



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

ALEXANDRE EMANUEL REGIS HOLANDA

**COMO A ABSORÇÃO FOLIAR DE ORVALHO AFETA PLANTAS JOVENS
DECÍDUAS E SEMPRE-VERDES DA VEGETAÇÃO SAZONALMENTE SECA
BRASILEIRA?**

**FORTALEZA
2018**

ALEXANDRE EMANUEL REGIS HOLANDA

COMO A ABSORÇÃO FOLIAR DE ORVALHO AFETA PLANTAS JOVENS DECÍDUAS
E SEMPRE-VERDES DA VEGETAÇÃO SAZONALMENTE SECA BRASILEIRA?

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceara, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.

FORTALEZA
2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- H669c Holanda, Alexandre Emanuel Regis.
Como a absorção foliar de orvalho afeta plantas jovens decíduas e sempre-verdes da vegetação sazonalmente seca brasileira? / Alexandre Emanuel Regis Holanda. – 2018.
73 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2018.
Orientação: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.
1. absorção foliar de orvalho (AFO). 2. longevidade foliar. 3. taxa de crescimento relativo (TCR). 4. traçador apoplástico. 5. vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB). I. Título.

CDD 577

ALEXANDRE EMANUEL REGIS HOLANDA

COMO A ABSORÇÃO FOLIAR DE ORVALHO AFETA PLANTAS JOVENS DECÍDUAS
E SEMPRE-VERDES DA VEGETAÇÃO SAZONALMENTE SECA BRASILEIRA?

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 27/03/2018.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará – UFC

Profa. Dra. Andréa Pereira Silveira (Examinadora)
Universidade Estadual do Ceará – UECE

Profa. Dra. Roberta Boiscaini Zandavalli (Examinadora)
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda (Examinador)
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Waldir Mantovani (Examinador)
Universidade de São Paulo – USP

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN);

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES) pela bolsa de auxílio;

A todos os Professores do PPGERN pelo conhecimento transmitido em sala de aula;

À minha orientadora, Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares, pela colaboração e confiança em meu trabalho;

À Dra. Celli Muniz do Laboratório de Microscopia Eletrônica;

Aos professores membros da banca examinadora pela disponibilidade para avaliar e sugerir melhorias na tese;

Ao Robson Mendes, técnico do Laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal, pelos ensinamentos, suporte e estímulo para a conclusão da pesquisa;

Aos colegas do Laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal, Lauana Oliveira e James Castro, pelas contribuições nos experimentos;

Aos amigos Ivan Jeferson, Selma Freire, Dayana Oliveira e Camila Domingues pela força e companhia durante meu processo;

Aos pós-doutorandos, Bruno Cruz e Ellen Dantas, pelas imensuráveis colaborações na produção deste trabalho.

À minha família - Zita, Jobson e Daniel - pelo amor e incentivo para prosseguir em minha jornada.

A todos vocês, muito obrigado!

RESUMO

A absorção foliar de orvalho (AFO) é um importante mecanismo de aquisição alternativa de água para plantas da vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB). Entretanto, novas pesquisas que descrevam as vias anatômicas envolvidas nesse mecanismo e os efeitos do orvalho no *status* hídrico, nas trocas gasosas, na longevidade foliar, no crescimento e morfologia de plantas podem ampliar os conhecimentos sobre AFO na VSSB. Propomos testar as seguintes hipóteses: (1) o efeito da AFO no *status* hídrico, nas trocas gasosas e na longevidade foliar é maior em espécies decíduas que em sempre-verdes; (2) a AFO favorece o crescimento, a manutenção das folhas e a resistência de plantas jovens à seca. Portanto, submetemos plantas jovens decíduas e sempre-verdes aos tratamentos de irrigação, simulação de orvalho de longa e curta duração e restrição de água. Conduzimos o trabalho em duas linhas: (1) verificamos as rotas de AFO e sua contribuição no desempenho ecofisiológico das folhas mediante análises anatômicas, aplicações de solução de traçador apoplástico e medidas de potencial hídrico, trocas gasosas e longevidade foliar; (2) investigamos a contribuição da AFO no balanço de carbono de acordo com mensurações de crescimento, estágios de murcha foliar, manutenção das folhas e resistência à seca. Constatamos que as plantas das espécies decíduas inicial (*Mimosa caesalpiniiifolia*) e tardias (*Combretum leprosum* e *Libidibia ferrea*), assim como a espécie sempre-verde (*Cynophalla flexuosa*) foram capazes de absorver água através de suas folhas via cutículas e/ou tricomas peltados. O processo de AFO depende do maior tempo de exposição das folhas ao orvalho. Embora todas as espécies tenham prolongado a longevidade foliar ao receberem orvalho, as plantas jovens da espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, possuem regulação estomática próxima da regulação estritamente isohídrica e tiveram maior *status* hídrico foliar, trocas gasosas (g_s e A), crescimento, sobrevivência, resistência à seca, longevidade foliar e produção de novas folhas ao longo do tempo. Assim, a AFO é relevante no estabelecimento de plantas jovens com diferentes fenofases na VSSB.

Palavras-chave: Absorção foliar de orvalho (AFO). Longevidade foliar. Resistência à seca. Taxa de crescimento relativo (*TCR*). Traçador apoplástico. Trocas gasosas. Vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB).

ABSTRACT

Foliar absorption of dew (FAD) is an important alternative water acquisition mechanism for plants from Brazilian Seasonally Dry Vegetation (BSDV), including the *caatinga* vegetation of Brazilian semiarid. However, new research describing the anatomical pathways involved in this mechanism and the effects of dew on water *status*, gas exchange, leaf life span, growth and plant morphology can increase knowledge about AFO in BSDV. We propose two hypotheses: (1) the FAD increases leaf water *status*, gas exchange and the leaf life span of deciduous more than evergreen species; (2) the FAD favors growth, leaf maintenance and resistance of young plants to drought. Therefore, we submitted deciduous and evergreen young plants to treatments of irrigation, simulation of long and short duration dew and water restriction. The work was conducted in two lines: (1) verification of FAD routes and their contribution in the ecophysiological performance of leaves through anatomical analysis, apoplastic tracer solution applications and measures of water potential, gas exchange and leaf life span; (2) investigation of the contribution of FAD in the carbon balance according to measurements of growth, leaf wilt stages, leaf maintenance and resistance to drought. We found out that early (*Mimosa caesalpiniiifolia*) and late (*Combretum leprosum* and *Libidibia ferrea*) deciduous plants, as well as the evergreen species (*Cynophalla flexuosa*) were able to absorb water through their leaves by their cuticles and/or peltate trichomes. The FAD process depends on the longer leaf exposure to dew. Although all species have prolonged leaf life span upon dew, young plants of the evergreen species, *C. flexuosa*, have stomatal regulation close to strictly isohydric regulation and had higher leaf water *status*, gas exchange (g_s and A), growth, survival, resistance to drought, leaf life span and the production of new leaves over time. Thus, FAD is relevant for the establishment of young plants with different phenophases in the BSDV.

Keywords: Apoplastic tracer. Foliar absorption of dew (FAD). Gas exchange. Leaf life span. Relative growth rate (*RGR*). Resistance to drought. Brazilian Seasonally Dry Vegetation (BSDV).

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	9
2	HOW DOES FOLIAR ABSORPTION OF DEW AFFECT GAS EXCHANGE AND LEAF LIFE SPAN IN YOUNG DECIDUOUS AND EVERGREEN PLANTS IN A DRY TROPICAL FOREST?	20
3	A DURAÇÃO DO ORVALHO AFETA A MORFOLOGIA E RESISTÊNCIA À SECA EM PLANTAS JOVENS DECÍDUAS E SEMPRE-VERDES NA VEGETAÇÃO SAZONALMENTE SECA?	45
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	70
	REFERÊNCIAS	71

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os eventos de orvalho em ambientes sazonalmente secos podem minimizar o alto déficit de pressão de vapor atmosférico, reduzir a transpiração da vegetação e servir como fonte de água para plantas (PINA *et al.*, 2016; WEN *et al.*, 2012), diminuindo o impacto da seca em plantas com raízes mais superficiais (POORTER; HAYASHIDA-OLIVER, 2000). Apesar da absorção foliar de orvalho ser ecologicamente importante para plantas de regiões semiáridas (BEM-ASHER; ALPERT; BEN-ZVI, 2010; JACOBS; HEUSINKVELD; BERKOWICZ, 1999; MARTIN; VON WILLERT, 2000; PINA *et al.*, 2016; XIAOHUA *et al.*, 2016), mudanças climáticas globais podem proporcionar um clima mais quente e seco com redução na formação de orvalho (XU; YAN; TANG, 2015), o que levaria ao aumento da vulnerabilidade dessas regiões à desertificação (SANTOS *et al.*, 2014). Apesar da alta demanda evaporativa da vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB) o orvalho se forma à noite, pode se estender até três meses após o período chuvoso e sua absorção pelas folhas por aumentar o *status* hídrico foliar de *Combretum leprosum* Mart. na estação seca (PINA *et al.*, 2016). Desse modo, estratégias de resistência à seca combinadas às diferenças espaciais e temporais na disponibilidade hídrica podem ter efeitos profundos nos padrões de distribuição das espécies (ENGELBRECHT; KURSAR, 2003).

As folhas, mesmo absorvendo menores quantidades de água que as raízes, podem atuar como captadoras de água e contribuir para o funcionamento fisiológico de plantas durante secas sazonais (PINA *et al.*, 2016; VOGEL; MÜLLER-DOBLIES, 2011; XIAOHUA *et al.*, 2016). A absorção hídrica foliar é um mecanismo relevante nos processos fisiológicos e adaptativos de plantas, pois contribui para o aumento do *status* hídrico (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2016; PINA *et al.*, 2016), da condutância estomática (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013, 2016), da assimilação de CO₂ (ZHUANG; RATCLIFFE, 2012), do crescimento (CASSANA; DILLENBURG, 2013; ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013), da manutenção foliar (GRAMMATIKOPOULOS; MANETAS, 1994; ZHUANG; RATCLIFFE, 2012) e da sobrevivência (BARRADAS; GLEZ-MEDELLÍN, 1999; ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013).

A capacidade de absorver água pelas folhas em algumas plantas pode ser essencial à sobrevivência das mesmas quando estão sob déficit hídrico e pode ocorrer durante eventos ocasionais de chuva (BRESHEARS *et al.*, 2008; MUNNÉ-BOSCH, 2010), neblina (CASSANA *et al.*, 2016; ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013, 2016) ou orvalho (HANISH; LOHREY; BUERKERT, 2015; XIAOHUA *et al.*, 2016). O orvalho é um fenômeno climático

relevante na hidrologia dos ecossistemas terrestres e sua absorção pelas folhas faz parte da economia geral de água da vegetação em ambientes sazonalmente secos, por exemplo: regiões montanhosas nos Estados Unidos (BREWER; SMITH, 1997) e Canadá (BOUCHER; MUNSON; BERNIER, 1995); mediterrâneo (BEM-ASHER; ALPERT; BEN-ZVI, 2010; GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; GRAMMATIKOPOULOS; MANETAS, 1994; MUNNÉ-BOSCH; NOGUÉS; ALEGRE, 1999); desertos da África Austral (MARTIN; VON WILLERT, 2000), da China (HAO *et al.*, 2012; LI *et al.*, 2014; XIAOHUA *et al.*, 2016; ZHANG *et al.*, 2009; ZHUANG; RATCLIFFE, 2012), dos Estados Unidos (MALEK; MCCURDY; GILES, 1999) e de Israel (JACOBS; HEUSINKVELD; BERKOWICZ, 1999); e semiáridos de Madagascar (HANISH; LOHREY; BUERKERT, 2015) e do Brasil (PINA *et al.*, 2016). Nesses ambientes, o orvalho pode exceder a quantidade e a frequência das chuvas ou até mesmo ser a única fonte de água para as plantas (RICHARDS, 2004).

Estudos realizados em regiões semiáridas mostraram que o orvalho pode se formar em todos os meses do ano (BAIER, 1966) e ocorre quando a superfície foliar apresenta a temperatura igual ou inferior ao ponto de orvalho, condensando o vapor de água e levando-o ao estado líquido (AGAM; BERLINER, 2006; BEYSENS, 1995). De acordo com WEN *et al.* (2012), três fontes de água estão envolvidas na formação do orvalho: os fluxos descendentes de vapor de água através da copa das plantas; os fluxos ascendentes originados da evaporação do solo; e a transpiração das folhas. Embora essa fonte alternativa de água possa contribuir para a sobrevivência de plantas jovens (STONE, 1957) e ser responsável por até 19% do aporte hídrico anual de ecossistemas semiáridos (HANISH; LOHREY; BUERKERT, 2015), ainda não está claro como o orvalho pode afetar os processos fisiológicos foliares em plantas jovens com diferentes fenofases.

Plantas em estágio inicial de desenvolvimento são mais intolerantes à seca por possuírem o sistema radicular menos desenvolvido e menor acesso aos recursos hídricos (CONDIT; HUBBELL; FOSTER, 1995). Plantas jovens também são mais suscetíveis à perda progressiva na capacidade de transporte de água e no armazenamento de carboidratos (MCDOWELL *et al.*, 2013). Desse modo, essas plantas podem ser favorecidas pela deposição do orvalho na camada superior do solo (AGAM; BERLINER, 2006; HAO *et al.*, 2012), pelo escoamento da água do orvalho da folhagem para o solo (VOGEL; MÜLLER-DOBLIES, 2011) e também pela absorção foliar de orvalho (PINA *et al.*, 2016; XIAOHUA *et al.*, 2016; ZHUANG; RATCLIFFE, 2012).

Além de aumentar o *status* hídrico das folhas, a absorção foliar de orvalho pode inverter o fluxo da seiva em espécies decíduas (LI *et al.*, 2014) e aumentar a taxa de assimilação de CO₂ em espécies sempre-verdes (MARTIN; VON WILLERT, 2000; ZHUANG; RATCLIFFE, 2012). Essa obtenção de água pelas folhas pode ser facilitada por estruturas especializadas, como tricomas (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013, 2016; PINA *et al.*, 2016), mas mesmo folhas sem estruturas especializadas podem ser permeáveis à água diretamente pela cutícula (LIMM; DAWSON, 2010; XIAOHUA *et al.*, 2016), hidatódios (MARTIN; VON WILLERT, 2000) e estômatos (BURKHARDT, 2010; BURKHARDT *et al.*, 2012). Em regiões áridas e semiáridas, os tricomas (ANDRADE, 2003; OHRUI *et al.*, 2007; PINA *et al.*, 2016) e a cutícula (KRAMER; BOYER, 1995; XIAOHUA *et al.*, 2016) são as vias de absorção foliar de orvalho mais comuns, independentemente da fenofase das plantas.

A abundância de tricomas pode prolongar a retenção de gotículas de água nas folhas e aumentar a absorção no mesófilo via epiderme (MUNNÉ-BOSCH; NOGUÉS; ALEGRE, 1999; PINA *et al.*, 2016). Entretanto, a densidade e a composição dos tricomas podem reduzir o contato do orvalho com o tecido epidérmico (BREWER; SMITH, 1997; FERNÁNDEZ *et al.*, 2014). Além dos tricomas, a água ainda pode permear a cutícula e ser armazenada nos tecidos hidrofílicos no interior da folha, já que os poros aquosos nas cutículas foliares são suficientemente grandes para permitir a passagem de água (FRANKE, 1967; GOLDSMITH; MATZKE; DAWSON, 2013; XIAOHUA *et al.*, 2016). Essa permeabilidade cuticular independe da espessura da cutícula ou da quantidade de cera depositada (OLIVEIRA; MEIRELLES; SALATINO, 2003; RIEDERER; SCHREIBER, 2001; SCHREIBER; RIEDERER, 1996). Assim, novas pesquisas podem relacionar as rotas de absorção com as possíveis melhorias no *status* hídrico, nas trocas gasosas, na longevidade foliar e no balanço de carbono em plantas jovens com fenofases contrastantes no semiárido brasileiro.

