



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE - UFRN
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**Influência de carboidratos não-estruturais sobre o rebrotamento de espécies
arbóreas da Caatinga**

Ana Beatriz Lopes Costa

Natal/RN

Novembro de 2018

ANA BEATRIZ LOPES COSTA

**Influência de carboidratos não-estruturais sobre o rebrotamento de espécies
arbóreas da Caatinga**

Monografia apresentada como pré-requisito para a
conclusão do curso de graduação em Ecologia pela
Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Orientadora: Profa. Dra. Gislene Ganade

Co-orientador: Me. Felipe Marinho

Natal, RN

2018

ANA BEATRIZ LOPES COSTA

**Influência de carboidratos não-estruturais sobre o rebrotamento de espécies
arbóreas da Caatinga**

Monografia apresentada como pré-requisito para a
conclusão do curso de graduação em Ecologia pela
universidade Federal do Rio Grande do Norte

Natal, 14 de novembro de 2018

BANCA AVALIADORA

Profª. Dra. Fernanda Antunes
Departamento de Botânica e Zoologia

Me. Milena Cordeiro
Departamento de Ecologia

Prof. Dra. Gislene Ganade
Departamento de Ecologia

Dedico este trabalho aos meus pais, minha irmã e a toda minha família que, com muito carinho e apoio, não mediram esforços para que eu chegasse até esta etapa de minha vida.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Maria de Lourdes e Josias, à minha irmã Karol e todos meus familiares por todo amor, apoio e companheirismo.

À professora Gislene Ganade e ao Mestre Felipe Marinho pelas orientações, ensinamentos, oportunidade e incentivos para realização deste trabalho.

Ao professor Eduardo Voigt por todo apoio e disponibilização do Laboratório de Estudos em Biotecnologia Vegetal.

À todos meus amigos, que são muitos, vocês foram essenciais nisso! Sei o quanto esperavam por este momento.

Em especial a meu namorado Yan, minhas amigas Alyne, Iara e Mayara por toda paciência e força nos meus dias de estresse extremo. Amo vocês!

À toda família do Laboratório de Ecologia da Restauração. Amigos que levarei para vida. #RESTAURANÃOQUE?!?!

Ao CNPq e à CAPES por contribuírem para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT.....	7
1 INTRODUÇÃO.....	8
2 MATERIAIS E MÉTODOS	10
2.1. Local do experimento	10
2.2. Nove espécies utilizadas para produção de mudas.....	10
2.3. Delineamento experimental	11
2.4. Biomassa foliar e radicular	11
2.5 Reservas energéticas.....	12
2.6 Análises estatísticas.....	12
3 RESULTADOS.....	13
3.1. Alteração nas concentrações de ANR e amido entre espécies e tratamentos de desfoliação	13
3.2. Carboidratos Não-Estruturais e armazenamento de água	15
4 DISCUSSÃO	15
5 CONCLUSÃO	17
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	17

RESUMO

Na ausência de estresses ambientais ou antrópicos, as espécies vegetais apresentam diferentes estratégias na alocação de reservas energéticas em diferentes compartimentos da planta, principalmente nas raízes. No entanto, os conteúdos de Carboidratos não-estruturais (CNEs) podem sofrer alterações com a necessidade da planta recuperar biomassa foliar após distúrbios. Foi verificado como as reservas energéticas de amido e açúcares não-redutores (ANRs) variam em nove espécies da caatinga após simulação de perda de folhas. O experimento foi realizado com indivíduos juvenis dos quais alguns sofreram desfoliação total e outros tiveram sua biomassa foliar mantida. Plantas juvenis da Caatinga apresentaram diversas estratégias na alocação de CNEs ao sofrerem desfoliação. *Amburana cearenses* e *Cochlospermum vitifolium* reduziram suas concentrações de amido radicular após desfoliação, indicando o uso para recuperação da biomassa foliar. As demais espécies apresentaram a manutenção do CNE radicular, demonstrando uma estratégia mais conservadora na utilização dos recursos. Foi encontrado uma relação positiva entre os conteúdos de CNEs e o armazenamento de água nas raízes, tal fato indica que a manutenção de altos conteúdos de CNEs em espécies da Caatinga podem estar relacionados não apenas com a recuperação da biomassa após estresses ambientais ou antrópicos, mas também é um importante mecanismo para manutenção do potencial osmótico da raiz e armazenamento de água.

