Environ* 34:514-524. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02259.x>
- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT et al. (2014) How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 37: 153-161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>
- Souden S, Ennajeh M, Ouledali S et al. (2020) 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* 34: 1439-1452. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02016-4>

- Souza BC, Carvalho ECD, Oliveira RS et al. (2020) Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. *Oecologia* 194: 221-236. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04760-3>
- Thalmann M, Santelia D (2017) Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist* 214: 943-951. <https://doi.org/10.1111/nph.14491>
- Thomas RL, Shearrrd RW, Moyer JR (1967) Comparasion of conventional and automated procedures for N, P and K analysis of plant material using a single digestion. *Agronomy Journal* 59: 240-243. <https://doi.org/10.2134/agronj1967.00021962005900030010x>
- Tixier A, Guzmán-Delegadi P, Sperling O et al. (2020) Comparison of phenological traits, growth patterns, and seasonal dynamics of non-structural carbohydrate in Mediterranean tree crop species. *Scientific Reports* 347. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57016-3>
- Tomasella M, Häberle K, Nardini A, Hesse B, Machlet A, Matyssek (2017) Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings. *Scientific Reports* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14645-w>
- Tomasella M, Nardini A, Hesse BD et al. (2019) Close to the edge: effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. *Tree Physiology* 39: 717-728. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy142>
- Tomasella M, Petrusa E, Petruzzellis F, Nardini A et al. (2020) The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. *International Journal of Molecular Sciences* 21. <https://doi.org/10.3390/ijms21010144>

644 **Declarações**

645 **Financiamento:** A bolsa da Rafaela Lopes foi concedida pelo Conselho Nacional de
646 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

647 **Conflitos de interesse:** Não há conflito de interesse

648 **Disponibilidade de dados e materiais:** Não aplicável

649 **Disponibilidade de código:** Não aplicável

650 **Contribuições dos autores:** RL realizou as coletas e as análise dos dados e escreveu a primeira
651 versão do manuscrito. AM realizou as coletas dos dados e auxiliou na redação do manuscrito.
652 MG participou do planejamento do estudo, análise dos dados e redação do manuscrito.

Legendas

Fig. 1 Cronograma do experimento. Medidas realizadas em cada período: potencial hídrico (Ψ_x), carboidratos não estruturais (CNE), nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), condutância estomática (g_s), conteúdo hídrico relativo foliar (CHR) (n=5).

Fig. 2 (a) Média mensal histórica de precipitação (2011-2021) e precipitação durante o período de estudo no município de Buíque, PE, Brasil; **(b)** Umidade do solo (US). Setas indicam os meses de coleta. Letras diferentes indicam diferenças entre as médias no teste de Bonferroni ($p < 0,05$).

Fig. 3 (a) Déficit de pressão de vapor (DPV) e **(b)** densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) nos diferentes períodos de coleta. **(c)** Potencial hídrico (Ψ_x), conteúdo hídrico relativo foliar (CHR) e **(d)** condutância estomática (g_s) em plantas adultas de *Cynophalla flexuosa*. Asterisco indica diferença entre as médias dos períodos de coleta (teste de Bonferroni, $p < 0,05$) (n=5).

Fig. 4 Concentração de carboidratos não estruturais (CNE) em **(a)** folha, **(b)** caule e **(c)** raiz de plantas adultas de *Cynophalla flexuosa* ao longo do dia e durante os períodos de coleta. Asterisco indica diferença entre as médias dos períodos de coleta (teste de Bonferroni, $p < 0,05$) (n=5).

Fig. 5 Concentração de açúcares solúveis totais (AST) e amido em **(a, b)** folha, **(c, d)** caule e **(e, f)** raiz de plantas adultas de *Cynophalla flexuosa* ao longo do dia e durante os períodos de

coleta. Asterisco indica diferença entre as médias dos períodos de coleta (teste de Bonferroni, $p < 0,05$) ($n=5$).

Fig. 6 Concentração de nutrientes no material vegetal. **(a)** Nitrogênio (N), **(b)** fósforo (P) e **(c)** potássio (K) em folha, caule e raiz de plantas de *Cynophalla flexuosa* durante os períodos de coleta. Asterisco indica diferença entre as médias dos períodos de coleta (teste de Bonferroni, $p < 0,05$) ($n=5$).

Fig. 7 Análise de componentes principais (PCA) com dados do potencial hídrico (Ψ_x), condutância estomática (g_s), carboidratos não estruturais (CNE), açúcares solúveis totais (AST), amido e nutrientes de plantas de *Cynophalla flexuosa* sob condições de campo na estação chuvosa (CH), estação seca (SE) e nos períodos de transição (SC e CS) ($n=5$).

Tabelas e figuras

Tabela 1. Horários de coleta do material vegetal (folha, caule e raiz) de *Cynophalla flexuosa* para análise dos açúcares (n=5).

Material Vegetal		Horários de Coleta						
Folha	05:00	07:00	09:00	11:00	13:00	15:00	17:00	
Caule e Raiz	08:00	12:00	14:00	16:00	-	-	-	

Tabela 2. Análise do solo da área de coleta.