Além da capacidade de absorverem água pelas folhas, plantas sob estresse hídrico modulam as relações hídricas por meio de mecanismos reguladores, como o comportamento estomático (MARTINEZ-VILALTA *et al.*, 2014; MCDOWELL *et al.*, 2008; MCDOWELL *et al.*, 2011; OLIVEIRA, 2013). Estudos relataram que espécies vegetais sob o efeito da seca estão situadas dentro de um contínuo entre a regulação estomática isohídrica e anisohídrica (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2016). As plantas isohídricas tendem a fechar os estômatos, reduzir as trocas gasosas e aumentar a utilização das reservas de hidratos de carbono para

manter o metabolismo e evitar a falha hidráulica (MARTINEZ-VILALTA *et al.*, 2014; MCDOWELL *et al.*, 2008; OLIVEIRA, 2013; SKELTON; WEST; DAWSON, 2015). Ao reduzir as trocas gasosas, essas plantas mantêm o potencial hídrico foliar ao meio-dia relativamente constante (MCDOWELL *et al.*, 2008). As plantas anisohídricas tendem a manter os estômatos abertos e a perder mais água mesmo em estado de baixo potencial hídrico foliar (MARTINEZ-VILALTA *et al.*, 2014; MCDOWELL *et al.*, 2008; OLIVEIRA, 2013). Sendo assim, o potencial hídrico das plantas anisohídricas é mais vulnerável às mudanças na disponibilidade de água (MCDOWELL *et al.*, 2008). Estudos executados em florestas nebulares mostraram que as plantas anisohídricas possuem maior capacidade de absorção hídrica foliar que as isohídricas e que esse mecanismo favorece a manutenção do *status* hídrico, das trocas gasosas, da longevidade foliar e do crescimento dessas plantas (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013, 2016). Ainda não existem informações sobre a relação entre absorção foliar de orvalho, regulação estomática e fenofases em ambientes sazonalmente secos.

Em muitas espécies a regulação estomática ainda está relacionada ao ponto de perda do turgor (π_{TLP}) que é outro atributo fisiológico relevante para a tolerância das plantas à seca (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2016). O π_{TLP} é atingido quando a planta não pode absorver água suficiente para se recuperar da murcha (BARTLETT *et al.*, 2014) e resulta na diminuição da abertura estomática, das trocas gasosas e do crescimento (BLACKMAN; BRODRIBB; JORDAN, 2010; BRODRIBB *et al.*, 2003). Logo, o π_{TLP} permite uma avaliação da tolerância das plantas à seca e a sensibilidade das mesmas às mudanças das características climáticas (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012). Portanto, é importante investigar a tolerância de plantas à seca quando as mesmas absorvem água pelas folhas e possuem diferentes fenofases, regulação estomática e π_{TLP} na VSSB.

Embora os estudos elaborados por Pina *et al.* (2016) tenham sido pioneiros na VSSB, novos trabalhos que relacionem a absorção foliar de orvalho em plantas com diferentes fenofases ampliam o conhecimento sobre os efeitos do orvalho na ecofisiologia vegetal, no acúmulo de biomassa, na manutenção foliar e na resistência à seca em espécies de regiões semiáridas. O objetivo dessa pesquisa foi verificar os efeitos da absorção foliar de orvalho em espécies de plantas lenhosas que possuem fenofases contrastantes, comuns na VSSB. Usamos como modelo as espécies: *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. (decídua inicial; Fabaceae), *Combretum leprosum* Mart. (decídua tardia; Combretaceae), *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (decídua tardia; Fabaceae) e *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl

(sempre-verde; Capparaceae) (OLIVEIRA *et al.*, 2015; SOUZA *et al.*, 2015). Para isso, testamos a hipótese geral de que a absorção foliar de orvalho contribui para o desempenho ecofisiológico, o acúmulo de biomassa, a manutenção foliar e a resistência à seca em plantas jovens na VSSB. Conduzimos o trabalho em duas linhas, apresentadas em dois capítulos:

Capítulo 1. Verificamos a ocorrência de absorção foliar de orvalho e sua contribuição ao desempenho ecofisiológico de plantas jovens, mediante as seguintes atividades: (1) microscopia eletrônica de varredura (MEV) para investigarmos a relação entre a morfologia das superfícies foliares e a absorção de água pelas folhas; (2) análises anatômicas das folhas para identificarmos a posição dos estômatos, regiões hidrofílicas e possíveis vias de absorção hídrica foliar; (3) aplicações de solução de traçador apoplástico Lucifer Yellow CH na superfície adaxial de folhas para avaliarmos as diferentes vias anatômicas de absorção de água pelas folhas; (4) experimento de simulação para analisarmos como a exposição das folhas ao orvalho pode afetar o *status* hídrico, as trocas gasosas e a longevidade foliar.

Capítulo 2. Investigamos a contribuição da absorção foliar de orvalho na morfologia de plantas jovens, de acordo com as mensurações dos parâmetros: (1) medidas de crescimento para testarmos o impacto da absorção de orvalho pelas folhas no diâmetro do caule, na altura, na área foliar total, na taxa de crescimento relativo e na razão raiz/parte aérea; (2) avaliações dos estágios de murcha foliar para verificarmos os efeitos da absorção foliar de orvalho na integridade das folhas; (3) dinâmica da manutenção foliar para analisar como a absorção foliar de orvalho pode afetar o número de folhas e a longevidade foliar ao longo do tempo; (4) resistência das plantas à seca para examinarmos a influência do orvalho na sobrevivência e na área foliar.

REFERÊNCIAS

- AGAM, N.; BERLINER, P.R. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments – a review. **Journal of Arid Environments**, v. 65, p. 572-590, 2006.
- ANDRADE, J.L. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 479-488, 2003.
- BAIER, W. Studies on dew formation under semi-arid conditions. **Agricultural Meteorology**, v. 3, p. 103-112, 1966.
- BARRADAS, V.L.; GLEZ-MEDELLÍN, M.G. Dew and its effect on two heliophile understory species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. **International Journal of Biometeorology**, v. 43, p. 1-7, 1999.
- BARTLETT, M.K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, p. 393-405, 2012.
- BARTLETT, M.K.; ZHANG, Y.; KREIDLER, N.; SUN, S.; ARDY, R.; CAO, K.; SACK, L. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. **Ecology Letters**, v. 17, p. 1580-1590, 2014.
- BEN-ASHER, J.; ALPERT, P.; BEN-ZVI, A. Dew is a major factor affecting vegetation water use efficiency rather than a source of water in the eastern Mediterranean area, **Water Resources Research**, v. 46, W10532, 2010.
- BEYSENS, D. The formation of dew. **Atmospheric Research**, v. 39, p. 215-237, 1995.
- BLACKMAN, C.J.; BRODRIBB, T.J.; JORDAN, G.J. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. **New Phytologist**, v. 188, p. 1113-1123, 2010.
- BOUCHER, J.F.; MUNSON, A.D.; BERNIER, P.Y. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. **Tree Physiology**, v. 15, p. 819-823, 1995.
- BRESHEARS, D.D.; MCDOWELL, N.G.; GODDARD, K.L.; DAYEM, K.E.; MARTENS, S.N.; MEYER, C.W.; BROWN, K.M. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. **Ecology**, v.89, p. 41-47, 2008.

BREWER, C.A.; SMITH, W.K. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 1-11, 1997.

BRODRIBB, T.J.; HOLBROOK, N.M.; EDWARDS, E.J.; GUTIÉRREZ, M.V. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 443-450, 2003.

BURKHARDT, J. Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants? **Ecological Monographs**, v. 80, p. 369-399, 2010.

BURKHARDT, J.; BASI, S.; PARIYAR, S.; HUNSCHE, M. Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. **New Phytologist**, v. 196, p. 774-787, 2012.

CASSANA, F.F.; DILLENBURG, L.R. The periodic wetting of leaves enhances water relations and growth of the long-lived conifer *Araucaria angustifolia*. **Plant Biology**, v. 15, p. 75-83, 2013.

CASSANA, F.F.; ELLER, C.B.; OLIVEIRA, R.S.; DILLENBURG, L.R. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. **Plant Soil**, v. 399, p. 147-157, 2016.

CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, v. 65, p. 419-439, 1995.

ELLER, C.B.; LIMA, A.L.; OLIVEIRA, R.S. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). **New Phytologist**, v. 199, p. 152-162, 2013.

ELLER, C.B.; LIMA, A.L.; OLIVEIRA, R.S. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. **New Phytologist**, v. 211, p. 489-501, 2016.

ENGELBRECHT, B.M.J.; KURSAR, T.A. Comparative drought resistance of seedlings of 28 woody species of co-occurring tropical woody plants. **Oecologia**, v. 136, p. 383-393, 2003.

FERNÁNDEZ, V.; SANCHO-KNAPIK, D.; GUZMÁN, P.; PEGUERO-PINA, J.J.; GIL, L.; KARABOURNIOTIS, G.; KHAYET, M.; FASSEAS, C.; HEREDIA-GUERRERO, J.A.; HEREDIA, A.; AND GIL-PELEGRÍN, E. Wettability, polarity, and water absorption of holm oak leaves: effect of leaf side and age. **Plant Physiology**, v. 166, n. 1, p. 168-180, 2014.

FRANKE, W. Mechanisms of foliar penetration of solutions. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 18, p. 281-300, 1967.

GOLDSMITH, G.R.; MATZKE, N.J.; DAWSON, T.E. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. **Ecology Letters**, v. 16, p. 307-314, 2013.

GOUVRA, E.; GRAMMATIKOPOULOS, G. Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. **Canadian Journal of Botany**, v. 81, p. 1278-1284, 2003.

GRAMMATIKOPOULOS, G.; MANETAS, Y. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. **Canadian Journal of Botany**, v. 72, p. 1805-1811, 1994.

HANISH, S.; LOHREY, C.; BUERKERT, A. Dewfall and its ecological significance in semi-arid coastal south-western Madagascar. **Journal of Arid Environments**, v. 121, p. 24-31, 2015.

HAO, X.; LI, C.; GUO, B.; MA, J.; AYUP, M.; CHEN, Z. Dew formation and its long-term trend in a desert riparian forest ecosystem on the eastern edge of the Taklimakan Desert in China. **Journal of Hydrology**, v. 472-473, p. 90-98, 2012.

JACOBS, A.F.G.; HEUSINKVELD, B.G.; BERKOWICZ, S.M. Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. **Journal of Arid Environments**, v. 42, p. 211-222, 1999.

KERSTIENS, G. Cuticular water permeability and its physiological significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, p. 1813-1832, 1996.

KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. Elsevier Academic Press, ISBN 0-12-425060-2, San Diego, California, 1995.

KUSHWAHA, C.P.; SINGH, K.P. Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 1, p. 47-56, 2005.

LI, S.; XIAO, H-L.; ZHAO, L.; ZHOU, M-X.; WANG, F. Foliar water uptake of *Tamarix ramosissima* from an atmosphere of high humidity. **The Scientific World Journal**, v. 2014, 2014.

LIMM, E.B.; DAWSON, T.E. *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. **American Journal of Botany**, v. 97, p. 1121-1128, 2010.

MALEK, E.; MCCURDY, G.; GILES, B. Dew contribution to the annual water balances in semi-arid desert valleys. **Journal of Arid Environments**, v. 42, p. 71-80, 1999.

MARTIN, C.E.; VON WILLERT, D.J. Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in Southern Africa. **Plant Biology**, v. 2, p. 229-242, 2000.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; POYATOS, R.; AGUADÉ, D.; RETANA, J.; MENCUCCINI, M. A new look at water transport regulation in plants. **New Phytologist**, v. 204, p. 105-115, 2014.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W.T.; ALLEN, C.D.; BRESHEARS, D.D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D.G.; YEPEZ, E.A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, p. 719-739, 2008.

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

MCDOWELL, N.G.; RYAN, M.G.; ZEPPEL, M.J.B.; TISSUE, D.T. Feature: improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. **New Phytologist**, v. 200, p. 289-293, 2013.

MUNNÉ-BOSCH, S.; NOGUÉS, S.; ALEGRE, L. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. **New Phytologist**, v. 144, p. 109-119, 1999.

MUNNÉ-BOSCH, S. Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. **Journal of Arid Environments**, v.74, p. 417-418, 2010.

OHRUI, T.; NOBIRA, H.; SAKATA, Y.; YAMAMOTO, C.; NISHIDA, K.; YAMAKAWA, T.; SASUGA, Y.; YAGUCHI, Y.; TAKENAGA, H.; TANAKA, S. Foliar trichome- and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. **Planta**, v. 227, p. 47-56, 2007.

OLIVEIRA, A.F.M.; MEIRELLES, S.T.; SALATINO, A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 75, p. 431-439, 2003.

OLIVEIRA, R.S. Can hydraulic traits be used to predict sensitivity of drought-prone forests to crown decline and tree mortality? **Plant and Soil**, v. 364, p. 1-3, 2013.

OLIVEIRA, C.C.; ZANDEVALLI, R.B.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, v. 40, p. 40-49, 2015.

PINA, A.L.C.B.; ZANDEVALLI, R.B.; OLIVEIRA, R.S.; MARTINS, F.R.; SOARES, A.A. Dew absorption by the trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region. **Functional Plant Biology**, v. 43, p. 851-861, 2016.

POORTER, L.; HAYASHIDA-OLIVER, Y. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 481-498, 2000.

RICHARDS, K. Observation and simulation of dew in rural and urban environments. **Progress in Physical Geography**, v. 28, n. 1, p. 76-94, 2004.

RIEDERER, M.; SCHREIBER, L. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, p. 363, 2001.

SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, M.T.; FIGUEIREDO, K.V.; FALCÃO, H.; ARRUDA, E.C.P.; ALMEIDA-CORTEZ, J.S.; SAMPAIO, E.V.S.B.; OMETTO, J.P.; MENEZES, R.S.C.; OLIVEIRA, A.F.M.; POMPELLI, M.F.; ANTONINO, A.C.D. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, p. 83-99, 2014.

SCHREIBER, L.; RIEDERER, M. Ecophysiology of cuticular transpiration: comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats. **Oecologia**, v. 107, p. 426-432, 1996.

SKELTON, R.P.; WEST, A.G.; DAWSON, T.E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 112, p. 5744-5749, 2015.

SOUZA, B.C.; OLIVEIRA, R.S.; ARAÚJO, F.S.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, v. 66, p. 021-032, 2015.

STONE, E.C. Dew as an ecological factor. II. The effect of artificial dew on the survival of *Pinus ponderosa* and associated species. **Ecology**, v. 38, p. 414-422, 1957.

VOGEL, S.; MULLER-DOBLIES, U. Desert geophytes under dew and fog: The “curly-whirlies” of Namaqualand (South Africa). **Flora**, v. 206, p. 3-31, 2011.

WEN, X.F.; LEE, X.; SUN, X.M.; WANG, J.L.; HU, Z.M.; LI, S.G.; AND YU, G.R. Dew water isotopic ratios and their relationships to ecosystem water pools and fluxes in a cropland and a grassland in China. **Oecologia**, v. 168, p. 549-561, 2012.

XIAOHUA, W.; HONGLANG, X.; JUAN, R.; YIBEN, C.; QIU, Y. An ultrasonic humidification fluorescent tracing method for detecting unsaturated atmospheric water absorption by the aerial parts of desert plants. **Journal of Arid Land**, v. 8, n. 2, p. 272-283, 2016.

XU, Y.; YAN, B.; TANG, J. The effect of climate change on variations in dew amount in a paddy ecosystem of the Sanjiang Plain, China. **Advances in Meteorology**, v. 2015, article ID 793107, p. 9, 2015.

ZHANG, J.; ZHANG, Y.M.; ALISON D.; JUN-HUI, C.; XIAO-BING, Z.; BING-CHANG, Z. The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China. **Journal of Hydrology**, v. 379, p. 220-228, 2009.

ZHUANG, Y.; RATCLIFFE, S. Relationship between dew presence and *Bassia dasyphylla* plant growth. **Journal of Arid Land**, v. 4, p. 11-18, 2012.