Palavras-chave: Estresse ambiental, Desfoliação, Reserva energética, Alocação.

ABSTRACT

In the absence of environmental or anthropic stress, plant species present different strategies to storage reserves in the different plant compartments, mainly in the roots. However, non-structural carbohydrates content (NSCs) may change with the plant need to recover biomass after disturbances. In the present work, we verified how NSCs changed after defoliation events. The experiment was carried with juvenile individuals, some of which suffered total defoliation while others had their leaf biomass maintained.

Juvenile plants of the Caatinga presented several strategies in the allocation of CNEs after defoliation. *A. cearensis* and *C. vitifolium* species reduced their starch concentrations after defoliation, indicating the use of storage starch for biomass recovery. The other species preserved their root CNEs, demonstrating a more conservative strategy. A positive relationship was found between CNE contents and water storage in the roots. This indicates that the maintenance of high CNE storage in Caatinga plant species may be related not only to biomass recovery after grazing, but also as an important mechanism for root water storage.

Keywords: Environmental Stress, Defoliation, Reserve Energy, Allocation.

1. INTRODUÇÃO

Sob estresses sazonais e períodos de estiagem, fenômenos comuns e característicos em florestas tropicais secas, as espécies vegetais tendem a perder biomassa foliar e caulinar (biomassa aérea). Como resultado da evolução surgiram adaptações que permitiram as plantas sobreviverem diante de tais estresses, como por exemplo, mecanismos de reposição (Bellingham and Sparrow, 2000; Bond and Midgley, 2003). O rebrotamento é uma mecanismo de recomposição permite a recuperação da biomassa aérea perdida por consequência de algum distúrbio ou condição climática (Vesk and Westoby, 2004). O armazenamento de reservas energéticas, investimentos nutricionais e mudanças no desenvolvimento de mecanismos de reserva são importantes para o sucesso no reestabelecimento

As plantas obtêm carbono através da fotossíntese e o usam para funções metabólicas e estruturais. Em períodos de alta produtividade, uma pequena parte excedente deste carbono é encadeada e destinada à composição de carboidratos não-estruturais (CNE) (Martínez-Vilalta et al., 2016). Reservas de CNEs apresentam a função de manter o metabolismo de plantas a noite e em períodos de estresses ambientais e bióticos, como por exemplo, herbivoria e pastejo, no meio em que estejam inseridas (Piper and Fajardo, 2014). CNEs podem ser armazenados em diferentes compartimentos das plantas (como folhas, caule e raízes) em diferentes concentrações. Essas concentrações irão variar de acordo com as funções dos diferentes compartimentos na dinâmica do carbono da planta. Os CNE incluem principalmente amido e ANRs. O amido

é um composto de cadeia estrutural complexa, e nas plantas ele é armazenado exclusivamente para uso futuro nas raízes, enquanto os açúcares solúveis exercem uma gama de funções de forma imediata (Dietze et al., 2013). Os açúcares não-redutores são responsáveis pelo desenvolvimento da defesa e respiração, além de serem também metabólitos intermediários (Martínez-Vilalta et al., 2016); e quando associado à outros compostos de carbono, estão incluídos na tolerância a baixas ou altas temperaturas e reparo do xilema (Secchi and Zwieniecki, 2011). Além disso, ANRs tem sido descritos como importantes na regulação osmótica em plantas sob estresses hídricos (Galvez et al., 2011). Sobre estresse hídrico as plantas aumentam as concentrações de ANR nas raízes, reduzindo seu potencial osmótico e aumentando a aquisição de água no solo.