Profundidade	pH	P	K	Al	Ca	Mg
	(H ₂ O)	(mg/dm ³)	(cmol _c /dm ³)			
30 cm	4.2	22	0.07	0.25	0.85	0.90
1 m	4.8	19	0.04	0.30	0.70	0.80

Fig. 1

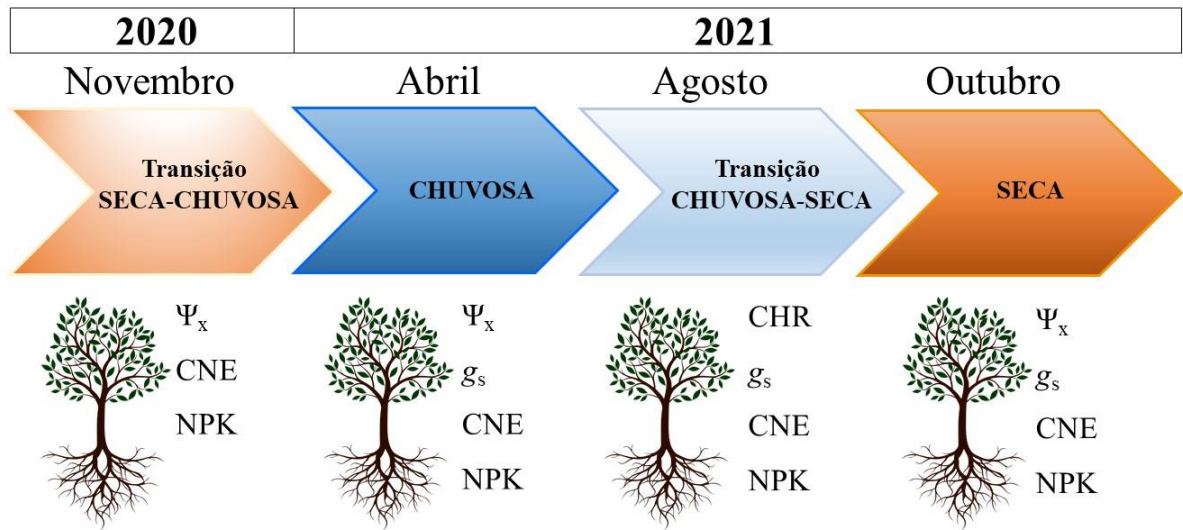


Fig. 2

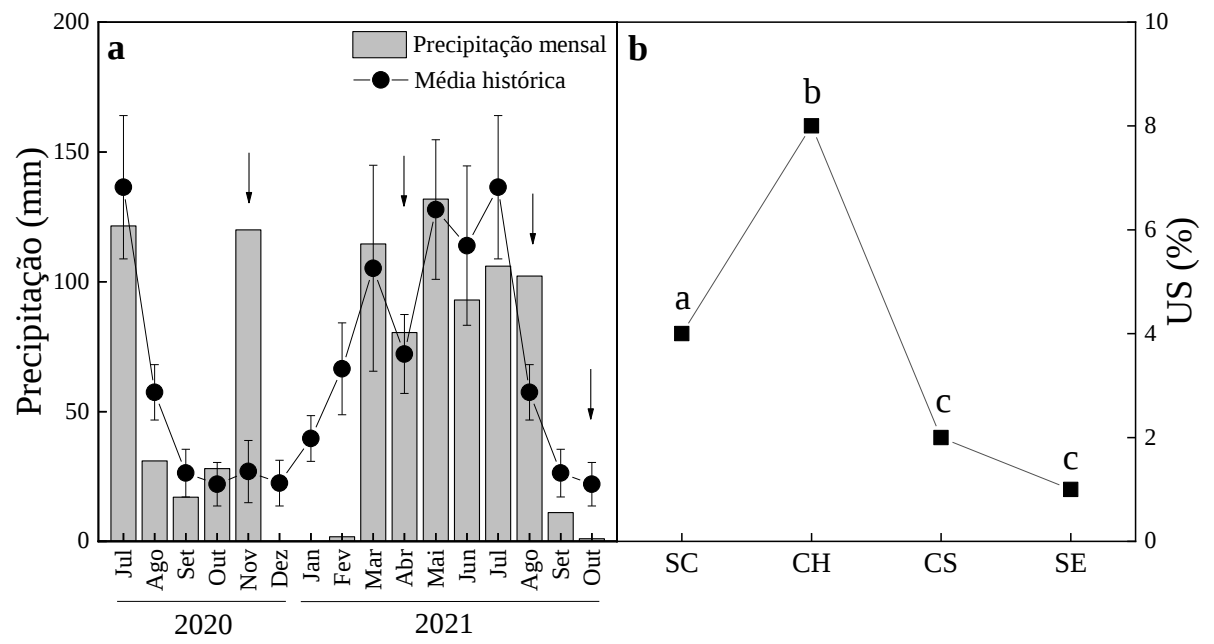


Fig. 3