2 CAPÍTULO 1

How does foliar absorption of dew affect gas exchange and leaf life span in young deciduous and evergreen plants in a dry tropical forest?*

***Manuscript submitted to New Phytologist**

Alexandre Emanuel Regis Holanda¹, Bruno Cruz de Souza¹, Ellen Cristina Dantas Carvalho¹,
Celli Rodrigues Muniz², Fernando Roberto Martins³, Rafael Carvalho Costa⁴ and Arlete
Aparecida Soares⁴.

¹Graduate Program in Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Federal University of Ceará, Avenue Humberto Monte s/n, 60455-760, PICI, Fortaleza, Ceará, Brazil; ²Embrapa Tropical Agroindustry, Rua Dra Sara Mesquita 2270, Planalto do Pici, CEP 60511-110 Fortaleza, Ceará, Brazil; ³Department of Plant Biology, Institute of Biology, CP6109, University of Campinas – UNICAMP, Campinas, SP 13083-970, Brazil; ⁴Department of Biology, Federal University of Ceará, Avenue Humberto Monte s/n, 60455-760, PICI, Fortaleza, Ceará, Brazil.

Author for correspondence:

Alexandre Emanuel Regis Holanda

Tel: +55 85 33669802

Email: alexandreerh@gmail.com

Total word count: 4345.

Introduction: 782; Material and Methods: 1439; Results: 805; Discussion: 1246;

Acknowledgments: 73.

Figures: 6 (Colored figures - 1, 2, and S1); Supporting information: Fig. S1; Tables: 1.

SUMMARY

- Foliar absorption of dew (FAD) is likely an important water-acquisition mechanism for plants in tropical dry environments. Despite of this, there are still limited experimental evidence describing the anatomical pathways involved in this process and the effects of this water in subsiding on gas exchange and leaf life span of species from dry tropical forest.
- We performed scanning electron, bright-field and confocal microscopic analyses and used apoplastic tracers to examine FAD routes in four woody species with distinct phenologies widely distributed in the seasonally tropical dry forest (SDTF-*caatinga*). Plants experiencing water stress were exposed to dew to evaluate their effects on leaf water potentials, gas exchange and leaf life span.
- All of the four species studied absorbed dew water through their leaves by their cuticles and/or peltate trichomes. We show that leaf-wetting by dew are relevant for plants at SDTF, especially evergreen species.
- The strictly isohydric evergreen species was benefited the most from FAD as it presented the highest increase in water *status*, gas exchange (g_s and A), leaf life span and production of new leaves. Most important we demonstrated that FAD increased leaf life span not only in evergreen but also in deciduous species.

Key-words: apoplastic tracer, *caatinga*, foliar absorption of dew (FAD), leaf ecophysiology, leaf life span, seasonally dry tropical forest (SDTF), stomatal regulation, turgor loss point.

INTRODUCTION

Dew formation is a common water input in seasonally dry environments (Agam & Berliner, 2006; Jacobs et al., 1999; Pina et al., 2016) and can represent up to 19% of all precipitation inputs in habitats with low annual rainfall (Hanish et al., 2015). In the semiarid region of Brazil, where *caatinga* dryland vegetation predominates (a type of seasonally dry tropical forest - SDTF) (Pennington et al., 2006; Santos et al., 2011; Albuquerque et al., 2012; Santos et al., 2014), dew formation extends for up to three months after the beginning of the dry period (Pina et al., 2016). Dew commonly condensates over leaf surfaces at night and this water might be directly absorbed by leaves. In fact, foliar absorption of dew (FAD) is potentially an important water-acquisition mechanism for plants inhabiting SDTF (Pina et al., 2016) but the prevalence of this mechanism across multiple SDTF taxa and its ecophysiological consequences are not yet known.

Foliar water uptake can improve the leaf water *status* of species in tropical mesic environments (Cassana et al., 2016, Eller et al., 2013; Eller et al., 2016). Pina et al. (2016) carried out pioneering work describing FAD in the Brazilian semi-arid *caatinga* and demonstrated that dew may be an alternative source of water for the deciduous species *Combretum leprosum* Mart. This study also describes that dew formation time on Brazilian SDTF lasts on average six hours (Pina et al. 2016) but the effect of this dew regime in the water *status*, gas exchange and leaf longevity of plants with contrasting phenologies from dry tropical forest species have not been investigated.

The identification of foliar morpho-anatomical traits and water absorption pathways is the first step to understand the process of FAD (Pina et al. 2016). There is increasing evidence that water can be directly absorbed via leaf cuticles (Yates & Hutley, 1995; Gouvra & Grammatikopoulos, 2003; Limm & Dawson, 2010; Xiaohua et al., 2016), stomata (Burkhardt, 2010; Burkhardt et al., 2012), hydathodes (Martin & von Willert, 2000) and trichomes (Eller et al., 2013; Martin et al., 2013; Eller et al., 2016; Pina et al., 2016). Foliar water absorption through the cuticle can be limited during drought conditions due to the contraction of the epidermis and cuticle dehydration (Limm et al., 2009). On the other hand, the presence of specialized structures such as trichomes and hydathodes may facilitate foliar water uptake (Eller et al. 2016; Pina et al. 2016; Martin & von Willert 2000). However, detailed anatomical studies describing the pathways of water entry in leaves are still scarce.

Water absorbed through the leaves is not always sufficient to maintain the leaf water balance, and stomatal regulation it is important to plant survival in environments with high temperatures and high evaporation rates (McDowell et al., 2008; Oliveira, 2013). In general, plants live within a continuum of variations between isohydric and anisohydric stomatal behavior that is determined by their capacity to regulate their leaf water potentials by way of their stomata (Martínez-Vilalta et al., 2014). Isohydric plants diminish stomatal conductance to stabilize their leaf water potential (Ψ_{leaf}) at midday (McDowell et al., 2008; Oliveira, 2013; Skelton & West, 2015), while anisohydric plants demonstrate high stomatal conductance and water losses even with low xylem water potentials (Skelton & West, 2015). Stomatal regulation in many species is related to other relevant physiological traits for tolerating dry conditions, such as the turgor loss point (π_{TLP} ; Eller et al., 2016). Plants reduce stomata opening, gas exchange and growth when the π_{TLP} is reached (Brodribb et al., 2003; Blackman et al., 2010). In general, both characteristics, stomatal behavior and π_{TLP} , are associated with leaf phenology. For example, deciduous species tend to have low stomatal regulation (Mediavilla & Escudero, 2003), less negative π_{TLP} (Bartlett et al., 2012) and are more sensitive to drought than evergreen species (Choat et al., 2006). Deciduous plants can therefore be more dependent on FAD for extending leaf function after the onset of the dry season.

Our objective was to investigate the effects of FAD on leaf water *status*, gas exchange and the leaf life span of young plants of four woody species with contrasting leaf phenologies from a dry tropical forest. We hypothesized that FAD improve the leaf water *status*, gas exchange and increase the leaf life span of deciduous more than evergreen species. Additionally, climate studies predict increasing temperatures and decreasing precipitation (Sivakumar & Brunini, 2005; Gornall et al., 2010; IPCC, 2014) that could negatively impact dew formation and the lifecycles of the plants growing in that dry environments (Xu et al., 2015). Therefore, understanding how dew affects the ecophysiology and phenology of SDTF species is a major knowledge gap in the field of climate-vegetation feedbacks in tropical dry habitats.

MATERIALS AND METHODS

Species selection and site characteristics

To investigate the effects of foliar water uptake on plant water *status*, gas exchange and leaf life span (*LLS*), we selected various species along a *LLS* gradient (early and late-deciduous and evergreen; see Oliveira et al., 2015; Souza et al., 2015): *Mimosa caesalpinifolia* Benth. ($LLS \leq 4$ months; early-deciduous), *Combretum leprosum* Mart. ($LLS \leq 7$ months; late-deciduous), *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz ($LLS \leq 10$ months; late-deciduous) and *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl ($LLS > 12$ months; evergreen).

Young plants of the selected species were grown from seeds collected in a seasonally dry tropical forest (SDTF) in the Vale do Curu Experimental Farm (3°47'S, 39°16'W), which belongs to the Federal University of Ceará, Pentecoste, Ceará State, Brazil. The regional climate is dry, semiarid (type BSh following the Köppen-Geiger classification; Peel et al., 2007). The mean annual precipitation is 757 mm (historic mean: 1973 to 2016), concentrated between January and May (670.9 mm), with a dry period extending from June to December (<100 mm; Funceme, 2017). The mean annual temperature is 28.6 °C (max. 34.5 °C and min. 22.6 °C).

Anatomical analyses

We used scanning electron microscopy (SEM) images of three completely expanded leaves of each species (grown under greenhouse conditions) to investigate possible relationships between foliar water uptake and leaf surface morphology. Fragments of the median vein region were fixed in a solution of paraformaldehyde and glutaraldehyde (Karnovsky, 1965) and post-fixed in a 1% solution of osmium tetroxide in a sodium cacodylate buffer (0.1 M; pH 7.2). The samples were then dehydrated in an ethanol series (Johansen, 1940), subjected to critical point drying (Emitech K850), metalized by gold sputtering (Emitech K550) and examined using a Model VEGA3 TESCAN (Czech Republic) scanning electron microscope.

To investigate possible foliar water uptake pathways, we analyzed fragments of the median regions of three leaves. Those fragments were fixed in a paraformaldehyde and glutaraldehyde solution (Karnovsky, 1965), dehydrated in an ethanol series (Johansen, 1940) and embedded in basic historesin (HistoResin, Leica Biosystems). Sections (5 µm thick) were

cut using a rotary microtome (Leica 2065), mounted on slides and stained for structural analysis. We performed histochemical tests for leaf structure by staining with safranin-astra blue 9:1 (Bukatshch, 1972), total lipids by staining with Sudan III (Sass, 1951) and for pectic polysaccharides by staining with ruthenium red (Johansen, 1940). The results were documented using a digital camera (Leica DFC295) coupled to an optical microscope (Leica DM4000 B LED). The SEM and histological images of *C. leprosum* are available in Pina et al. (2016).

Apoplastic tracer experiments

We exposed three undamaged and expanded leaves for six hours (Pina et al., 2016) to the apoplastic tracer Lucifer Yellow (LY) CH (Sigma-Aldrich) to determine the foliar water uptake pathways in each species. The leaf petioles were sealed with parafilm and the leaves held in a dark humid chamber; 100 μL of a 1% solution of the tracer was then placed on the adaxial leaf surface (Mastroberti & Mariath, as 2008). After six hours, the excess tracer was removed with distilled water. The leaves were then freehand sectioned, mounted on histological slides with 90% glycerol-phosphate buffer (Mastroberti & Mariath, 2008) and analyzed by viewing under a LSM 710 Zeiss 710 confocal microscope (Carl Zeiss MicroImaging, GmbH) with LY emission at 550-600 nm and chlorophyll emission at 650-720 nm. On the control leaves, only distilled water was applied following the same protocol used for the apoplastic tracer.

Greenhouse dew simulation experiment

We performed the greenhouse experiment between June/2016 and January/2017 to investigate how dew events affects the water *status*, gas exchange and *LLS* of the juvenile plants. We simulated dew for six hours. The plants were exposed to daily cycles of solar radiation (with a peak of photosynthetically active radiation (PAR) of 1092-1597 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ambient temperature (30.75 ± 3.53 °C) and relative humidity ($52.5 \pm 8.77\%$).

We obtained 120 seedlings from the germination (in vermiculite) of seeds obtained in 2015/2016. After the formation of the first leaf pair, the seedlings were transferred to 7-l pots that contained a 1:1 (v/v) mixture of native soil and worm humus. The pots were irrigated daily for six months to avoid water stress. At the beginning of the experiments, *M.*

caesalpiniifolia, *C. leprosum*, *L. ferrea* and *C. flexuosa* plants had mean heights of 58.59 ± 8.03 cm, 36.72 ± 5.2 cm, 168.23 ± 10.37 cm and 25.84 ± 6.58 cm, respectively. The soil water contents (SWC) of each species were determined using the gravimetric method (as in Eller et al., 2013).

We selected 30 juvenile individuals of each species and submitted them to the following moisture regimes: control (continuous irrigation); dew (dew simulation); and drought (complete water restriction). In the dew treatment, leaves were exposed to six continuous hours of dew simulation (the mean time observed in *STDF-caatinga* under field conditions) (Pina et al., 2016). This dew simulation was performed with the aid of an ultrasonic humidifier (Reli On). The plants were exposed to dew conditions on a daily basis from 00:00 to 06:00 h in a 1.5 m^2 chamber lined with impermeable transparent plastic. The pots where plants were exposed to dew treatment were covered with plastic sacks and parafilm at the base of the plant stems to impede any contact of water with the soil (Eller et al., 2013).

We terminated plant irrigation in the soil and start the dew treatment only when each species attained its respective leaf turgor loss point (π_{TLP}) to represent a physiological condition of maximum water stress. To determine the π_{TLP} , we constructed pressure-volume curves employing the induced drying method, using three completely hydrated leaves from three individuals of each species (Tyree & Hammel, 1972; Bartlett et al., 2012).

The leaf water potentials (Ψ_{leaf}) of five plants of each species were measured for each treatment type at dawn (Ψ_{PD}) and at midday (Ψ_{MD}) using a Scholander pressure chamber (Model 3005 F01, Soilmoisture Equipment Corp.). We measured the leaf water potential variation at predawn ($\Delta\Psi_{\text{PD}}$) for each treatment using the difference between the Ψ_{PD} in intervals of five days (0-5, 0-10, 0-15 days). We employed the methodology proposed by Martínez-Vilalta et al. (2014) to evaluate conductivity losses in the plants during soil drying based on the linear relationship between Ψ_{PD} and Ψ_{MD} . Based on that approach, the slope (σ) represents the degree of sensitivity of a plant to soil drying, while the intercept value (Λ) indicates the maximum transpiration rate per unit of water transport (Martínez-Vilalta et al., 2014).

We used a portable infrared gas analyzer (IRGA, 6400XT, Li-Cor, Lincoln, NE, USA) to measure stomatal conductance (g_s) and net CO_2 assimilation rate (A). We calculated the stomatal conductance variation (Δg_s) and net CO_2 assimilation rate variation (ΔA) for each

treatment using the difference between the measurements of each parameter in intervals of five days (0-5, 0-10, 0-15 days). Five individuals of each species in each treatment were used for gas exchange measurements. Mature and expanded leaves were maintained for 120 seconds in the measuring chamber; the CO₂ concentration was fixed at 400 ppm; the flow rate at 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$; and photosynthetically active radiation at 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (LI-6400XT LED light source). All measurements were made between 10:00 and 12:00 h, the period of greatest photosynthetic activity for all of the species (the daily curves of *A* were constructed before initiating the experiments - data not shown).

To evaluate the effects of FAD on leaf longevity, we determined the *LLS* of five individuals of each species per treatment. Ten leaves were marked on each of those individuals and observed daily during 60 days. The *LLS* are presented as the mean number of days each leaf persisted before abscising.

Data analysis

The ecophysiological responses of the dew simulation experiment were analyzed using repeated-measures mixed-model ANOVA, with treatment and time as fixed factors (Eller et al., 2013). We used one-way ANOVA to compare the effects of the treatments on $\Delta\Psi_{\text{PD}}$, Δg_s , ΔA , *SWC* and *LLS*. The data were tested for normality and homogeneity of variance and, when necessary, log (base 10) transformed. Tukey *post-hoc* tests were conducted when the effects were significant ($P < 0.05$), to assess the differences between the treatments. All analyses were conducted using R v.3.3.3 software (R Core Team, 2015).

In the approach described by Martínez-Vilalta et al. (2014), the plant conductivity loss during soil drought was based on the linear relationship between Ψ_{MD} and Ψ_{PD} . We used linear mixed effect models were used to estimate the parameters σ and Λ for each species, with $\Psi_{\text{MD}i}$ as the response of each plant *i*, $\Psi_{\text{PD}i}$ as the fixed effect and a random slope structure (σ_i) that allowed each plant to have a different slope parameter (Zuur et al., 2009).