A Caatinga, floresta semiárida brasileira, é caracterizada por apresentar chuvas concentradas em um curto período do ano (Leal and Tabarelli, 2005). Apresenta altas temperaturas e taxas de luminosidade que torna o ambiente ainda mais estressante para as plantas. Mesmo com uma vegetação adaptada a lidar com a sazonalidade característica desse bioma, a vegetação local tem padecido sob tais condições devido à alta variabilidade do volume de chuvas ao longo dos anos (Souza et al., 2016). A redução na abundância de plantas arbóreas em estágios iniciais de vida aumenta a susceptibilidade desses ecossistemas, podendo transformá-los em fragmentos com baixa cobertura vegetal e predominância de uma vegetação herbáceo-arbustiva (Araújo, 2013; Marinho et al., 2016). A capacidade de rebrotamento das árvores está amplamente distribuída entre espécies da Caatinga, no entanto, a identificação de espécies mais propícias ao uso em projetos de restauração é importante para que tais projetos obtenham sucesso mesmo com a alta variabilidade climática. Para isso, estudos acerca de características como acúmulo de reservas energéticas que aumentam as chances de sobrevivência ao longo do período de estiagem se mostram importantes para obtenção de maior sucesso em projetos de restauração.

No presente trabalho verificamos como a desfoliação afeta os conteúdos de carboidratos não-estruturais (Amido e ANR) estocados nas raízes de espécies arbóreas da Caatinga. Como objetivos específicos buscamos: i) Verificar se as reservas de amido e ANR da raiz são utilizadas pela planta após desfoliação e se esse padrão difere entre espécies; ii) Averiguar se as reservas de ANR radiculares estão relacionados com a capacidade de retenção de água pelas raízes, e iii) verificar a relação de CNEs sobre a recuperação de biomassa após eventos de desfoliação.

Esperamos verificar uma variação nas concentrações de CNEs entre as espécies, com algumas utilizando esse recurso para recuperação de biomassa e outras adotando estratégias mais conservadoras. Espécies com maior conteúdo de ANR radicular estocam mais água em suas raízes, devido ao menor potencial osmótico ocasionado pelas altas concentrações. Plantas com raízes tuberosas apresentam maior facilidade na recuperação de biomassa foliar devido armazenamento de reservas em maior quantidade.

2 Materiais e métodos

2.1 Local do experimento

O experimento foi realizado em casa de vegetação localizada na Floresta Nacional de Açu, administrada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). A reserva está localizada no município de Assú, estado do Rio Grande do Norte. O clima local é semiárido com precipitação anual que varia entre 400 e 600mm e temperatura média de 28°C (Alvares et al., 2013). A vegetação de Caatinga cobre toda a área da reserva.

2.2 Nove espécies utilizadas para produção de mudas

Através de uma breve revisão de literatura foram verificados os tempos de germinação para sementes de nove espécies arbóreas da Caatinga pertencentes a sete famílias botânicas (Tabela 1). As sementes foram colocadas para germinar em ordem decrescente do tempo necessário para a germinação de cada espécie, primeiro as que requerem maior tempo de germinação e por último as que tem baixo tempo para que a germinação entre todas as espécies ocorresse de forma sincronizada. Para germinação as sementes foram colocadas em sementeiras de plástico com substrato composto por areia e irrigadas duas vezes ao dia. Foram produzidas 44 plantas por espécie, totalizando 396 plantas. Após a germinação as plântulas foram transplantadas para sacos plásticos com quatro litros de volume total. O substrato utilizado teve a seguinte composição: 50% de solo de areia, 25% de barro e 25% de adubo orgânico. As plantas receberam irrigação por aspersão durante 30 min/dia até o final do experimento.

Tabela 1 – Lista de espécies que foram utilizadas no experimento.

Família	Espécie	Nome popular
Anacardiaceae	<i>Spondias tuberosa</i> (Arruda)	Umbu
Apocynaceae	<i>Aspidosperma pyriformium</i> (Mart. & Zucc.)	Pereiro
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd., Spreng.)	Algodão
Capparaceae	<i>Cyanophalla hastata</i> (Jacq., J.Presl)	Feijão bravo
Fabaceae	<i>Amburana cearenses</i> (Allemão, A.C.Sm.)	Cumarú
Fabaceae	<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul., L.P.Queiroz)	Jucá
Fabaceae	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd., Poir.)	Jurema Preta
Malvaceae	<i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze, K.Schum.)	Barriguda
Rhamnaceae	<i>Zizyphus joazeiro</i> (Mart.)	Juazeiro

2.3 Delineamento experimental

Após dois meses de crescimento em casa de vegetação, as plantas foram divididas em 12 blocos de repetição. Cada bloco continha todas as espécies estudadas, foram utilizadas duas plantas por espécie sendo que uma delas teve sua biomassa foliar totalmente retirada e a outra teve sua biomassa foliar mantida intacta (controle). A retirada completa da biomassa foliar das plantas buscou simular uma ação de pastejo por caprinos, prática bastante difundida na Caatinga. Após o tratamento de desfoliação ser implementado as plantas continuaram recebendo irrigação durante três meses.