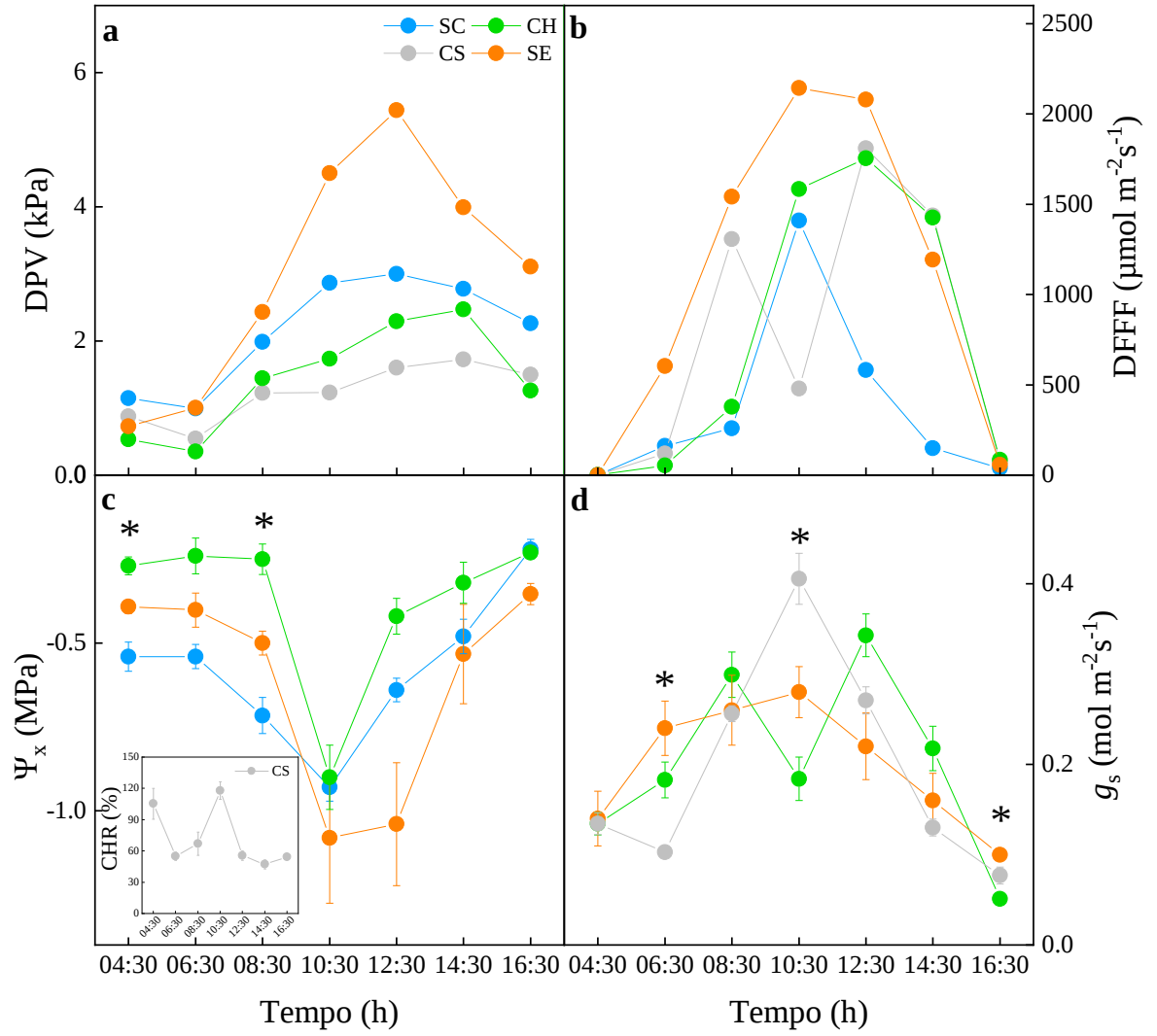


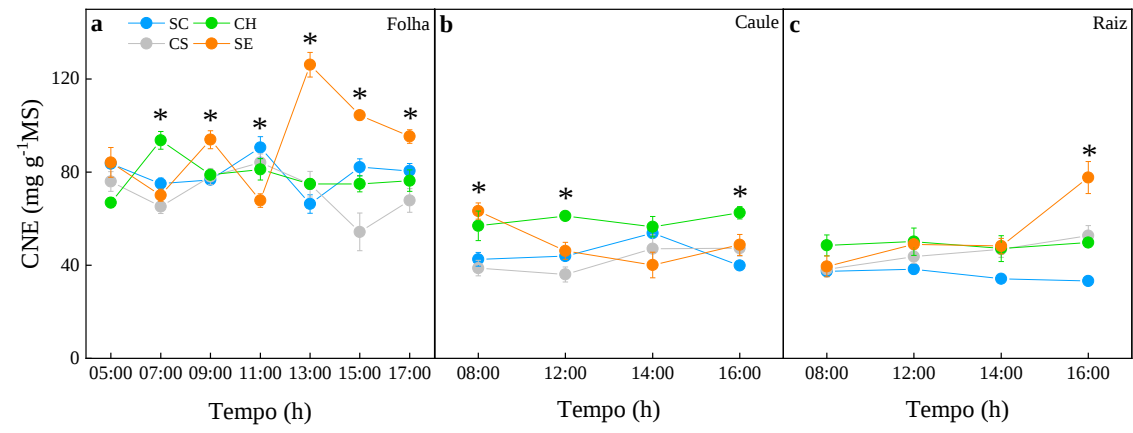
Fig. 4

Fig. 5