RESULTS

Leaf anatomical characteristics

We found wax crystals on the adaxial and abaxial epidermal faces of *M. caesalpiniifolia* leaves (Fig. 1a,b). The amphi-hypostomatic leaves of this species have

paracitic stomata at the same level as the ordinary epidermal cells (Fig. 1b,c). The mesophyll is composed of up to two layers of palisade parenchyma and one or two layers of spongy parenchyma (Fig. 1d). The adaxial surfaces of the leaves of *M. caesalpinifolia* show large mucilage-containing cells (Fig. 1f). The hypostomatic leaves of *L. ferrea* (Fig. 1i) form wax deposits in the shape of plaques and crystals on both surfaces (Fig. 1g,h) and their paracitic stomata are situated in depressions (Fig. 1h,l). The mesophyll shows a layer of palisade parenchyma and four to five spongy parenchyma layers (Fig. 1j) and the cuticle is thin (Fig. 1k). *Cynophalla flexuosa* has amphi-hypostomatic leaves and epicuticular striae next to the stomata which are located in depressions (Fig. 1m,n); its cuticle was thicker than the other species analyzed (Fig. 1q). The bifacial mesophyll is composed of two palisade parenchyma and five spongy parenchyma layers (Fig. 1o,p,r). The foliar anatomical structure of *C. leprosum* was described in Pina et al. (2016).

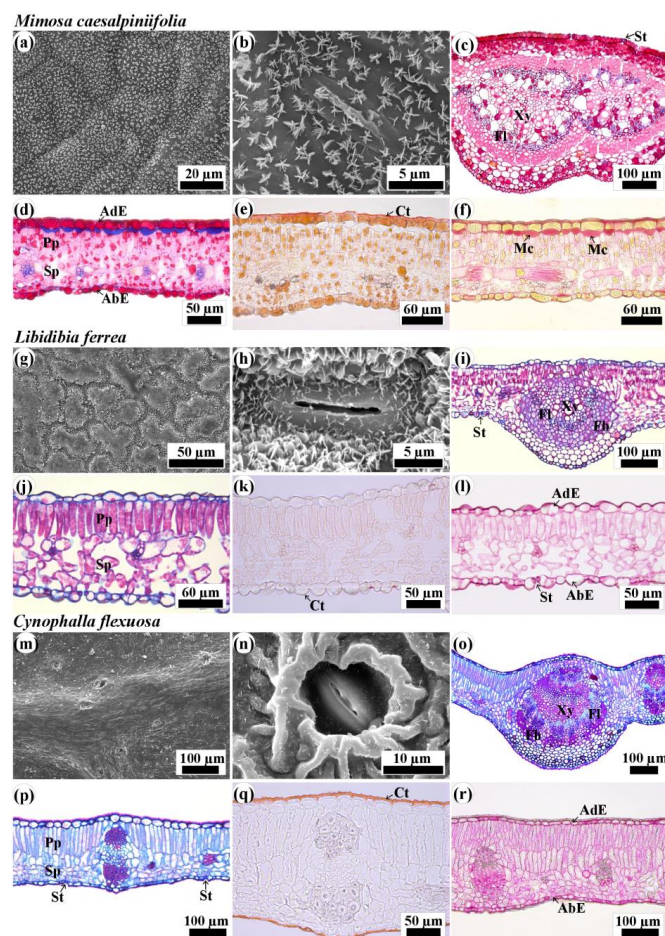


Figure 1 Scanning electron microscopy images of the leaf anatomy of *Mimosa caesalpinifolia* (a-f), *Libidibia ferrea* (g-l) and *Cynophalla flexuosa* (m-r). (a, g, m) Adaxial Surface. (b, h, n) Stomata located on the abaxial surface. (c) Xylem (Xl), Phloem (Fl) and Stomata (St) on the central vein. (d) Adaxial epidermis (AdE), Abaxial epidermis (AbE),

Chlorophyllous palisade parenchyma (Pp) and Spongy parenchyma (Sp). (e, k, q) Cuticle (Ct). (f) Mucilage (Mc). (i) Xylem (Xl), Phloem (Fl), Fibers (Fb) and Stomata (St) on the central nerve. (j) Palisade parenchyma (Pp) and Spongy parenchyma (Sp). (l) Adaxial epidermis (AdE), Abaxial epidermis (AbE) and Stomata (St). (o) Xylem (Xl), Phloem (Fl) and Fibers (Fb) on the central nerve. (p) Palisade parenchyma (Pp), Spongy parenchyma (Sp) and Stomata (St) on the abaxial face of the leaf blade. (r) Adaxial epidermis (AdE) and Abaxial epidermis (AbE).

Evidence of dew water uptake

All of the species demonstrated the capacity of foliar absorption of dew (FAD) (Fig. 2). The apoplastic tracer was absorbed through the cuticle in *M. caesalpinifolia*, *L. ferrea*, and *C. flexuosa* (Fig. 2b,f,h) and through the peltate trichomes in *C. leprosum* (Fig. 2d). The tracer reached the xylem in all of the species, as well as the paraveinal mesophyll in *C. leprosum*. The tracer passed through all of the mesophyll and reached the abaxial epidermis in the leaves of *C. leprosum* and *C. flexuosa* (Fig. 2d,h). The control plants demonstrated only red chlorophyll auto-fluorescence and blue fluorescence of the lignified cells (Fig. 2a,c,e,g).

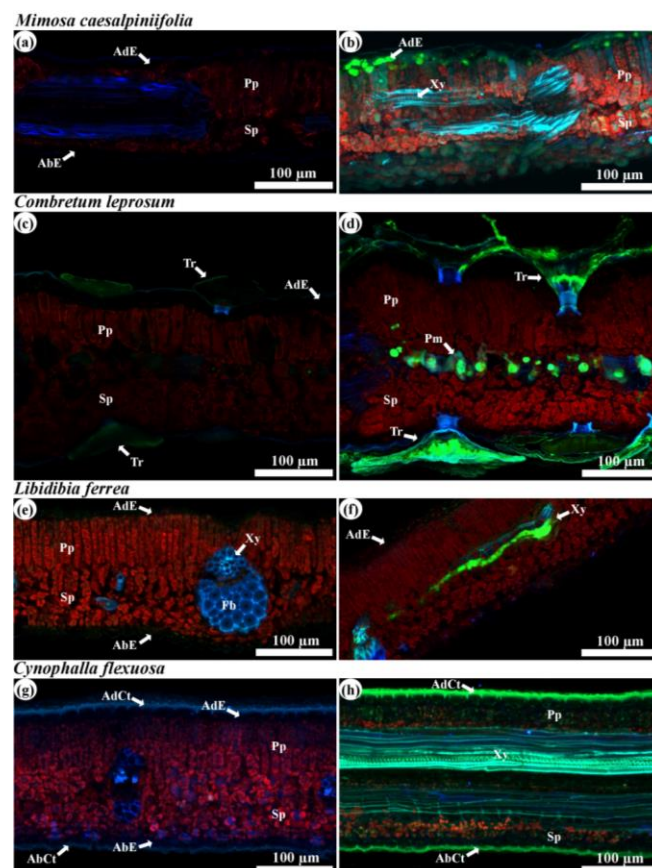


Figure 2 Evidence of foliar water uptake through apoplastic pathways after six hours of tracer exposure on the adaxial leaf surface of *Mimosa caesalpiniiifolia* (a, b), *Combretum leprosum* (c, d), *Libidibia ferrea* (e, f) and *Cynophalla flexuosa* (g, h). (a, c, e, g) Autofluorescence of a fresh leaf (untreated leaf). (b) Apoplastic fluorescent tracer Lucifer yellow (LY) accumulation on the epidermis and in the apoplastic parenchyma pathways and xylem. (d) Presence of LY on peltate trichomes, in the apoplastic parenchyma pathways and paraveinal mesophyll. (f) LY accumulation in the xylem. (h) Apoplastic tracer solutions applied on the adaxial surface migrated directly to the xylem and reaching the opposite leaf surface. AdE - Adaxial epidermis; AbE - Abaxial epidermis; Pp - Palisade parenchyma; Sp - Spongy parenchyma; Xy - Xylem; Tr - Trichome; Pm - Paraveinal mesophyll; AdCt - Adaxial cuticle; and AbCt - Abaxial cuticle.

Dew effects on leaf physiology and leaf life span

The leaf turgor loss point (π_{TLP}) of the deciduous species *M. caesalpiniiifolia*, *C. leprosum* and *L. ferrea* was -2.45, -2.59 and -2.37 MPa, respectively and -2.83 MPa for the evergreen species, *C. flexuosa*, indicating that the deciduous species were less drought tolerant than the evergreen species.

The dew treatment had no effect on the leaf water potential variation at predawn ($\Delta\Psi_{\text{PD}}$) in the dew treatment in *M. caesalpiniiifolia*, but at day 15 the $\Delta\Psi_{\text{PD}}$ decreased with respect to day 10 ($P < 0.05$) and the control and dew treatments was similar ($P > 0.05$; Fig. 3a). The FAD was sufficient to maintain the $\Delta\Psi_{\text{PD}}$ of the dew treatment plants similar to the control at day 10 in *C. leprosum* ($P > 0.05$; Fig. 3b). In *L. ferrea* the dew treatment plants presented higher $\Delta\Psi_{\text{PD}}$ than those of the control treatment over time ($P > 0.05$; Fig. 3c). The FAD increased Ψ_{PD} in *C. flexuosa* close to π_{TLP} over time (Fig. 3d). However, the $\Delta\Psi_{\text{PD}}$ of the dew treatment was different from the control treatment over time because only in this species the water absorbed was sufficient for the opening of the stomata and the consequent increase in the stomatal conductance (g_s) and net CO_2 assimilation rate (A ; Fig. 4). In the drought treatment, *C. flexuosa* plants were the only ones that did not lose their leaves after 10 days and the $\Delta\Psi_{\text{PD}}$ was similar to the control until day 15, probably due to strong stomatal regulation (Figs 3d, S1).

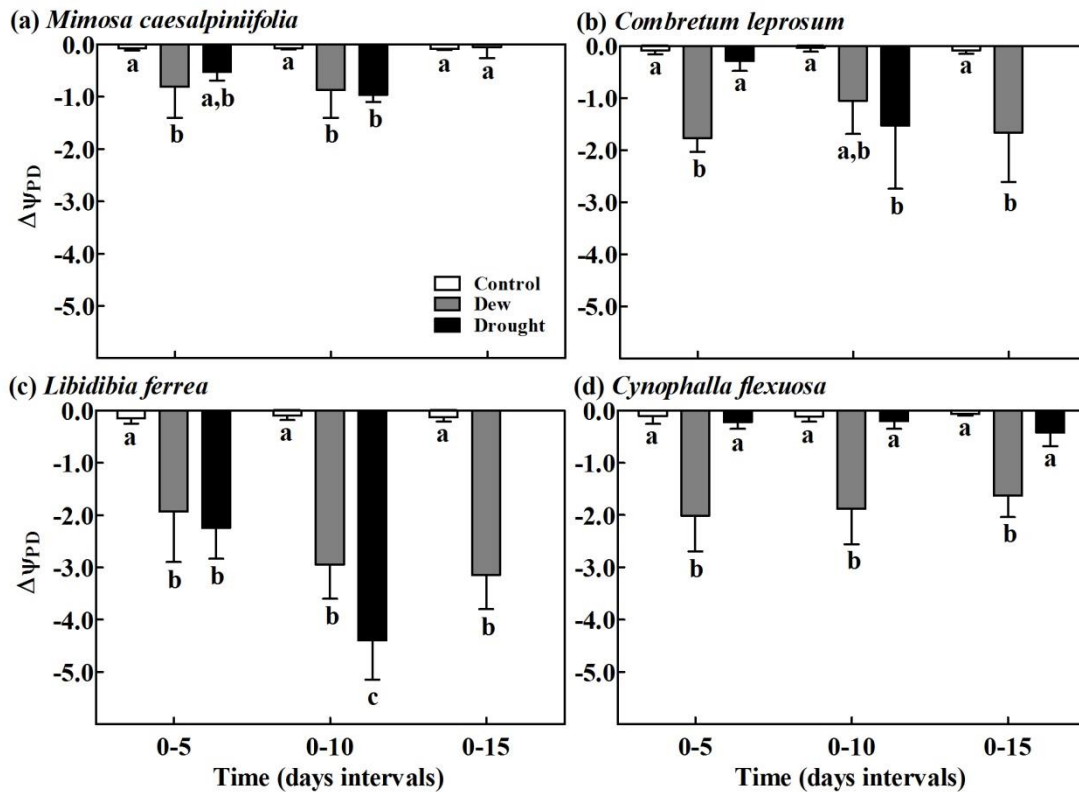


Figure 3 Temporal dynamics of the leaf water potential variation at predawn ($\Delta\Psi_{PD}$) using the difference between the Ψ_{PD} in intervals of five days in *Mimosa caesalpinifolia* (a), *Combretum leprosum* (b), *Libidibia ferrea* (c) and *Cynophalla flexuosa* (d). All of the plants subjected to dew treatment initiated the experiments with their leaf water potential (Ψ_{leaf}) close to turgor loss point (π_{TLP} ; $P > 0.05$) to represent a physiological condition of maximum water stress. The error bars are the observed means \pm SE. Different letters indicate statistically significant differences ($P < 0.05$).

All species showed different stomatal regulation behavior (Fig. S1). The early deciduous species *M. caesalpinifolia* demonstrated an extreme anisohydric behavior ($\sigma = 1.22 \pm 0.1$ MPa MPa⁻¹; Fig. S1a). The late-deciduous species *C. leprosum* ($\sigma = 0.97 \pm 0.1$ MPa MPa⁻¹) and *L. ferrea* ($\sigma = 0.76 \pm 0.06$ MPa MPa⁻¹) were closer to strict anisohydric (Fig. S1b,c). While the evergreen species *C. flexuosa* demonstrated little variation in Ψ_{MD} over time and had a strictly isohydric behavior ($\sigma = 0.35 \pm 0.7$ MPa MPa⁻¹; Fig. S1d). When we associate the stomatal behavior with FAD in species closer to an extreme and strict anisohydric behavior ($\sigma > 1$ and $\sigma \approx 1$, respectively), such as *M. caesalpinifolia*, *C. leprosum* and *L. ferrea*,

the water absorption during the dew simulation was not sufficient to recover stomatal conductance (Δg_s ; Fig. 4a,c,e) and net CO₂ assimilation rate (ΔA ; Table 1; Fig. 4b,d,f) when they were with Ψ_{PD} close to leaf turgor loss point (π_{TLP}). However, the dew treatment plants in the *C. flexuosa* species, closer to a strictly isohydric behavior, opened their stomata and increased the g_s and A at levels similar to those of the control plants (Table 1; Fig. 4g,h).