Após três meses foram coletadas informações das seguintes características: 1) biomassa foliar seca e fresca, 2) biomassa radicular fresca e seca e 3) concentrações de ANR e amido nas raízes. Dos 12 blocos, sete foram utilizados para coleta de dados de biomassa, os cinco restantes utilizados para coleta dos dados bioquímicos, pelo fato desse material ter que ser congelado ainda fresco impossibilitando a verificação da biomassa seca na mesma planta.

2.4 Biomassa foliar e radicular

Para a pesagem cada planta foi dividida em três compartimentos: folhas, caule e raiz, sendo que o compartimento caule não foi utilizado no presente trabalho. O material coletado de folha e raiz tiveram suas biomassas frescas pesadas (peso fresco) e as mesmas partes foram pesadas após secagem a 70°C por 72 horas em estufa (peso seco). As pesagens foram realizadas individualmente em balança de precisão (SHIMADZU AUW220D).

2.5 Reservas energéticas

As verificações das concentrações de carboidratos não-estruturais para as plantas foram obtidas a partir de cinco plantas de cada espécie em cada tratamento (desfoliada e controle). As análises bioquímicas foram realizadas em parceria com o Laboratório de Estudos em Biotecnologia Vegetal, localizado na Universidade Federal do Rio Grande do Norte. A extração de Açúcares não Redutores (ANR) foi realizada a partir de amostras contendo aproximadamente 200 mg de massa fresca de raízes maceradas, empregando cinco ml de etanol 80% (v/v) a 60 °C por 30 min em tubos de vidro hermeticamente fechados. Após coleta do sobrenadante, os resíduos foram re-extraídos. Os sobrenadantes coletados foram reunidos, totalizando 10 mL de extrato por amostra, ao passo que os resíduos foram reservados para extração e quantificação de amido. A quantificação de ANR foi feita com o reagente da antrona (Morris 1948; Yemm e Willis 1954) pelo método de Van Hendel (1968). Em cada determinação, 100 µL da amostra, 800 µL de água destilada e 100 µL de KOH 30% (m/v) foram pré-incubados a 100 °C durante 10 min. Após resfriamento, foram adicionados 2,5 mL do reagente antrona em cada amostra. A leitura foi realizada a 620 nm e a quantidade de ANR das amostras foi calculada a partir de uma curva padrão de sacarose.

O amido foi extraído a partir dos resíduos obtidos após a extração de ANR. Os resíduos foram macerados com 1,5 mL de ácido perclórico 30% (v/v) e centrifugados a uma velocidade de 10.000 rotações/minuto durante 10 min. Os sobrenadantes foram coletados e os precipitados re-extraídos com 1 mL de ácido perclórico 30% (v/v) por mais duas vezes. Em seguida, os sobrenadantes foram reunidos, perfazendo 3,5 mL de extrato por amostra. A quantificação do amido foi realizada com o reagente de antrona (Morris, 1948; Yemm e Willis, 1954) pelo método de McCready et al. (1950). Para cada determinação, foram adicionados 100 µL da amostra, 900 µL de água destilada e, após o resfriamento adicionados 2,5 mL do reagente de antrona. A leitura foi realizada a 620 nm e a quantidade de amido das amostras calculada utilizando uma curva padrão de D-glicose, multiplicando os valores obtidos pelo fator 0,9 para conversão em amido.

2.6 Análises estatísticas

Para testar o efeito da desfoliação sobre os conteúdos de amido e ANR foram utilizados testes de análise de variância (ANOVA). Como variáveis explanatórias foram utilizados *espécie* e *tratamento de desfoliação* (dois níveis: controle e desfoliada). O efeito da interação entre as variáveis explanatórias foi verificado para cada modelo. Quando alguma variável explanatória apresentou efeito significativo foi realizado teste *a posteriori de Tukey* para obtenção das diferenças entre as combinações dos tratamentos de *desfoliação e espécie*.