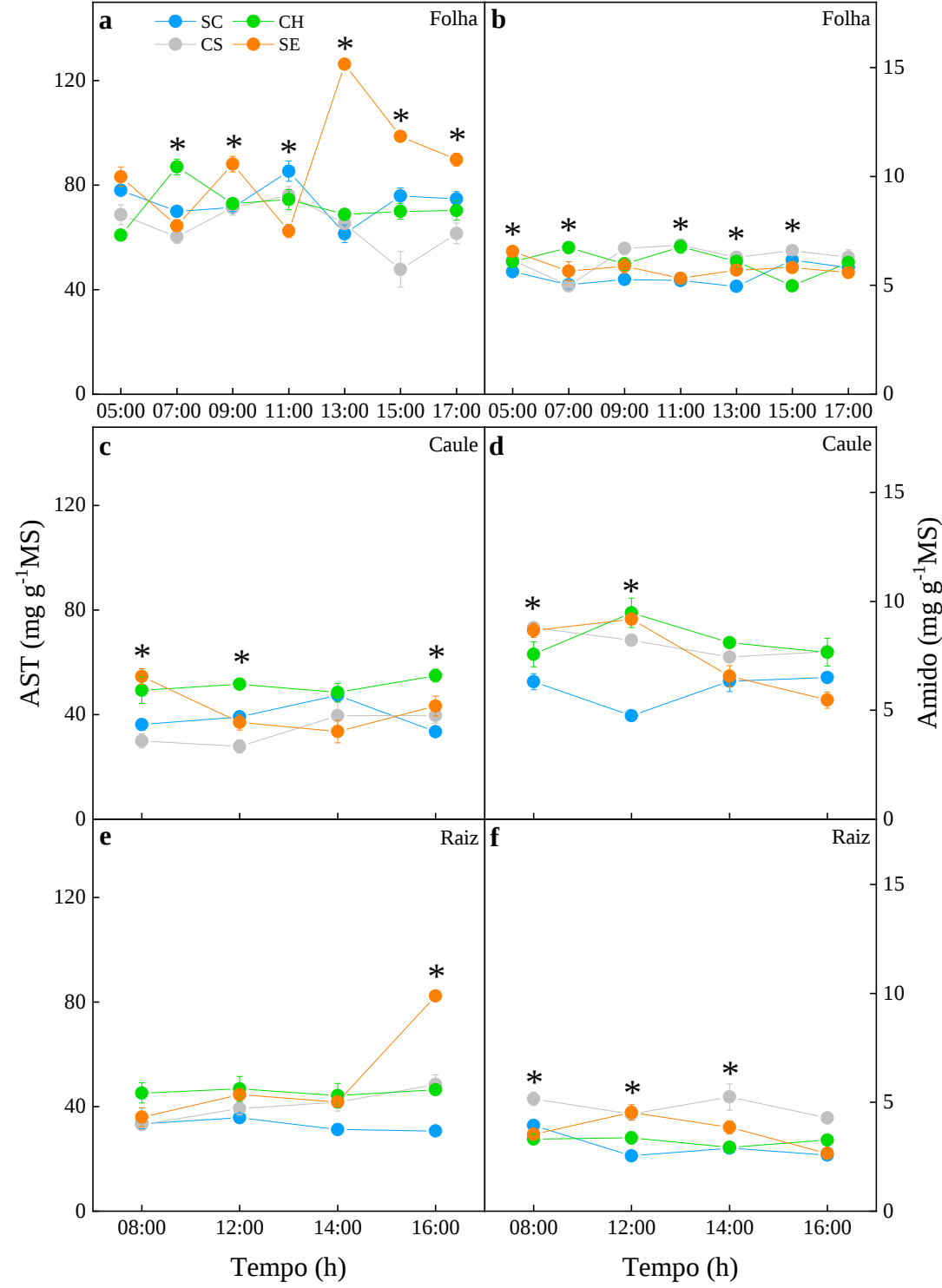


Fig. 6

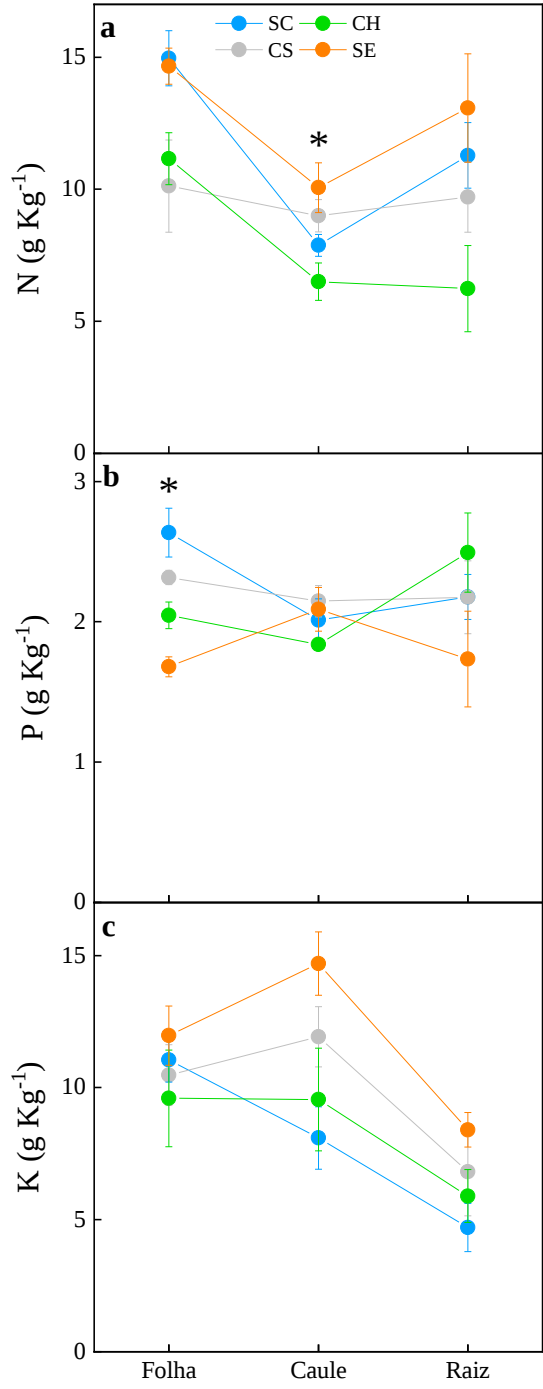
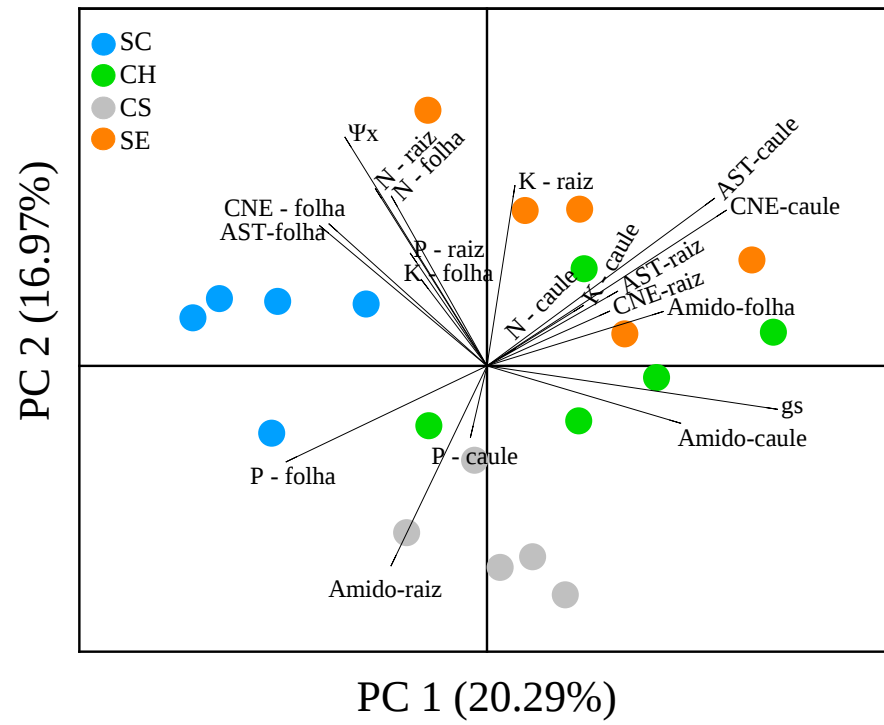