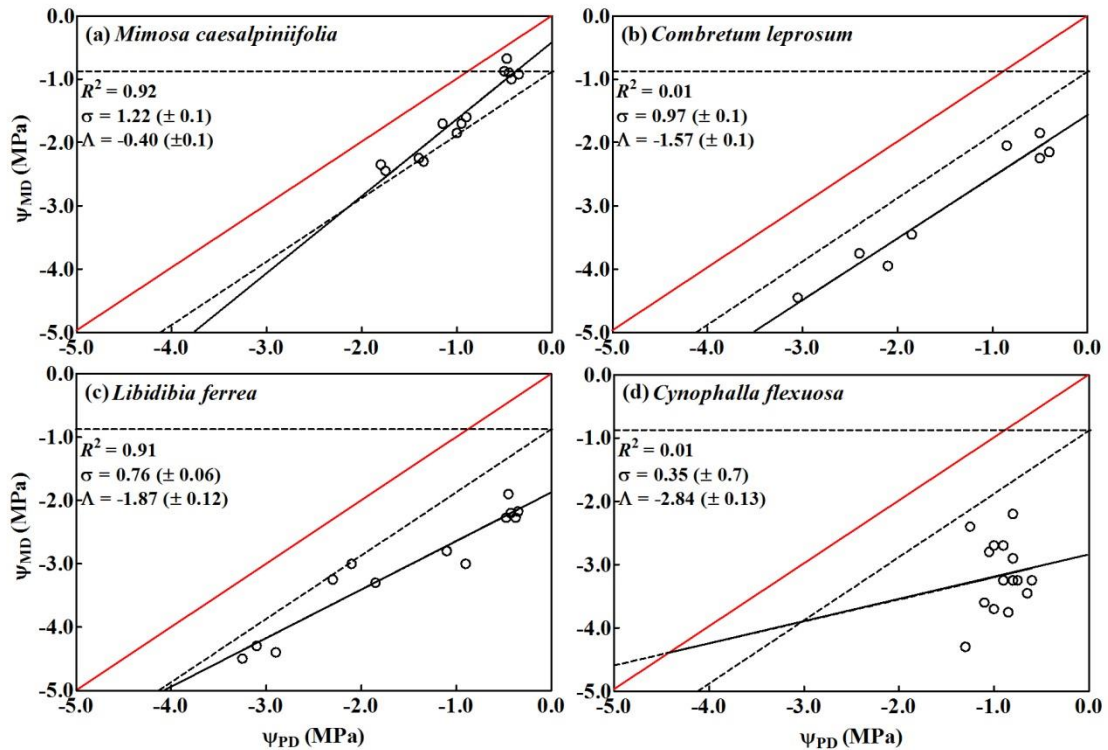


Figure S1 Relationships between predawn (Ψ_{PD}) and midday (Ψ_{MD}) leaf water potentials. (a) *Mimosa caesalpiniiifolia* is an extreme anisohydric species. (b, c) *Combretum leprosum* (b) and *Libidibia ferrea* (c) are closer to strict anisohydric. (d) *Cynophalla flexuosa* is a strictly isohydric species. The continuous black lines represent the predicted means of the models fitted to the data. The dashed lines represent, respectively, expected strict isohydric (the flat line with $\sigma=0$) and strict anisohydric (the inclined line with $\sigma=1$) behaviors. The red line represents the 1:1 line, the point where $\Psi_{PD} = \Psi_{MD}$ and transpiration ceases. The regression line becomes dashed after reaching the 1:1 line, to represent the cessation of transpiration.

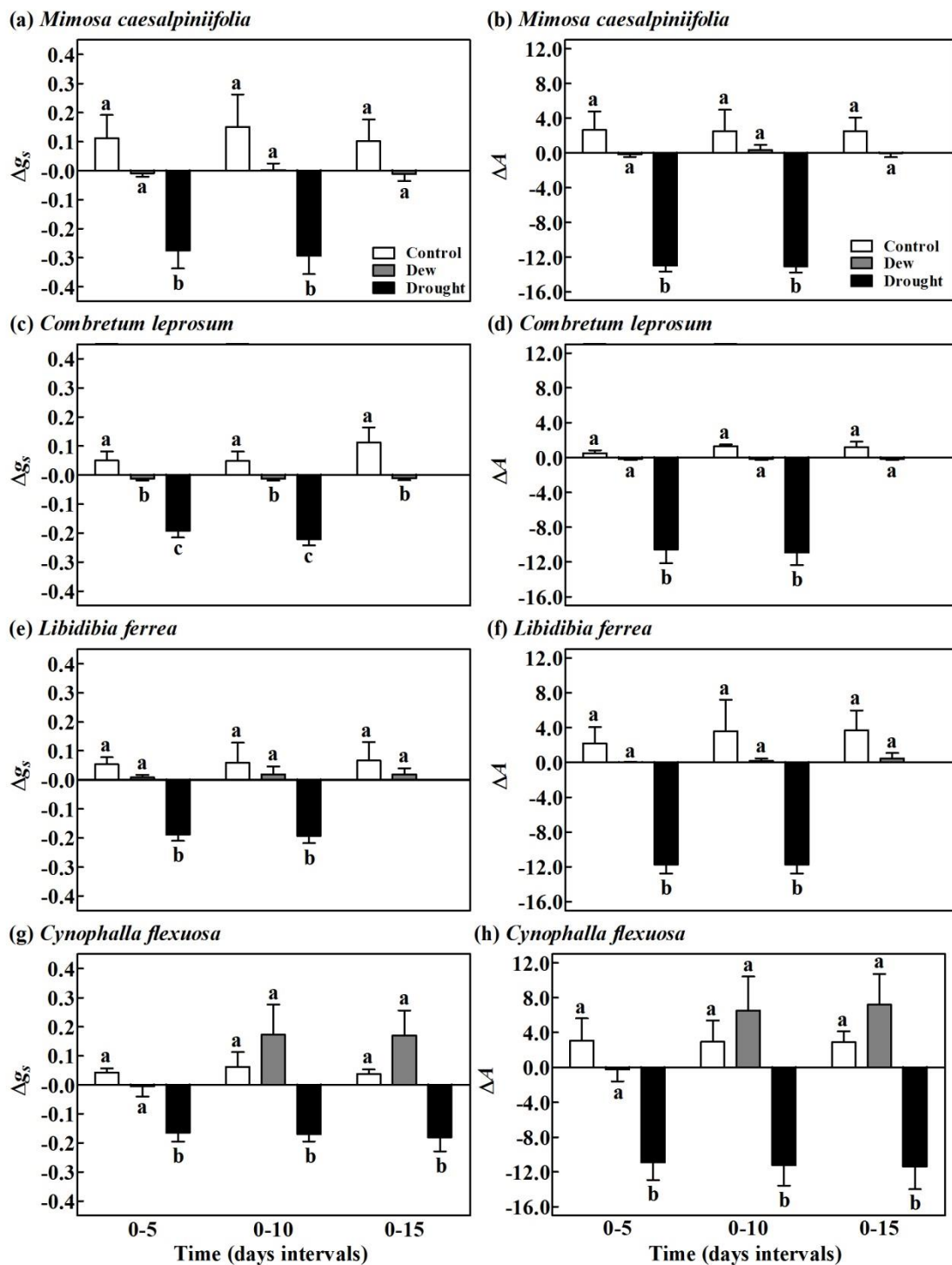


Figure 4 Temporal dynamics of stomatal conductance variation (Δg_s) and the rate of net CO₂ assimilation variation (ΔA) using the difference between the measurements of each parameter in intervals of five days in *Mimosa caesalpinifolia* (a, b), *Combretum leprosum* (c, d), *Libidibia ferrea* (e, f) and *Cynophalla flexuosa* (g, h). All of the plants subjected to dew treatment initiated the experiments with their leaf water potential (Ψ_{leaf}) close to turgor loss

point (π_{TLP} ; $P>0.05$) to represent a physiological condition of maximum water stress. The error bars are the observed means \pm SE. Different letters indicate statistically significant differences ($P<0.05$).

The FAD affected positively the leaf life span (*LLS*) in all species in relation to drought conditions (Fig.5). The *LLS* in plants submitted to dew treatment were similar to those of the controls and higher than the drought treatment for all of the species (Fig. 5a,b,c,d). All the individuals of *C. flexuosa* maintained their leaves in the dew treatment and produced the average of nine new leaves/individual maintaining them until end of 60 days.

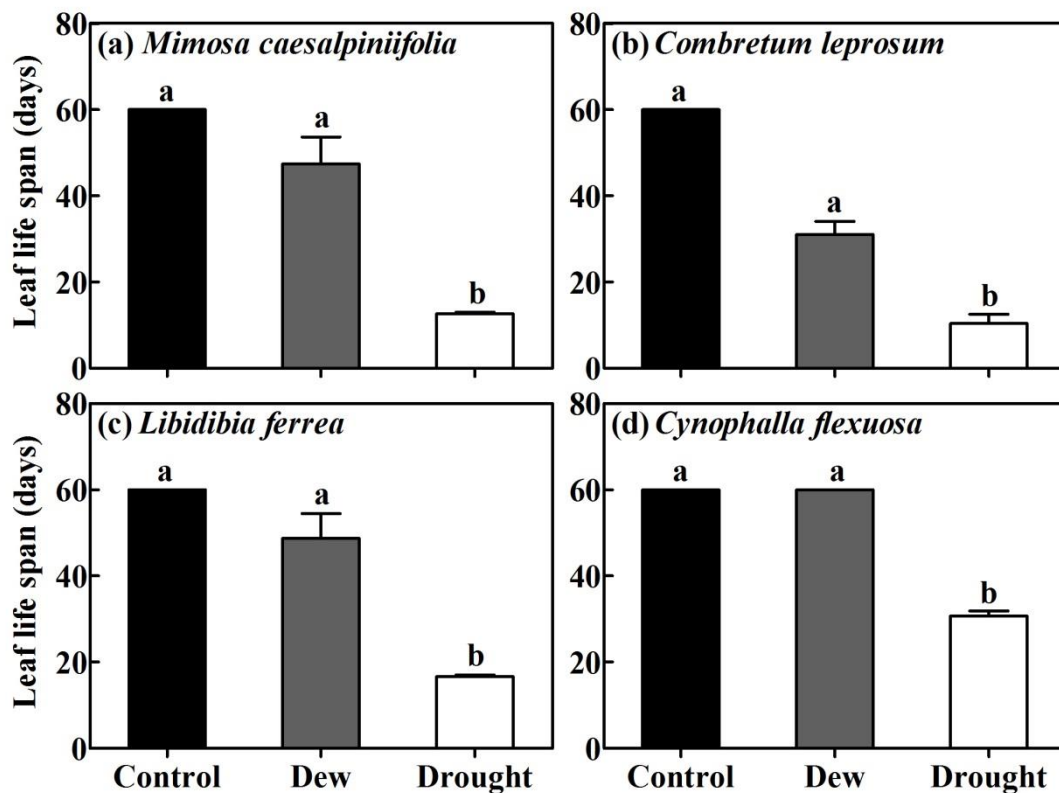


Figure 5 Leaf life span (*LLS*) in each treatment in *Mimosa caesalpinifolia* (a), *Combretum leprosum* (b), *Libidibia ferrea* (c) and *Cynophalla flexuosa* (d) at the end of the greenhouse experiments. The error bars are the observed means \pm SE. Different letters indicate statistically significant differences ($P<0.05$).

Table 1 Mixed-model repeated measurement analyses of the effects of treatments over time on *Mimosa caesalpinifolia*, *Combretum leprosum*, *Libidibia ferrea* and *Cynophalla flexuosa* and leaf water potential variation at predawn ($\Delta\Psi_{PD}$), stomatal conductance variation (Δg_s) and rate of net CO₂ assimilation variation (ΔA) response variables.

<i>Mimosa caesalpinifolia</i>				
Source	df	Response variable (<i>P</i> -values)		
		$\Delta\Psi_{PD}$	Δg_s	ΔA
Treatment	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Time	2	< 0.001	> 0.05	> 0.05
Treatment x time	4	< 0.001	> 0.05	> 0.05
<i>Combretum leprosum</i>				
Source	df	Response variable (<i>P</i> -values)		
		$\Delta\Psi_{PD}$	Δg_s	ΔA
Treatment	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Time	2	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Treatment x time	4	< 0.001	> 0.05	> 0.05
<i>Libidibia ferrea</i>				
Source	df	Response variable (<i>P</i> -values)		
		$\Delta\Psi_{PD}$	Δg_s	ΔA
Treatment	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Time	2	< 0.001	> 0.05	> 0.05
Treatment x time	4	< 0.001	> 0.05	> 0.05
<i>Cynophalla flexuosa</i>				
Source	df	Response variable (<i>P</i> -values)		
		$\Delta\Psi_{PD}$	Δg_s	ΔA
Treatment	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Time	2	> 0.05	< 0.05	< 0.05
Treatment x time	4	> 0.05	< 0.01	< 0.01

DISCUSSION

Our results demonstrated that foliar absorption of dew (FAD) occurs via trichomes and/or cuticles of both ordinary and mucilaginous epidermal cells in SDTF-*caatinga* species.

We also demonstrated that FAD had a strong effect on leaf life span (*LLS*). All plants that received dew water over their leaf surfaces increased the duration of their crowns from 20 to 35 days compared to droughted plants. We provide evidence that deciduous species presented FAD, but low stomatal regulation (extreme/strictly anisohydric behavior) and the water absorbed by leaves not was sufficient for recovery the functions after reached π_{TLP} . We indicated that π_{TLP} is a critical point for water relations in leaves of deciduous plants. However, the evergreen species, closer to strictly isohydric, partially recovered its leaf water potential (Ψ_{leaf}), gas exchange and the production of new leaves after reached π_{TLP} .

Pathways of leaf dew absorption

The young plants of *M. caesalpinifolia*, *L. ferrea*, *C. leprosum* and *C. flexuosa* can absorb water through their leaves, as the apoplastic tracers applied to the adaxial leaf surfaces were observed in their epidermis, mesophyll and xylem. The main anatomical route of tracer absorption in *M. caesalpinifolia*, *L. ferrea* and *C. flexuosa* was direct diffusion through the cuticle. The tracer was observed in the trichomes and paraveinal mesophyll in *C. leprosum*, reinforcing the function of that tissue in leaf water redistribution (see Pina et al., 2016). The absorption of the apoplastic tracer through the cuticle, mucilaginous epidermal cells and hydrophilic trichomes demonstrated the existence of different FAD pathways in plants growing in seasonally dry environments. These pathways are not restricted to plants of dry ecosystems, but have been observed in plants growing in more mesic habitats (Eller et al., 2013; Eller et al., 2016).

Even though the cuticle represents an important route of leaf water absorption and plants growing in semiarid environments show high leaf permeability (Riederer & Schreiber, 2001), our results demonstrate that variations in leaf morphology, including the presence of hydrophilic trichomes, concentrations of plaques and crystals of wax and cuticle thickness can all affect leaf water absorption. The apoplastic tracer spread easily over the leaf surface of *M. caesalpinifolia* (which has a thin cuticle), over *C. flexuosa* (which has a thick cuticle) and over *C. leprosum* (which has hydrophilic trichomes) (see Pina et al., 2016). However, we observed that, despite the occurrence of apoplastic marker uptake in *L. ferrera*, the drop of LY tends to drip down the leaf surface. It can be explained by the presence of wax plaques and crystals that cover the entire leaf surface (Jeffree, 2006). Although leaf cuticles are covered by waxes which can form a hydrophobic layer of long-chain aliphatic molecules (Shepherd &

Griffiths, 2006) and can exhibit different thicknesses, they are permeable to water (Riederer & Schreiber, 2001; Oliveira et al., 2003) – as was observed with *M. caesalpinifolia*, *L. ferrea* and *C. flexuosa*. Additionally, we observed that the prolonged exposure of leaves to dew can be important for water absorption in species covered by a thick layer of wax plaques and crystals. Those results provide strong evidence that leaf micro-morphology can directly affect leaf water absorption.

Dew absorption and its effects on leaf water relations and gas exchange

Here, we demonstrated that exposures of leaves to dew increased the water *status* of both deciduous and evergreen plants. Studies have likewise demonstrated that the duration of exposure to dew is more important in terms of leaf water absorption than the quantity of water accumulated on the leaf surface (Burrage, 1972; Malek et al., 1999; Hanish et al., 2015). As such, if water availability in dry regions diminishes as predicted by climate change models, dew will tend to be reduced or disappear (Xu et al., 2015), which would put in risk the establishment of young plants in STDFs.

Although the initial rise in Ψ_{PD} observed in the dew experiment did not avoid leaf abscission in deciduous species, FAD increased *LLS* in all of the species studied. Furthermore, FAD improved the Ψ_{PD} close to π_{TLP} and increased gas exchange (g_s and A) only in the evergreen species *C. flexuosa*. According to Eller et al. (2016), plants capable of absorbing water after leaf wetting events can maintain their Ψ_{PD} levels above or close to π_{TLP} over time. Similar to our observations with the deciduous species *M. caesalpinifolia*, *L. ferrea* and *C. leprosum*, Munné-Bosch et al. (1999) demonstrated that Mediterranean area plants that could absorb dew through their leaves increased their Ψ_{leaf} , but did not recover their photosynthetic capacities. We suggest that deciduous plants are more vulnerable to drought, because when the leaves reach the π_{TLP} they do not return to gas exchange. The positive effects of FAD on the evergreen species *C. flexuosa* may be associated with its greater capacity for stomatal control. The combination between the mechanisms of stomatal control and FAD may favor the establishment of young plants in SDTFs (such as the semiarid *caatinga* domain in Brazil).