O efeito dos açúcares não-redutores sobre o armazenamento de água nas raízes foi verificado através de modelos lineares. Os conteúdos de amido e ANR foram utilizados como variáveis explanatórias e o armazenamento de água como variável resposta. Valores de amido e ANR foram log-transformados para garantir a homogeneidade de variâncias e distribuição normal erros.

3 Resultados

3.1 Alteração nas concentrações de ANR e amido entre espécies e tratamentos de desfoliação

As concentrações de ANR e amido nas raízes apresentam ampla variação entre as espécies utilizadas (Tabela 2 e Figura 1). Foi detectado uma interação significativa entre as espécies e o tratamento de desfoliação para alterações em estoque de amido e ANR (Tabela 2). A redução de amido radicular foi observada em três espécies: *C. vitifolium*, *A. cearenses*, *A. pyrifolium* (Figura 1A). Em relação aos ANR houve um aumento no conteúdo em indivíduos de *C. vitifolium* e *A. cearensis* que sofreram desfoliação em relação as plantas controle, enquanto *S. tuberosa* foi a única que apresentou uma redução em ANR (Figura 1B). As espécies *Ceiba glaziovii*, *Cynophalla hastata*, *Zizyphus joazeiro*, *Libidibia ferrea* e *Mimosa tenuiflora* não apresentaram alteração significativa em Carboidratos Não-Estruturais após a desfoliação.

Carboidratos não-estruturais não influenciaram a recuperação de biomassa foliar após eventos de desfoliação ($R^2 = 0.012$, $p = 0.618$).