Fig. 7



5 CONCLUSÃO

Nossos resultados mostram o comportamento do status hídrico e a dinâmica dos CNE em plantas adultas de *C. flexuosa* ao longo do dia em diferentes períodos do ano sob condições de campo em uma área da Caatinga. Em nosso estudo, *C. flexuosa* exibiu variações no Ψ_x ao longo do dia, entretanto os valores do Ψ_x foram recuperados no final do dia mesmo no período de seca, mostrando que essa espécie consegue manter o seu status hídrico durante períodos com baixa disponibilidade de água no solo. As plantas conseguiram manter também o transporte de açúcares das folhas para raiz durante o período seco, como foi observado o aumento da concentração de AST na raiz que ocorreu neste período. Apesar da variação na disponibilidade de água no solo durante o período de estudo, *C. flexuosa* mostrou conseguir manter o seu metabolismo, sendo considerada uma espécie resiliente. Dessa forma, *C. flexuosa* consegue manter seu status hídrico, e consequentemente o transporte de CNE que estão relacionados ao crescimento, sinalização e tolerância ao estresse. Além disso, a dinâmica dos nutrientes mostra que essa espécie mesmo na estação seca investe na produção de folhas, aumentando assim a área fotossintética.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, p. 1285-1291, 2017.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risk for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, p. 660-684, 2010.
- ALLEN, K. et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environ. Res. Lett.**, v. 12, n. 2, 2017.
- ANDRADE, E. M. et al. Ecohydrology in a Brazilian tropical dry forest: thinned vegetation impact on hydrological functions and ecosystem services. **Journal of Hydrology: Regional Studies**, v. 27, 2020.
- ANDRADE, E. M. et al. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga. In: SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. (org.). **Caatinga**. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, p. 281-302, 2017.
- ANTONGIOVANNI, M. et al. Chronic anthropogenic disturbance on Caatinga dry forest fragments. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, p. 2064-2074, 2020.
- ASHARAF, M.; FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environment and Experimental Botany**, v. 59, p. 206-216, 2007.
- ASHRAF, M. et al. Drought Tolerance: Roles of Organic Osmolytes, Growth Regulators, and Mineral Nutrients. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 249-296, 2011.
- BALEMI, T.; NEGISHO, K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review. **J. Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 2, p. 547-562, 2012.
- BANDA, R. K. et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, v. 353, p. 1383-1387, 2016.
- BARROS, V. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi improve photosynthetic energy use efficiency and decrease foliar construction cost under recurrent water deficit in woody evergreen species. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 127, p. 469-477, 2018.
- BARROS, V. et al. Different resource-use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical forest under drought stress and recovery. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 147, p. 181-190, 2020.
- BLACKIE, R. et al. **Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research**. Bogor: Center for International Forestry Research (CIFOR), 2014.
- BRAY, E. A. Plant responses to water deficit. **Trends in plant Science**, v. 2, p. 48-54, 1997.

CAMPOS, S. et al. Closure and partitioning of the energy balance in a preserved area of a Brazilian seasonally dry tropical forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 271, p. 398-412, 2019.

CHAVES, I. B. et al. Uma classificação morfo-estrutural para descrição e avaliação da biomassa da vegetação da caatinga. **Caatinga**, v. 21, n. 2, p. 204-213, 2008.

CHAVES, M. 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.

CHITARRA, W. et al. Insights on the Impact of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis on Tomato Tolerance to Water Stress. **Plant Physiology**, v. 171, p. 1009-1023, 2016.

CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forest to drought. **Nature**, v. 491, p. 752-756, 2012.

CHOAT, B. et al. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, p. 531-539, 2018.

CHUSTE, P. A. 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.

CLAEYS, H.; INZÉ, D. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. **Plant Physiology**, v. 162, p. 1768-1779, 2013.

CORNEJO, X. *Cynophalla* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB105672>. Acesso em 18 de agosto de 2020.

DIETZE, M. C. et al. Nonstructural carbon in woody plants. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 65, p. 667-687, 2014.

DONG, S.; BECKLES, D. M. Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. **Journal of Plant Physiology**, v. 234-235, p. 80-93, 2019.

DU, Y. et al. Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants. **Functional Ecology**, v. 34, p. 1525-1536, 2020.

FARJADO, 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, p. 1903-1913, 2021.

FAROOQ, M. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agron. Sustain. Dev.**, v. 20, p. 185-212, 2009.

FENG, W. et al. Growing out of Stress: the role of cell- and organ-scale growth control in plant water-stress responses. **The Plant Cell**, v. 28, p. 1769-1782, 2016.

FIGUEIREDO-LIMA, K. V. et al. Leaf phytohormone levels and stomatal control in an evergreen woody species under semiarid environment in a Brazilian seasonally dry tropical forest. **Plant Growth Regulation**, v. 85, p. 437-445, 2018.

FROSI, G. et al. Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, p. 153-160, 2017.

FURZE, M. E. et al. Ecologically driven selection of nonstructural carbohydrate storage in oak trees. **New Phytologist**, v. 232, p. 567-578, 2021.

GENTRY, A. H. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. *Seasonally dry tropical forests* (ed. by S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina), Cambridge University Press, Cambridge, p. 146-194, 1995.

GERSONY, J. T. et al. Leaf carbon export and nonstructural carbohydrates in relation to diurnal water dynamics in mature oak trees. **Plant Physiology**, v. 183, p. 1612-1621, 2020.

GESSLER, A. et al. The way back: recovery of trees from drought and its implication for acclimation. **New Phytologist**, v. 228, p. 1704-1709, 2020.

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

HARTMANN, H. et al. 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.

HARTMANN, H. et al. Plant carbon allocation in a changing world – challenges and progress: introduction to a virtual issue on carbon allocation. **New Phytologist**, v. 227, p. 981-988, 2020.

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, p. 386-403, 2016.