Our results indicated that for plants growing in areas with high evapotranspiration rates such as the STDF in *caatinga* (Menezes et al., 2013), the more anisohydric stomatal behavior the faster they tend to lose their leaves as was observed for *M. caesalpinifolia*, *C. leprosum* and *L. ferrea*. Despite *M. caesalpinifolia* demonstrated a tendency for leaf water

recuperation by FAD after reaching its π_{TLP} and a small increase in *LLS*, there was no corresponding increase in gas exchange. Upon reaching the π_{TLP} , plants lose their capacity to absorb water from their roots (Bartlett et al., 2014). That situation reduces stomatal opening and interrupts gas exchange (Brodribb et al., 2003; Blackman et al., 2010). The results obtained with the closer to strictly anisohydric species *C. leprosum* and *L. ferrea* suggest that plants capable of smaller stomatal regulation can increase only *LLS* because, although they are deciduous, they lose their leaves later and at different times. *Libidibia ferrea* demonstrated a slope value (σ) smaller than that of *C. leprosum* and lost its leaves at a later date under the effects of a more negative Ψ_{PD} . In spite of the fact that FAD did not contribute to increasing gas exchange in the deciduous species examined, it did prolong *LLS* – which could be important for the translocation of leaf resources to the branches before leaf abscission (Himmelblau & Amasino, 2001).

The effects of the dew absorbed by the leaves of *C. flexuosa*, a closer to strictly isohydric species, were relevant because they maintained the Ψ_{PD} very close to π_{TLP} , increased gas exchange, *LLS* and the production of new leaves. The rainy season in the *caatinga* domain lasts from 4-6 months, with low precipitation levels associated with high evapotranspiration rates (Lima, 1989). As such, contradicting our expectations, the effects of FAD in recuperation of water *status* and gas exchange was more important in evergreen than deciduous species. FAD on isohydric evergreen plants must be significant after the rainy period, because FAD would favor maintaining the water *status* and gas exchange levels of those plants during the dry season. If global climate change produces warmer and dryer conditions, with reduced dew formation (IPCC, 2014; Xu et al., 2015), the establishment of young plants especially deciduous species in SDTFs will be compromised.

Conclusion

Foliar absorption of dew increased leaf life span in deciduous species (*Mimosa caesalpiniiifolia*, *Combretum leprosum*, and *Libidibia ferrea*). The strictly isohydric evergreen species (*Cynophalla flexuosa*) is benefited the most from foliar dew absorption as they increased the water *status*, gas exchange (g_s and A), leaf life span and the production of new leaves.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the Program in Ecology and Natural Resources (PPGERN) of the Federal University of Ceará (UFC); the Laboratory of Electronic Microscopy of Embrapa Tropical Agroindustry; and the Analytical Center-UFC/CT-INFRA/MCTI-SISNANO/Pró-Equipamentos CAPES. This work was supported by the Higher Education Co-ordination Agency (CAPES) through a grant, by the National Counsel of Technological and Scientific Development (CNPq) research grant (Grant MCTI/CNPq N°. 454949/2014-6) and scholarship grant of the Soares A.A. and Martins, FR.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

A.A.S., A.E.R.H., F.R.M. and R.C.C designed the research, A.E.R.H., B.C.S. and C.R.M. collected the data for the research, and A.A.S., A.E.R.H., E.C.D.C. and B.C.S. analyzed the data and wrote the manuscript.

References

- Agam N, Berliner PR. 2006.** Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments – a review. *Journal of Arid Environments* **65**: 572-590.
- Albuquerque UP, Lima Araújo E, El-Deir ACA, Lima ALA, Souto A, Bezerra BM, Ferraz EMN, Freire EMX, Sampaio EVSB, Las-Casas FMG et al. 2012.** Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry forest. *The Scientific World Journal* **2012**: 1-18.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012.** The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters* **15**: 393-405.
- Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun S, Ardy R, Cao K, Sack L. 2014.** Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology Letters* **17**: 1580-1590.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. 2010.** Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist* **188**: 1113-1123.

- Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutiérrez MV. 2003.** Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment* **26**: 443-450.
- Bukatsch, F. 1972.** Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* **61**: 225.
- Burkhardt J. 2010.** Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants? *Ecological Monographs* **80**: 369-399.
- Burkhardt J, Basi S, Pariyar S, Hunsche M. 2012.** Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. *New Phytologist* **196**: 774-787.
- Burrage SW. 1972.** Dew on wheat. *Agricultural Meteorology* **10**: 3-12.
- Cassana FF, Eller CB, Oliveira RS, Dillenburg LR. 2016.** Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil* **399**: 147-157.
- Choat B, Ball MC, Luly JG, Donnelly CF, Holtum JA. 2006.** Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree physiology* **26**: 657-664.
- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS. 2013.** Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* **199**: 152-162.
- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS. 2016.** Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist* **211**: 489-501.
- Funceme. 2017.** *Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos*. [WWW document] URL <http://funceme.br/app/calendario/produto/municipios/media/anual>. [accessed 1 April 2017].
- Gornall J, Betts R, Burke E, Clark R, Camp J, Willett K, Wiltshire A. 2010.** Implications of climate change for agricultural productivity in the early twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 2973-2989.
- Gouvra E, Grammatikopoulos G. 2003.** Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany* **81**: 1278-1284.

- Hanish S, Lohrey C, Buerkert A. 2015.** Dewfall and its ecological significance in semi-arid coastal south-western Madagascar. *Journal of Arid Environments* **121**: 24-31.
- Himelblau E, Amasino RM. 2001.** Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence. *Journal of Plant Physiology* **158**: 1317-1323.
- IPCC. 2014.** *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]*. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jacobs AFG, Heusinkveld BG, Berkowicz SM. 1999.** Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. *Journal of Arid Environments* **42**: 211-222.
- Jeffree CE. 2006.** The fine structure of the plant cuticle. In: Riederer M, Müller C, eds. *Biology of the plant cuticle*. Oxford: Blackwell Publishing, 11-125.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York, NY, USA: McGraw-Hill Book Co.
- Karnovsky MJ. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *The Journal of Cell Biology* **27**: 137-138.
- Lima DA. 1989.** *Plantas da Caatinga*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Limm EB, Simonin KA, Bothman AG, Dawson TE. 2009.** Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* **161**: 449-459.
- Limm EB, Dawson TE. 2010.** *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. *American Journal of Botany* **97**: 1121-1128.
- Malek E, McCurdy G, Giles B. 1999.** Dew contribution to the annual water balances in semi-arid desert valleys. *Journal of Arid Environments* **42**: 71-80.
- Martin CE, von Willert DJ. 2000.** Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in Southern Africa. *Plant Biology* **2**: 229-242.
- Martin CE, Rux G, Herppich WB. 2013.** Responses of epidermal cell turgor pressure and photosynthetic activity of leaves of the atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae) after exposure to high humidity. *Journal of Plant Physiology* **170**: 70-73.
- Martínez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J, Mencuccini M. 2014.** A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist* **204**: 105-115.

- Mastroberti AA, Mariath JEA. 2008.** Development of the mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Protoplasma* **232**: 233-245.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG 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.
- Mediavilla S, Escudero A. 2003.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist* **159**: 203-211.
- Menezes JAL, Santos TEM, Montenegro AAA, Silva JRL. 2013.** Comportamento temporal da umidade do solo sob Caatinga e solo descoberto na Bacia Experimental do Jatobá, Pernambuco. *Water Resources and Irrigation Management* **2**: 45-51.
- Munné-Bosch S, Nogués S, Alegre L. 1999.** Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist* **144**: 109-119.
- Oliveira AFM, Meirelles ST, Salatino A. 2003.** Epicuticular waxes from catinga and cerrado species and their efficiency against water loss. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **75**: 431-439.
- Oliveira RS. 2013.** Can hydraulic traits be used to predict sensitivity of drought-prone forests to crown decline and tree mortality? *Plant and Soil* **364**: 1-3.
- Oliveira CC, Zandavalli RB, Lima ALA, Rodal MJN. 2015.** Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. *Austral Ecology* **40**: 40-49.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007.** Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* **11**: 1633-1644.
- Pennington T, Lewis G, Ratter J. 2006.** *Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation*. CRC Press, FL, USA.
- Pina ALCB, Zandavalli RB, Oliveira RS, Martins FR, Soares AA. 2016.** Dew absorption by the trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region. *Functional Plant Biology* **43**: 851-861.

- R Core Team. 2015.** *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Riederer M, Schreiber L. 2001.** Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany* **52**: 2023-2032.
- Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M. 2011.** Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science* **4**: 276-286.
- Santos MG, Oliveira MT, Figueiredo KV, Falcão HM, Arruda ECP, Almeida-Cortez J, Sampaio EVSB, Ometto JPHB, Menezes RSC, Oliveira AFM et al. 2014.** Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology* **26**: 83-99.
- Sass JE. 1951.** *Botanical microtechnique*. 2^a ed. Ames, The Iowa State College Press.
- Shepherd T, Griffiths DW. 2006.** The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytologist* **171**: 469-499.
- Sivakumar MVK, Das HP, Brunini O. 2005.** Impacts of present and future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropics. *Climatic Change* **70**: 31-72.
- Skelton RP, West AG, Dawson TE. 2015.** Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **112**: 5744-5749.
- Souza BC, Oliveira RS, Araújo FS, Lima ALA, Rodal MJN. 2015.** Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. *Rodriguésia* **66**: 021-032.
- Tyree MT, Hammel HT. 1972.** The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* **23**: 267-282.
- Xiaohua W, Honglang X, Juan R, Yiben C, Qiu Y. 2016.** An ultrasonic humidification fluorescent tracing method for detecting unsaturated atmospheric water absorption by the aerial parts of desert plants. *Journal of Arid Land* **8**: 272-283.

Xu Y, Yan B, Tang J. 2015. The effect of climate change on variations in dew amount in a paddy ecosystem of the Sanjiang Plain, China. *Advances in Meteorology* **2015**: article ID 793107, 9 pages.

Yates DJ, Huntley LB. 1995. Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsi*, an Australian subtropical rainforest tree. *Australian Journal of Botany* **43**: 157-167.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. *Mixed effect models and extensions in ecology in R*. Berlin, Germany: Springer.

3 CAPÍTULO 2

A duração do orvalho afeta a morfologia e resistência à seca em plantas jovens decíduas e sempre-verdes na vegetação sazonalmente seca?*

***Manuscrito formatado para a Plant Biology**

Alexandre Emanuel Regis Holanda¹, Ellen Cristina Dantas Carvalho¹ e Arlete Aparecida Soares².

¹Graduando do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Av. Humberto Monte s/n, 60455-760, PICI, Fortaleza, Ceará, Brazil; ² Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Av. Humberto Monte s/n, 60455-760, PICI, Fortaleza, Ceará, Brazil

Autor para correspondência:

Alexandre Emanuel Regis Holanda

Tel: +55 85 33669802

Email: alexandreerh@gmail.com

Número total de palavras: 5036.

Introdução: 2145; Material e Métodos: 1477; Resultados: 681; Discussão: 1779;

Agradecimentos: 84.

Figuras: 6 (figuras coloridas - 0); Informações de apoio: S1; Tabelas: 2.

RESUMO

- Plantas da vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB) são favorecidas pela absorção foliar de orvalho (AFO). Portanto, novas pesquisas que descrevam os efeitos de diferentes durações de orvalho na morfologia de plantas jovens ampliam o conhecimento sobre AFO na VSSB. Neste estudo testamos a hipótese de que a AFO favorece o crescimento, a manutenção das folhas e a resistência de plantas jovens à seca.
- As plantas foram submetidas à irrigação contínua, simulação de orvalho de longa e curta duração e restrição de água. Utilizamos como modelo três espécies de plantas decíduas e sempre-verdes, comuns da VSSB. Realizamos medidas de diâmetro do caule (θ_c), altura (A), área foliar total (AF), taxa de crescimento relativo (TCR), razão raiz/parte aérea, estágios de murcha foliar, número de folhas, longevidade foliar e resistência das plantas à seca quanto à sobrevivência (D_S) e à área foliar (D_{AF}).
- Constatamos que o tempo de exposição das folhas ao orvalho é um fator chave para a ocorrência da AFO na VSSB. O orvalho absorvido pelas folhas favorece o crescimento, o equilíbrio da razão raiz/parte aérea e a longevidade foliar tanto nas espécies decíduas inicial e tardia como na espécie sempre-verde.
- A espécie sempre-verde foi a mais beneficiada pela AFO, pois apresentou maior taxa de crescimento relativo, número de folhas íntegras, sobrevivência e resistência à seca ao longo do tempo.

Palavras-chave: absorção foliar de orvalho (AFO), longevidade foliar, resistência à seca, taxa de crescimento relativo (TCR), vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB).

INTRODUÇÃO

Algumas plantas possuem folhas que podem absorver a água da chuva, neblina e orvalho (Munné-Bosch 2010; Eller *et al.* 2016; Pina *et al.* 2016). Em ambientes sazonalmente secos a absorção hídrica foliar ocorre durante a formação do orvalho, quando a temperatura da superfície foliar se torna igual ou inferior à temperatura do ponto de orvalho, condensando o vapor de água (Agam & Berliner 2006). O orvalho pode se formar em todos os meses do ano e representar até 19% do aporte hídrico anual de ecossistemas semiáridos (Baier 1966; Hanisch *et al.* 2015). Por outro lado, estudos preveem mudanças climáticas com redução da formação de orvalho (Xu *et al.* 2015), o que pode afetar a absorção foliar de orvalho (AFO) em plantas de vegetações sazonalmente secas. De acordo com pesquisas realizadas por Pina *et al.* (2016) na vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB) o orvalho tem duração de 6 horas, pode se estender até três meses após o término do período chuvoso e sua absorção pelas folhas aumenta o *status* hídrico de *Combretum leprosum* Mart. Embora esse trabalho tenha sido pioneiro, novos estudos podem avaliar como diferentes durações de orvalho influenciam a AFO, o crescimento e a sobrevivência de plantas jovens com fenofases contrastantes na VSSB.

A AFO atua na manutenção do *status* hídrico foliar (Pina *et al.* 2016; Xiaohua *et al.* 2016), da condutância estomática (Boucher *et al.* 1995) e da assimilação de CO₂ (Zhuang & Ratcliffe 2012) de plantas com déficit hídrico. Estudos também mostraram que o contato periódico entre água e folhas aumentou diâmetro do caule (Boucher *et al.* 1995; Eller *et al.* 2013), altura (Cassana & Dillenburg 2013; Eller *et al.* 2013), área foliar (Grammatikopoulos & Manetas 1994; Eller *et al.* 2013, 2016), longevidade foliar (Grammatikopoulos & Manetas 1994; Zhuang & Ratcliffe 2012; Eller *et al.* 2013, 2016), biomassa vegetal (Boucher *et al.* 1995; Ben-Asher *et al.* 2010; Zhuang & Ratcliffe 2012; Cassana & Dillenburg 2013) e sobrevivência (Barradas & Glez-Medellín 1999; Eller *et al.* 2013, 2016).

Apesar da AFO ser uma estratégia de resistência à seca ocorrente tanto em espécies decíduas (Li *et al.* 2014; Pina *et al.* 2016; Xiaohua *et al.* 2016) como em espécies sempre-verdes (Munné-bosch *et al.* 1999; Martin & von Willert 2000; Zhuang & Ratcliffe 2012), a queda de folhas nas espécies decíduas também funciona como uma estratégia que possibilita a sobrevivência das mesmas (Engelbrecht & Kursar 2003). Mesmo utilizando os artifícios de AFO e queda foliar, plantas da VSSB podem ter o estabelecimento comprometido pelas características de baixa precipitação e elevadas taxas evaporativas desse ambiente (Andrade-Lima 1989; Menezes *et al.* 2013; Funceme 2017). Conforme as previsões de mudanças

climáticas, essas duas características ambientais podem ser intensificadas (Sivakumar *et al.* 2005; Gornall *et al.* 2010; IPCC 2014). Por essa razão, é crucial o desenvolvimento de estudos que relacionem AFO e plantas com diferentes fenofases para projetar o efeito dessas estratégias em cenários climáticos mais adversos.