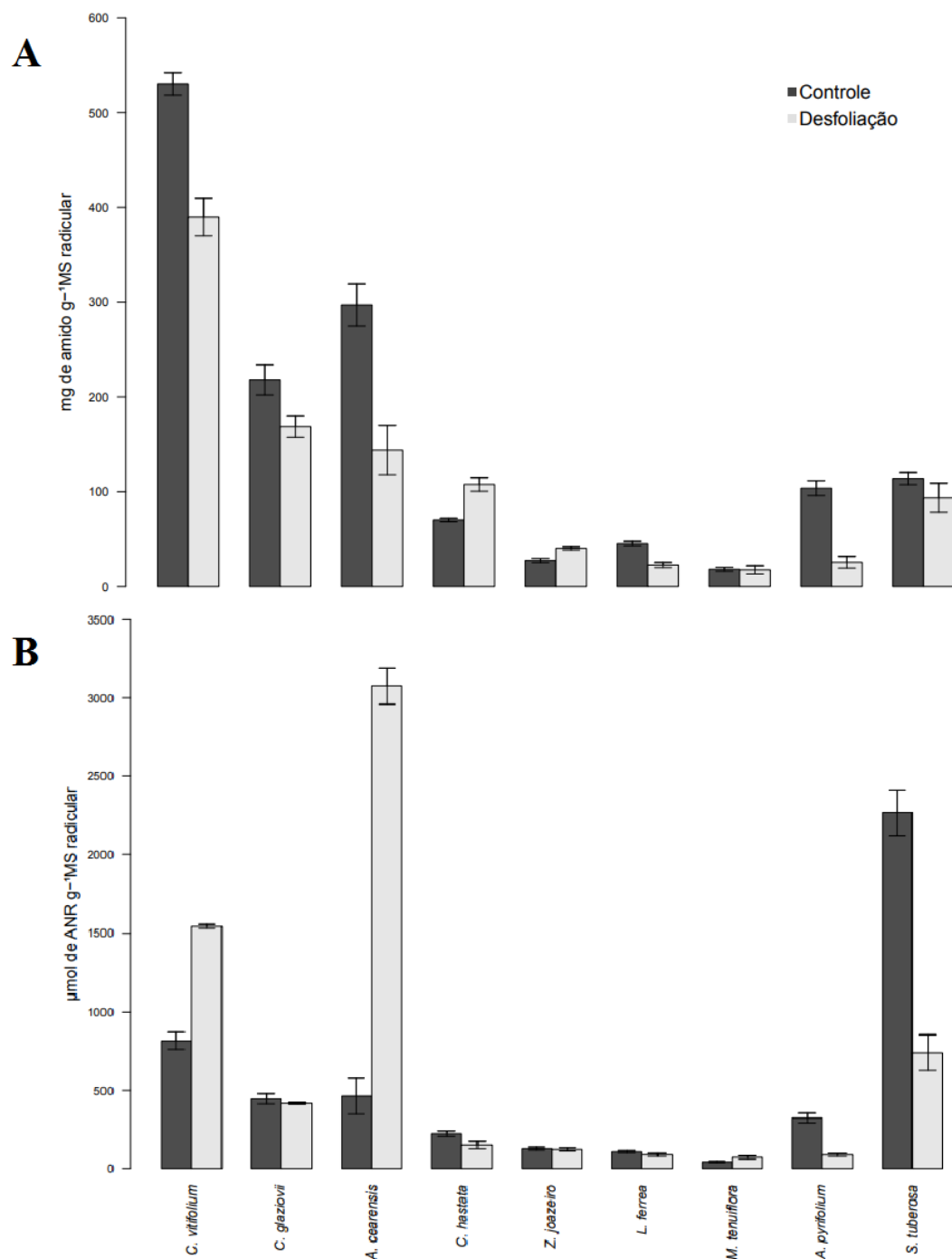


Figura 1. Conteúdo de amido (A) e açúcares não-redutores (B) em resposta aos tratamentos controle e desfoliação. Barras pretas indicam a média das concentrações de amido e ANR em plantas do tratamento controle e barras cinzas indicam as médias de amido e ANR em plantas que receberam tratamento de desfoliação. Barras de erro indicam o intervalo de confiança a 95%.

Tabela 2 – Resultados das análises de variância realizadas para verificar se os conteúdos de amido e ANRs radiculares variam entre espécies em resposta a desfoliação.

Tratamentos	Amido			Açúcares não-redutores	
	Gl	F	P	F	P
Desfoliação (D)	1	26,27	<0,001	1,785	0,189
Espécie (E)	8	301,1	<0,001	245,061	<0,001
D*E	8	145,51	<0,001	165,969	<0,001

3.2 Carboidratos Não-Estruturais e armazenamento de água

O armazenamento de água foi positivamente relacionado com os conteúdos de açúcares não-redutores ($R^2 = 0.50$, $p < 0.001$, Figura 2). Em relação ao conteúdo de ANR influenciando o armazenamento de água, houve uma interação significativa entre o tratamento de desfoliação e conteúdo de ANR. O aumento do ANR na raiz auxiliou o armazenamento de água na raiz em uma taxa maior em plantas controle em relação as plantas desfoliadas (Figura 2).