HE, M.; DIJKSTRA, F. A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a metaanalysis. **New Phytologist**, v. 204, p. 924-931, 2014.

IPCC. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press, 2021.

KOOYERS, N. J. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. **Plant Science**, v. 234, p. 155-162, 2015.

HUANG, J. et al. Tree defence and bark beetles in a drying world: carbon partitioning functioning and modelling. **New Phytologist**, v. 225, p. 26-36, 2020.

LANDHÄUSSER, S. M et al. Standardized protocols and procedures can precisely and accurately quantify non-structural carbohydrates. **Tree Physiology**, v. 38, p. 1764-1778, 2018.

LAWLOR D, W. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. **Journal Experimental Botany**, v. 64, p. 83-108, 2012.

LEAL, I. R. et al. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, 2005.

LEGHARI, S. J. et al. Role of nitrogen for plant growth and development: a review. **Advances in Environmental Biology**, v. 10, p. 209-218, 2016.

LIANG, B. et al. Long-term exogenous application of melatonin improves nutrient uptake fluxes in apple plants under moderate drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 155, p. 650-661, 2018.

LIMA, A. L. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, v. 26, p. 1605-1616, 2012.

LIU, C. et al. Effects of phosphorus application on photosynthetic carbon and nitrogen metabolism, water use efficiency and growth of dwarf bamboo (*Fargesia rufa*) subjected to water deficit. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 96, p. 20-28, 2015.

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, 2015.

MARTÍNEZ-VILALTA, J. et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. **Ecological Monographs**, v. 86, p. 495-516, 2016.

MATOS, I. S. et al. Three eco-physiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland. **Journal of Ecology**, v. 109, p. 327-341, 2021.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, p. 719-739, 2008.

MCDOWELL, N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant Physiology**, v. 155, p. 1051-1059, 2011.

MILES, L. *et al.* A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MOONEY, H. A. et al. Introduction. In: Bullock, S. H.; Mooney, H. A.; Medina, E. (eds.) **Seasonally Dry Tropical Forests**. New York: Cambridge University Press, p. 1-8, 1995.

MORO, M. F. et al. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **Botanical Review**, v. 82, n. 2, p. 91-148, 2016.

MUNDIM, F. M.; PRINGLE, E. G. Whole-plant metabolic allocation under water stress. *Front. Plant Sci*, v. 9, p. 1-12, 2018.

MURPHY, P.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 67-88, 1986.

NABI, R. B. S. et al. Nitric oxide regulates plants responses to drought, salinity, and heavy metal stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 161, p. 120-133, 2019.

NARDINI, A. et al. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**, v. 180, p. 604-611, 2011.

NARDINI, A. et al. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. **Plant, Cell and Environment**, v. 39, p. 618-627, 2016.

NETO, R. L. S. et al. Flora do Ceará, Brasil: Capparaceae. **Rodriguésia**, v. 65, p. 671-684, 2014.

NIU, S. et al. Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. **Environmental and Experimental Botany**, v. 98, p. 13-19, 2014.

O'BRIEN, M. J. et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change**, v. 4, p. 710-714, 2014.

OLIVEIRA, M. T. et al. Different mechanisms drive the performance of native and invasive wood species in response to leaf phosphorus supply during periods of drought stress and recovery. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 82, p. 66-75, 2014.

PAGOTTO, M. A. et al. Influence of regional rainfall and Atlantic sea surface temperature on tree-ring growth of *Poincianella pyramidalis*, semiarid forest from Brazil. **Dendrochronologia**, v. 1, 2015.

PALACIO, S. et al. Are storage and tree growth related? Seasonal nutrient and carbohydrate dynamics in evergreen and deciduous Mediterranean oaks. **Trees**, v. 32, p. 777-790, 2018.

PANFIGLIO, T. et al. Check-list de Capparaceae do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. **Iheringia**, v. 73, p. 174-177, 2018.

PENNINGTON, R. T. et al. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, p. 261-273, 2000.

PENNINGTON, R. T. et al. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 40, p. 437-557, 2009.

PEREIRA, S. et al. Changes in foliar epicuticular wax and photosynthesis metabolism in evergreen woody species under different soil water availability. **Photosynthetica**, v. 51, p. 192-201, 2019.

PIPER, F.; PAULA, S. The Role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. **Curr. Forestry Rep**, v. 6, p. 1-13, 2020.

PORTILHO-QUINTERO, C. et al. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. **Reg Environ Change**, 2014.

QUEIROZ, Luciano Paganucci *et al.* Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. (org.). **Caatinga**. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, p. 23-63, 2017.

QUENTIN, A. G. et al. Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. **Tree Physiology**, v. 35, p. 1146-1165, 2015.

RIVAS, R. et al. Ecophysiological traits of invasive C3 species *Calotropis procera* to maintain high photosynthetic performance under high VDP and low soil water balance in semi-arid and seacoast zones. **Front. Plant Sci.**, v. 11, 2020.