As temperaturas elevadas e a baixa umidade do ar aumentam o déficit de pressão de vapor do ar (DPV) que, por sua vez, contribui para o fechamento estomático e a mortalidade de plantas jovens em ambientes secos (Schulze *et al.* 1972; Will *et al.* 2013). Plantas nos estádios iniciais do desenvolvimento são mais intolerantes à seca por possuírem menor armazenamento de água no xilema, sistema radicular pouco desenvolvido e menor acesso aos recursos hídricos (Condit *et al.* 1995; Christina *et al.* 2011; Scholz *et al.* 2011). De acordo com estudos realizados por Eller *et al.* (2013) em florestas nebulares, plantas jovens podem ter o estabelecimento, o desenvolvimento e a sobrevivência favorecidos pela absorção hídrica foliar durante secas sazonais. Isso mostra que absorção de água pelas folhas é uma estratégia de resistência à seca. Novos estudos utilizando plantas jovens com diferentes fenofases podem revelar os efeitos peculiares da absorção de água pelas folhas na VSSB e compará-los às pesquisas desenvolvidas em florestas nebulares.

Nesse estudo temos o objetivo identificar os efeitos da AFO na morfologia das plantas, com fenofases distintas, por meio de folhas submetidas ao orvalho de longa e curta duração. Para isso, propomos a seguinte hipótese: os efeitos da AFO no crescimento, na manutenção foliar e na resistência à seca de plantas jovens são maiores na espécie sempre-verde em relação às espécies decíduas. Realizamos um experimento utilizando plantas jovens com fenofases contrastantes em casa de vegetação para investigar como a AFO afeta o balanço de carbono em três espécies lenhosas comuns da VSSB. Demonstramos, pela primeira vez na VSSB, que a água do orvalho não é apenas absorvida pelas folhas, mas contribui no acúmulo de biomassa, na manutenção foliar e na resistência à seca do solo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e espécies

Realizamos o experimento de absorção foliar de orvalho (AFO) utilizando plantas produzidas a partir de sementes coletadas na Fazenda Experimental Vale do Curu (FEVC, 3°47'S, 39°16'W), pertencente à Universidade Federal do Ceará (UFC) e localizada no município de Pentecoste, CE, Brasil. O clima da região é do tipo BSh - semiárido seco, de

acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel *et al.* 2007). A média anual histórica de precipitação registrada entre os anos de 1973 e 2016 é de 757 mm, com maior volume concentrado entre os meses de janeiro e maio (670.9 mm), seguido por meses secos de junho à dezembro (<100 mm; Funceme 2017). A temperatura anual média é de 28.6 °C (máx. 34.5 °C e min. 22.6 °C). A vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB), conhecida localmente por *caatinga*, apresenta fisionomias que variam entre savanas estépicas, florestas decíduas e florestas tropicais sazonalmente secas (Cole 1960; Pennington *et al.* 2009; Moro *et al.* 2014). Na VSSB ocorre formação de orvalho comumente entre às 23:00 e 5:00 horas (Pina *et al.* 2016).

Para compreender os efeitos da AFO em espécies com fenofases contrastantes, selecionamos: *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. (longevidade foliar ≤ 4 meses; decídua inicial), *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (longevidade foliar ≤ 10 meses; decídua tardia) e *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl (longevidade foliar > 12 meses; sempre-verde). A categorização das fenofases baseou-se em observações de campo e consultas aos estudos fenológicos recentes (Oliveira *et al.* 2015; Souza *et al.* 2015).

Experimento de simulação de orvalho em casa de vegetação

Avaliamos como o orvalho pode afetar o balanço de carbono, a manutenção foliar e a resistência à seca em indivíduos jovens de *M. Caesalpiniiifolia*, *L. Ferrea* e *C. flexuosa* por meio do experimento realizado na casa de vegetação da UFC (Fortaleza, CE, Brasil) entre agosto e setembro de 2017. Utilizamos 25 indivíduos de cada espécie obtidos da germinação de sementes em bandejas com vermiculita (Dimy) e que foram transferidos para vasos de 7 L contendo substrato composto por solo nativo e húmus de minhoca 1:1 (v/v). Evitamos o estresse hídrico desses indivíduos por meio de irrigação diária até a saturação do substrato. Após quatro meses, tempo médio de duração das chuvas, iniciamos o experimento com os indivíduos de *M. caesalpiniiifolia*, *L. ferrea* e *C. flexuosa* apresentando alturas médias de 27.74 ± 7.56 cm, 38.36 ± 11.34 cm e 8.6 ± 1.89 cm, respectivamente. Esses indivíduos foram expostos aos ciclos diários e sazonais de radiação solar dentro da casa de vegetação (com pico de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) de $1004\text{-}1352 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura de 31.36 ± 1.6 °C e umidade relativa do ar de $40.4 \pm 7.74\%$.

Aplicamos quatro tratamentos com diferentes regimes hídricos durante 60 dias: controle (irrigação contínua); orvalho (simulação de orvalho de longa duração); borrifação

(simulação de orvalho de curta duração) e seca (restrição completa de água). Utilizamos a metodologia proposta no Capítulo 1 para o tratamento de orvalho, onde as plantas foram mantidas em uma câmara de 1.5 m² revestida com plástico transparente impermeável e suas folhas foram expostas à simulação de orvalho artificial por 6 horas diárias (0:00 às 6:00 h) com auxílio de umidificador ultrassônico (Reli On). No tratamento de borrifação saturamos a folhagem diariamente, à 00:00 h, com um pulverizador de pressão contendo água destilada (Boucher *et al.* 1995). Selamos os vasos, em todos os tratamentos durante 6 horas diárias, com saco plástico e parafilme na base das plantas para impedir o contato da água com o substrato (Eller *et al.* 2013). Interrompemos a irrigação nos tratamentos de orvalho, borrifação e seca no início do experimento.

Também monitoramos o déficit de pressão de vapor (*DPV*) e o conteúdo relativo de água do substrato (*CRAS*). O *DPV* foi calculado diariamente, entre 8:00 e 16:00 horas, utilizando os dados coletados pelo sensor de umidade e temperatura do ar (MT-240, Minipa) dentro da casa de vegetação. O *CRAS* (%) foi determinado a cada cinco dias pelo método gravimétrico em três amostras de substrato, escolhidas aleatoriamente em vasos de diferentes unidades experimentais de cada tratamento das respectivas espécies. As amostras de substrato foram coletadas com o auxílio de um cilindro de PVC (10 mm) partindo da superfície até o fundo do vaso. O *CRAS* foi calculado pela seguinte fórmula: [(peso fresco - peso seco)/peso fresco]x100 (ver Eller *et al.* 2013).

Medidas de crescimento

Medimos o diâmetro do caule (θ_c), a altura (*A*) e a área foliar total (*AF*) em cinco indivíduos por cada tratamento e em cada espécie no início e no final do experimento. Dividimos os valores finais pelos iniciais para obtermos as taxas proporcionais de crescimento. O θ_c foi medido na base do caule com paquímetro digital (Kingtools) e a *A* foi medida a partir da base do caule até a folha mais alta com uma fita métrica. Para calcularmos a *AF*, coletamos e reidratamos todas as folhas de cada indivíduo em uma câmara úmida por 6 horas (Cornelissen *et al.* 2003); utilizamos um leitor de scanner (Epson L395) para digitalizar as folhas com uma resolução de 300 dpi e mensuramos as imagens no software ImageJ.

Determinamos a taxa de crescimento relativo (*TCR*) pelo método de análises de crescimento de plantas (Hunt *et al.* 2002). Para tal, medimos o peso seco total das raízes, do caule e das folhas e a área foliar total em cinco indivíduos de cada espécie, por cada

tratamento, no início e no final do experimento. Também calculamos a razão raiz/parte aérea usando a matéria seca de cinco indivíduos de cada espécie, por cada tratamento, no final do experimento. O material vegetal foi seco em estufa até um peso constante a 65 °C (Mitchell *et al.* 2013).

Dinâmica da manutenção foliar

Classificamos os estágios de murcha das folhas de cinco indivíduos por tratamento de cada espécie, com intervalos de cinco dias, de acordo com as características visuais (Tabela 1; Engelbrecht & Kursar 2003).

Tabela 1 Estágios de murcha das folhas. Os estágios de murchamento das primeiras quatro categorias foram distinguidos individualmente para cada folha. Para determinar os estádios de murcha de plantas inteiras, utilizou-se o estágio da respectiva folha mais murcha.

Estágios de murcha foliar	Características visuais
1 - Normal	Folha hidratada.
2 - Levemente murcha	Leve mudança no ângulo foliar, sem dobramento ou mudança na estrutura da folha.
3 – Murcha	Forte mudança no ângulo foliar ou mudança visível na estrutura da superfície da folha.
4 - Severamente murcha	Mudança muito forte no ângulo foliar ou mudança na estrutura da superfície da folha com início de necrose.
5 - Próximo da morte	Todas as folhas mortas, mas o caule vivo; distingue-se pela cor e elasticidade.
6 – Morte	Todas as partes aéreas mortas; não rebrotam após a reidratação no fim do experimento.

Verificamos a longevidade foliar em cinco indivíduos de cada tratamento por espécie por meio de observações diárias, marcando em cada tratamento 10 folhas por indivíduo e determinando a média de dias em que cada folha se manteve presente antes da queda, durante 60 dias (Capítulo 1). Também calculamos o número de folhas de cinco indivíduos de cada tratamento por espécie em intervalos de cinco dias.

Resistência de plantas à seca

Para identificar a sobrevivência das plantas, verificamos coloração, desintegração e susceptibilidade do caule à fratura. Utilizamos a metodologia proposta por (Engelbrecht & Kursar 2003) para quantificar a resistência de cada espécie à seca quanto à sobrevivência (D_S), baseado na percentagem de sobrevivência de cinco indivíduos dos tratamentos de orvalho ($D_{S-Orvalho} = S_{Orvalho}/S_{Controle} \times 100$), borrifação ($D_{S-Borrifação} = S_{Borrifação}/S_{Controle} \times 100$) e seca ($D_{S-Seca} = S_{Seca}/S_{Controle} \times 100$) em relação aos cinco indivíduos do controle. $S_{Controle}$, $S_{Orvalho}$, $S_{Borrifação}$ e S_{Seca} correspondem ao número de indivíduos vivos até o fim do experimento em relação aos indivíduos vivos no início de cada tratamento. Também quantificamos a resistência de cada espécie à seca com base nas mudanças da área foliar (D_{AF}) em cinco indivíduos dos tratamentos de orvalho ($D_{AF-Orvalho} = AF_{Orvalho}/AF_{Controle} \times 100$), borrifação ($D_{AF-Borrifação} = LA_{Borrifação}/AF_{Controle} \times 100$) e seca ($D_{AF-Seca} = AF_{Seca}/AF_{Controle} \times 100$) em relação aos cinco indivíduos do controle. $AF_{Controle}$, $AF_{Orvalho}$, $AF_{Borrifação}$ e AF_{Seca} são as áreas foliares totais por indivíduos no fim do experimento em relação aos indivíduos do início nos tratamentos controle, orvalho, borrifação e seca.

Análises dos dados

Foram empregados modelos lineares mistos com medidas repetidas para identificar como o tempo, o tratamento e sua interação se relacionam com o número de folhas e o conteúdo relativo de água do substrato (CRAS). Os modelos apresentaram o tempo, o tratamento e sua interação como fatores fixos. Usamos ANOVA unidirecional para comparar o DPV e os efeitos dos tratamentos em θ_c , A , AF , TCR , razão raiz/parte aérea, longevidade foliar, número de folhas, D_S e D_{AF} . A significância dos níveis dentro de cada fator foi investigada pelo teste *post hoc de Tukey* ($P < 0.05$). Foi aplicado o teste de correlação linear de Pearson para a correspondência entre D_{SI} e D_{AFI} . Os dados foram testados quanto à normalidade e homocedasticidade e foram transformados em log (base 10) quando necessário. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R v.3.3.3 (R Core Team 2015).

RESULTADOS

Após 60 dias de experimento, as espécies decíduas, *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea*, no tratamento de orvalho apresentaram indivíduos com folhas severamente murchas (estágio 4) e

murchas/severamente murchas (estágio 3 e 4), respectivamente (Fig. 1a,b). Enquanto a espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, apresentou indivíduos do tratamento de orvalho com maior interidade foliar no fim do experimento (estágio 1 e 4; Fig. 1c).

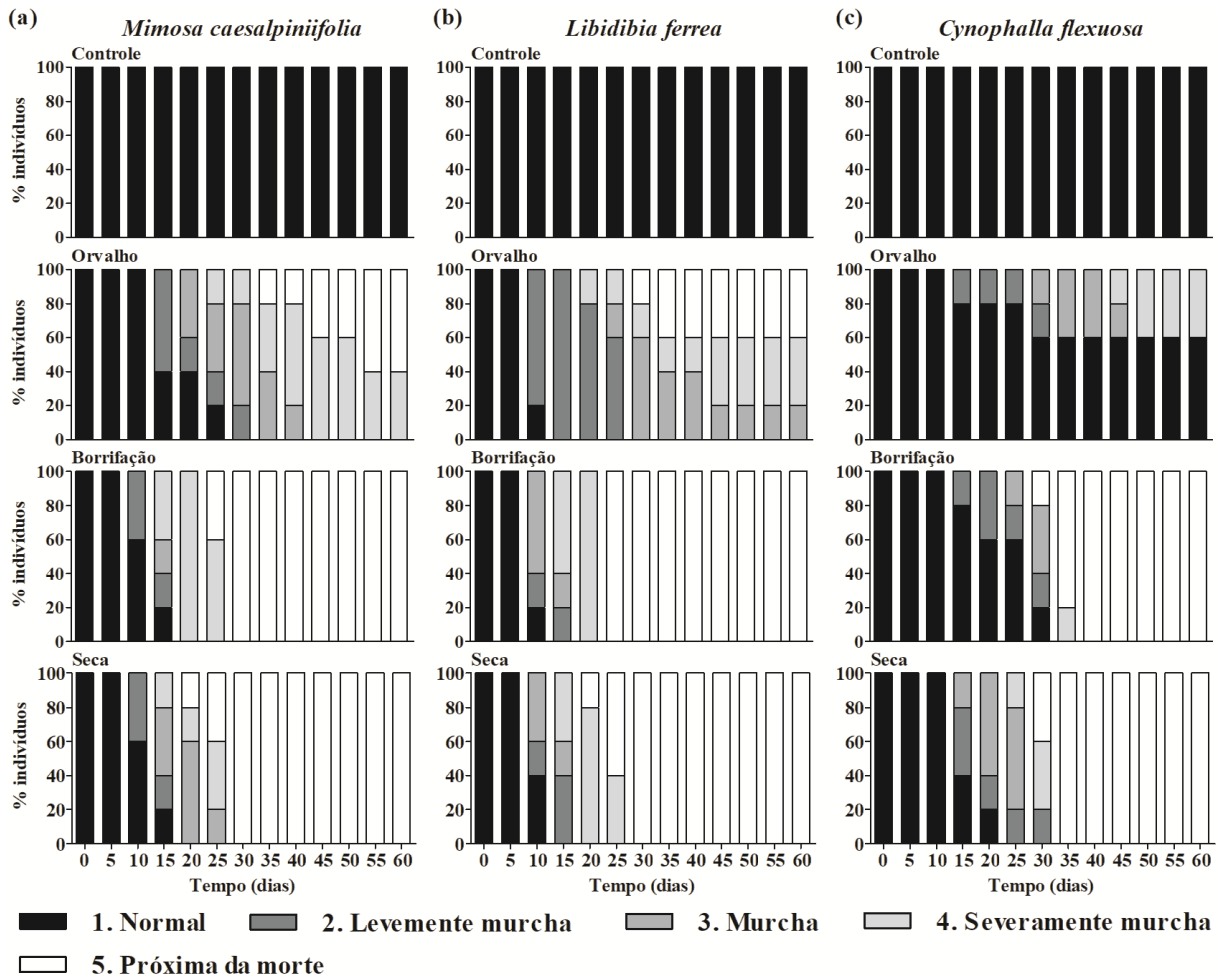


Figura 1 Estágios de murcha foliar em cada tratamento nas espécies *Mimosa caesalpiniiifolia* (a), *Libidibia ferrea* (b) e *Cynophalla flexuosa* (c) durante o experimento em casa de vegetação. Ver a Tabela 1 para a descrição dos estágios de murcha foliar.