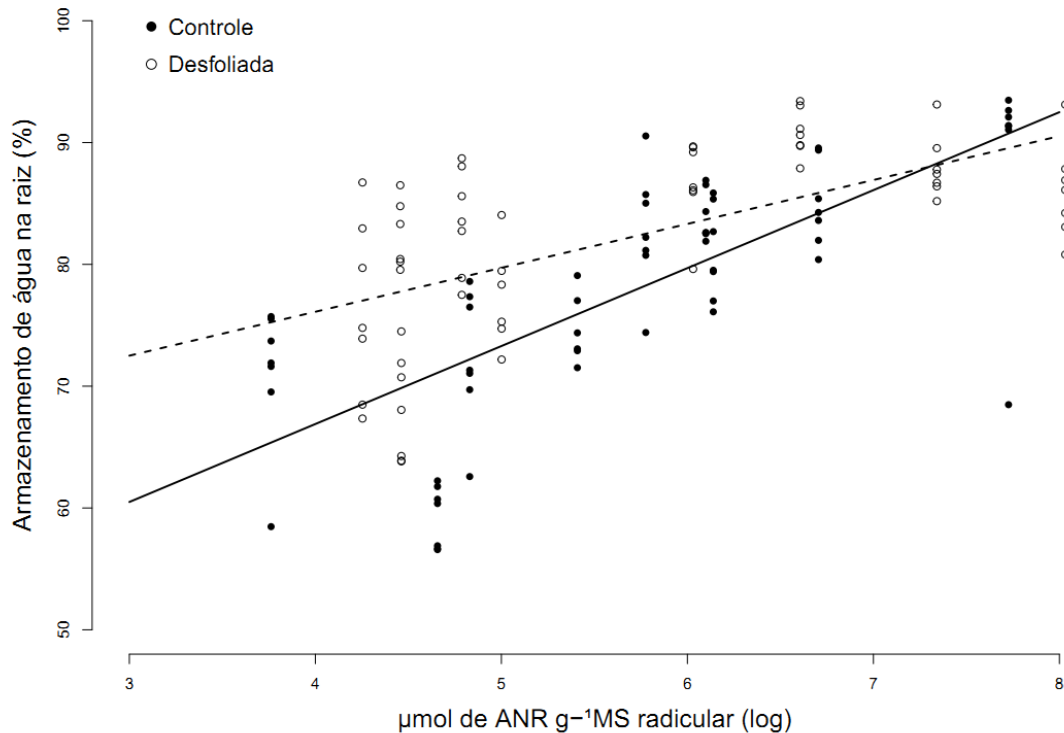


Figura 2. Influência do conteúdo de ANR de plantas dos tratamentos controle e desfoliação sobre a porcentagem de água armazenada na raiz.

4 Discussão

O conteúdo de amido e açúcares não-redutores presentes nas raízes diferiam nas espécies quando verificadas após o evento de desfoliação. Tanto na verificação intraespecífica quanto na interespecífica. O armazenamento de conteúdos de carboidratos não-estruturais estocados nas raízes demonstrou ser uma estratégia de grande importância para as espécies de ambiente secos. Foi verificado que muitas destas espécies utilizam esses carboidratos para garantir armazenamento de água em suas raízes. Em ambientes naturais a manutenção de água pode ser importante para a reposição de biomassa foliar e auxiliar na manutenção e sobrevivência principalmente quando se encontram sobre estresses ou distúrbios, sejam eles de origem natural ou antrópico.

O conteúdo de amido radicular variou entre as espécies e tratamentos de desfoliação. As espécies *C. vitifolium* e *A. cearenses* tiveram a redução de amido seguido do aumento do conteúdo de ANRs nas plantas que receberam tratamento de corte. A redução nas concentrações de amido podem indicar que essas reservas foram utilizadas

para recomposição da biomassa foliar perdida (Dietze et al., 2013; Poorter et al., 2010). Após distúrbio de perda de folhas, espécies de plantas em ambientes semiáridos utilizam de um mecanismo no qual a reserva de amido que está armazenada nas raízes pode auxiliar na manutenção de açúcares não-redutores, podendo estar diretamente ligado à investimento em crescimento e recuperação de folhas (Galvez et al., 2011). A espécie *S. tuberosa* apresenta xilopódio na sua estrutura, essa característica demonstrou ser uma adaptação para reserva prioritariamente de água, pois ele apontou baixos conteúdos de amido. As demais espécies presentes no experimento apresentaram estratégias conservativas em resposta ao distúrbio de perda de folhas. Elas mantiveram suas reservas de amido e açúcares não-redutores não havendo variação nos CNE após a desfoliação. Essas espécies podem ter mobilizado CNEs contidas no caule para a recuperação do tecido foliar (Martínez-Vilalta et al., 2016). Esta não foi uma medida realizada neste estudo, reservas energéticas de caules são aspectos a serem considerados em estudos futuros.

No nosso estudo, apesar de os carboidratos não-estruturais não demonstrarem estatisticamente efeitos significativos sobre a recuperação da biomassa foliar das espécies utilizadas, os CNEs ainda assim surtiram efeito sobre o conteúdo de água nas raízes. O aumento do conteúdo de água nas raízes em resposta a ANR pode ser um mecanismo relacionado a sobrevivência em ambientes semiáridos e não a recuperação de biomassa. Outros estudos podem verificar o efeito de características foliares, como a área específica da folha por exemplo, sobre a regeneração após eventos de desfoliação. Plantas da Caatinga apresentam a estratégia de acúmulo de carboidratos nas raízes para regulação osmótica. A alta concentração desses açúcares reduz o potencial hídrico no citosol das células da raiz fazendo com que ocorra maior absorção e armazenamento de água (Taiz et al., 2017). A não utilização de carboidratos não-estruturais radiculares de algumas espécies podem estar relacionadas com a manutenção do potencial osmótico na raiz. Esse efeito foi verificado em resposta a estresses hídricos em outros estudos (Galvez et al., 2011). O tratamento de desfoliação não influenciou essa relação para amido. Já ANRs apresentaram um efeito diferente para plantas desfoliadas e controle. Espécies com baixos conteúdos de ANR apresentaram maiores capacidades de armazenamento de água que plantas controle, já sob altas concentrações as capacidades de armazenamento se igualam. Essa variação pode estar relacionada as diferentes fisiologias das espécies utilizadas, principalmente relacionado a eficiência do uso de água (Janeček and Klimešová, 2014).