RIVAS, R. et al. Photosynthetic limitation and mechanisms of photoprotection under drought and recovery of *Calotropis procera*, an evergreen C3 from arid regions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 118, p.589-599, 2017.

RODRIGUEZ-ZACCARO, F. D.; GROOVER, A. Wood and water: how trees modify wood development to cope with drought. **Plants, People, Planet**, v. 1, p. 346-355, 2019.

ROSELL, J. A. et al. Inner bark as a crucial tissue for non-structural carbohydrate storage across three tropical woody plant communities. **Plant, Cell and Environment**, v. 44, p. 156-170, 2021.

SALA, A. et al. Carbon dynamics in trees: feast or famine? **Tree Physiology**, v. 32, p. 764-775, 2012.

SALA, A. et al. Carbon Storage in trees: does relative carbon supply decrease with tree size? In: Meinzer F., Lachenbrucj B., Dawson T. (eds) Size-and Age- related changes in tree structure and function. **Tree Physiology**, v. 4, 2011.

SALA, A. et al. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. **New Phytologist**, v. 186, p. 274-281, 2010.

SANTANA-VIEIRA, D. D. S. et al. Survival strategies of citrus rootstocks subjected to drought. **Sci Rep**, v. 6, 2016.

SANTOS, M. 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.

SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theor. Exp. Plant Physiol**, v. 26, p. 83-99, 2014.

SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. Potassium: a neglected nutrient in global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, p. 261-275, 2015.

SECCHI, F. et al. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 40, p. 858-871, 2017.

SEVANTO, S. et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, p. 153-161, 2014.

SHEN, J. et al. Phosphorus dynamics: from soil to plant. **Plant Physiology**, v. 156, p. 997-1005, 2011.

SILVA, A. C.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **Plos One**, 2018.

SILVA, D. S. et al. *Cynophalla flexuosa*. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: região Nordeste [recurso eletrônico], MMA, p. 700-706, 2018.

SILVA, J. V. et al. Land use, soil properties and climate variables influence the nematode communities in the Caatinga dry forest. **Applied Soil Ecology**, v. 150, 2020.

SOUDEN, S. et al., 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.

THALMANN, M.; SANTELIA, D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. **New Phytologist**, v. 214, p. 943-952, 2017.

TOMASELLA, M. et al. Non-structural carbohydrate and hydraulic dynamics during drought and recovery in *Fraxinus ornus* and *Ostrya carpinifolia* saplings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 145, p. 1-9, 2019.

TOMASELLA, M. et al. Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem woody of Norway spruce saplings. **Sci Rep**, v. 7, 2017.

TOMASELLA, M. et al. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. **Int. j. mol. Sci.**, v. 21, 2020.

TOMBESI, S. et al. Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 150, p. 106-114, 2018.

VANCE, C. P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources. **Plant Physiology**, v. 127, p. 390-397, 2001.

XIE, K. et al. Plant nitrogen nutrition: the roles of arbuscular mycorrhizal fungi. **Journal of Plant Physiology**, v. 269, 2022.

YANG, Q. et al. Different responses of non-structural carbohydrates in above-ground tissues/organs and root to extreme drought and re-watering in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) saplings. **Trees**, v. 30, p. 1863-1871, 2016.

YILDIRIM, K.; KAYA, Z. Gene regulation network behind drought escape, avoidance and tolerance strategies in black poplar (*Populus nigra* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 115, p. 183-199, 2017.

ANEXO A

Normas para submissão no periódico *Trees – Structure and Function*

Disponível em: <https://www.springer.com/journal/468/submission-guidelines>



Trees
 Structure and Function

[Journal home](#) > [Submission guidelines](#)

Submission guidelines

Contents

- [Instructions for Authors](#)
 - [Types of Articles](#)
 - [Manuscript Submission](#)
 - [Title Page](#)
 - [Text](#)
 - [Scientific style](#)
 - [References](#)
 - [Tables](#)
 - [Artwork and Illustrations Guidelines](#)
 - [Supplementary Information \(SI\)](#)
 - [Ethical Responsibilities of Authors](#)
 - [Authorship principles](#)
 - [Compliance with Ethical Standards](#)
 - [Competing Interests](#)
 - [English Language Editing](#)
 - [Research Data Policy and Data Availability Statements](#)
 - [After acceptance](#)
 - [Open Choice](#)
- [Open access publishing](#)

Instructions for Authors

Types of Articles

Trees- Structure and Function accepts original articles, short communications and reviews.

Reviews should not exceed 25 doubled-spaced pages, including tables, figures, and references. They must be subdivided into appropriate sections, including an abstract and brief introduction. The references should comprise relevant publications up to the year in which the paper is submitted.

Short Communications are handled rather flexible. The average article in this category has 4-6 printed pages (including references) and the "Results" and "Discussion" section are usually combined.

For authors

- [Submission guidelines](#)
- [Ethics & disclosures](#)
- [Fees and funding](#)
- [Contact the journal](#)

Submit manuscript

Explore

- [Online first articles](#)
- [Volumes and issues](#)
- [Collections](#)

Sign up for alerts