5 Conclusão

Carboidratos não-estruturais se demonstraram importantes para a manutenção do potencial osmótico de espécies na Caatinga e para o armazenamento de água nas raízes. A redução do amido radicular em duas espécies indica que essas reservas podem ser importantes na recuperação de folhas após eventos de desfoliação e secas. A manutenção de água na raiz em ambientes sazonais é de fundamental importância para lidar com a alta variabilidade climática presente na Caatinga. Além da recuperação de biomassa foliar após o período de estiagem, essas reservas podem estar relacionadas principalmente com a sobrevivência dessas espécies em ambientes naturais. A identificação desse mecanismo pra espécies da Caatinga pode auxiliar na seleção de espécies mais resistentes em projetos de restauração de áreas degradadas, considerando cenários futuros de imprevisibilidade climática para o semiárido brasileiro. Futuros estudos podem relacionar as concentrações de CNEs ao desenvolvimento e sobrevivência em condições de campo.

6 Referências bibliográficas

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* 22, 711–728.
- Araújo, J.A. de., 2013. Manejo pastoril sustentável da caatinga, *Journal of Chemical Information and Modeling*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Bellingham, P.J., Sparrow, A.D., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities, *Oikos* 89:2, 409-416. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2003. The Evolutionary Ecology of Sprouting in Woody Plants. *Source Int. J. Plant Sci. Int. J. Plant Sci. Int. J. Plant Sci* 1643, 103–114. doi:10.1086/374191
- Dietze, M.C., Sala, A., Carbone, M.S., Czimczik, C.I., Mantooth, J.A., Richardson, A.D., Vargas, R., 2013. Nonstructural Carbon in Woody Plants 1–21.

<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>

- Galvez, D.A., Landhäusser, S.M., Tyree, M.T., 2011. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: Does simulated drought induce reserve limitation? *Tree Physiol.* 31, 250–257. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr012>
- Handel, E. V.; Direct microdetermination of sucrose. *Analytical Biochemistry*, n. 22, p.280- 283, 1968
- Janeček, Š., Klimešová, J., 2014. Carbohydrate storage in meadow plants and its depletion after disturbance: Do roots and stem-derived organs differ in their roles? *Oecologia* 175, 51–61. doi:10.1007/s00442-014-2900-3
- Leal, I.R., Tabarelli, M., n.d. *Ecologia e Conservação da Caatinga*.
- Marinho, F.P., Mazzochini, G.G., Manhães, A.P., Weisser, W.W., Ganade, G., 2016. Effects of past and present land use on vegetation cover and regeneration in a tropical dryland forest. *J. Arid Environ.* 132, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.04.006>
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F., Lloret, F., 2016a. Dynamics of non- structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecol. Monogr.* 86, 495–516.
- McCready, R.M., Guggolz, J., Silveira, V., Owens, H.S. Determination of Starch and Amylose in Vegetables. *Analytical Chemistry* n. 22, p.1156–1158, 1950.
- Morris, D.L. Quantitative determination of carbohydrates with Dreywood’s anthrone reagent. *Science* n. 107, p. 254–255, 1948.
- Piper, F.I., Fajardo, A., 2014. Foliar habit , tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12284>
- Poorter, L., Kitajima, K., Mercado, P., Na, J.C., Melgar, I., Prins, H.H.T., 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91, 2613–2627.
- Secchi, F., Zwieniecki, M.A., 2011. Sensing embolism in xylem vessels : the role of sucrose as 514–524. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02259.x>

Taiz, L., Zeiger, E., Møller, E.M., Murphy, A., 2017. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*.

Vesk, P.A., Westoby, M., 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *J. Ecol.* doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00871.

Yemm, E.W., Willis, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal* n. 57, p. 508–514, 1954.