Os indivíduos das três espécies estudadas apresentaram diferenças nos números de folhas entre os tratamentos ao longo do tempo ($P < 0.001$; Tab. 2; Fig. 2a,c). As espécies decíduas, *M. caesalpiniiifolia* e *L. ferrea*, diminuíram o número de folhas de forma estatisticamente similar entre os tratamentos de orvalho, borrifação e seca ao longo do experimento ($P > 0.05$; Fig. 2a,b). Na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, o número de folhas dos indivíduos do tratamento orvalho não diferiu estatisticamente do controle até o dia 45

($P>0.05$), mas permaneceu estável e superior àqueles dos tratamentos de borrifração e de seca no fim do experimento ($P<0.05$; Fig. 2c).

As espécies decíduas, *M. caesalpiniiifolia* e *L. ferrea*, tiveram maior longevidade foliar no tratamento de orvalho em comparação aos tratamentos de borrifração e de seca ($P<0.05$; Fig. 2d,e). Os indivíduos da espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, mantiveram a longevidade foliar do tratamento de orvalho semelhante ao controle ($P>0.05$); já os indivíduos do tratamento de borrifração tiveram longevidade foliar menor que o tratamento de orvalho ($P<0.05$) e superior àqueles do tratamento de seca ($P<0.05$; Fig. 2f).

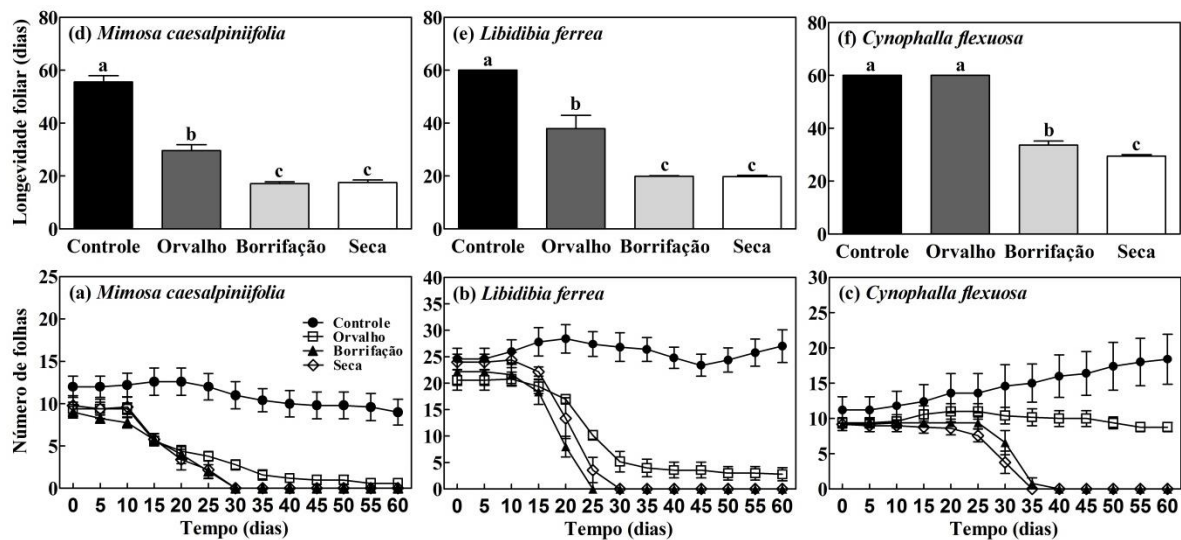


Figura 2 Dinâmica temporal do número de folhas em cada tratamento em *Mimosa caesalpiniiifolia* (a), *Libidibia ferrea* (b) e *Cynophalla flexuosa* (c) durante o experimento de casa de vegetação. Os pontos e barras de erro são a média observada \pm EP. As colunas representam a longevidade foliar em cada tratamento em *Mimosa caesalpiniiifolia* (d), *Libidibia ferrea* (e) e *Cynophalla flexuosa* (f) no final do experimento em casa de vegetação. As barras de erro são a média observada \pm EP. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P<0.05$).

Nas espécies decíduas, inicial (*M. caesalpiniiifolia*) e tardia (*L. ferrea*), o orvalho permitiu o aumento da altura (A ; $P>0.05$; Fig. 3d,e) e a permanência de pequena área foliar (taxa proporcional: $0<AF<1$; Fig. 3g,h), enquanto na espécie sempre-verde (*C. flexuosa*) o orvalho proporcionou o aumento do diâmetro do caule (θ_c ; $P<0.05$; Fig. 3c) e da área foliar (taxa proporcional: $AF>1$; Fig. 3i). Em todas as espécies houve queda foliar total nos tratamentos de borrifração e seca no final do experimento.

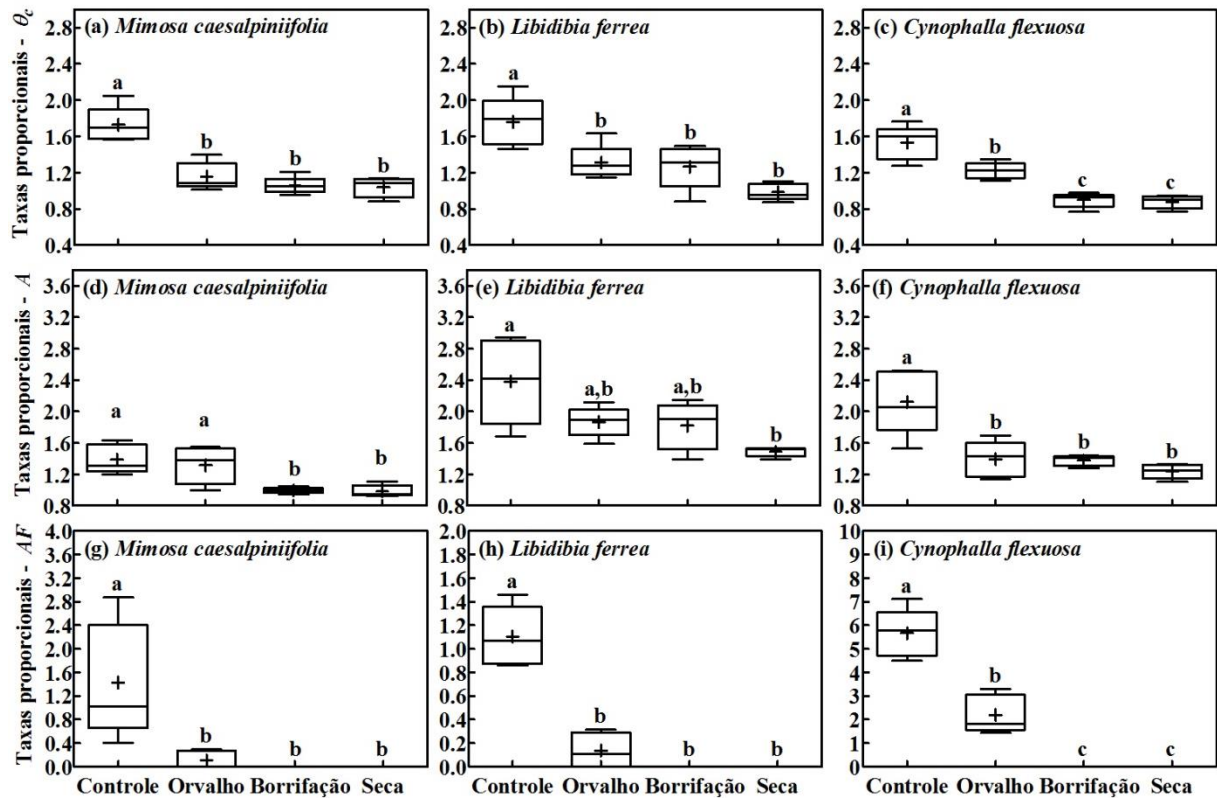


Figura 3 Taxas proporcionais do diâmetro do caule (θ_c), altura (A) e área foliar total (AF) em cada tratamento em *Mimosa caesalpinifolia* (a, d, g), *Libidibia ferrea* (b, e, h) e *Cynophalla flexuosa* (c, f, i) no final do experimento em casa de vegetação. Cada retângulo representa 50% das observações; as linhas fora do retângulo representam a cauda da distribuição; e o símbolo de cruz representa a média. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0.05$).

Indivíduos das espécies decíduas, *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea*, tiveram as taxas de crescimento relativo (TCR) estatisticamente semelhantes nos tratamentos de orvalho, borrifação e seca ($P > 0.05$; Fig. 4a,b). Na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, os indivíduos do tratamento de orvalho ($0.023 \pm 0.004 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) e do controle ($0.03 \pm 0.003 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) apresentaram TCR semelhantes entre si ($P > 0.05$) e foram superiores àqueles dos tratamentos de borrifação ($0.005 \pm 0.009 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) e de seca ($0.002 \pm 0.009 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$; $P < 0.05$; Fig. 4c). Em todas as espécies estudadas a relação raiz/parte aérea nos indivíduos do tratamento de orvalho foram similares ao controle ($P > 0.05$), especialmente na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, onde o tratamento de orvalho ainda apresentou a relação raiz/parte aérea estatisticamente menor que os tratamentos de borrifação e seca, que por sua vez, investiram mais em raiz (Fig. 4d-f).

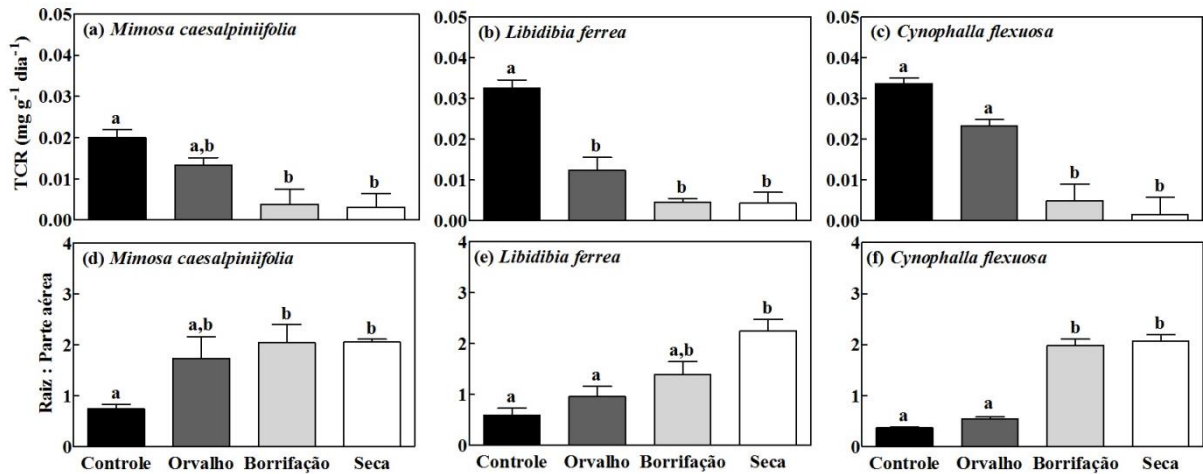


Figura 4 Diferenças na taxa de crescimento relativo (TCR) e razão raiz/parte aérea em cada tratamento em *Mimosa caesalpinifolia* (a, d); *Libidibia ferrea* (b, e) e *Cynophalla flexuosa* (c, f) no final do experimento em casa de vegetação. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0.05$).

Em nenhuma das espécies houve diferenças estatísticas nas respectivas resistências à seca em relação à sobrevivência ($D_{S-Orvalho}$, $D_{S-Borrifação}$ e D_{S-Seca} ; $P > 0.05$; Fig. 5a-c). Nas espécies decíduas, *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea*, as resistências à seca em relação às áreas foliares também não apresentaram diferenças estatísticas ($D_{AF-Orvalho}$, $D_{AF-Borrifação}$ e $D_{AF-Seca}$; $P > 0.05$; Fig. 5d,e). Na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, a $D_{AF-Orvalho}$ foi superior a $D_{AF-Borrifação}$ e $D_{AF-Seca}$ ($P < 0.05$; Fig. 5f).

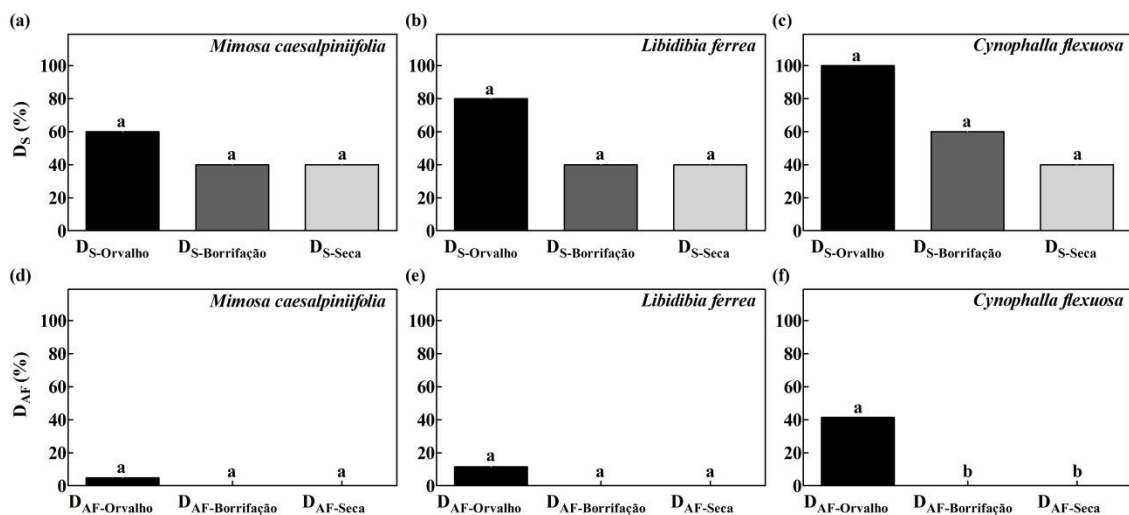


Figura 5 Sobrevivência e mudança na área foliar total nos tratamentos de orvalho, borrifação e seca em relação ao controle em *Mimosa caesalpinifolia* (a, d), *Libidibia ferrea* (b, e) e

Cynophalla flexuosa (c, f) no final do experimento em casa de vegetação. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0.05$).

A sobrevivência das espécies ($D_{S-Orvalho}$) e a mudança da área foliar dos sobreviventes ($D_{AF-Orvalho}$) no tratamento de orvalho em relação ao controle não se correlacionaram entre si, resultando na dispersão dos pontos no gráfico ($r^2 = 0.08$; Fig. 6). A sobrevivência não diferiu entre as espécies decíduas (*M. caesalpinifolia* e *L. ferrea*) e a sempre-verde (*C. flexuosa*) ($P > 0.05$; Fig. 6). A redução da área foliar em *L. ferrea* ($11.34 \pm 13.74 \text{ mm}^2$) manteve a espécie numa posição intermediária, sendo estatisticamente semelhante à *M. caesalpinifolia* ($4.79 \pm 6.97 \text{ mm}^2$) e *C. flexuosa* ($41.39 \pm 19.66 \text{ mm}^2$) ($P > 0.05$; Fig. 6). A espécie decídua inicial, *M. caesalpinifolia*, mostrou maior sensibilidade à seca quanto à mudança de área foliar total em relação à espécie sempre-verde, *C. flexuosa* ($P < 0.05$; Fig. 6).

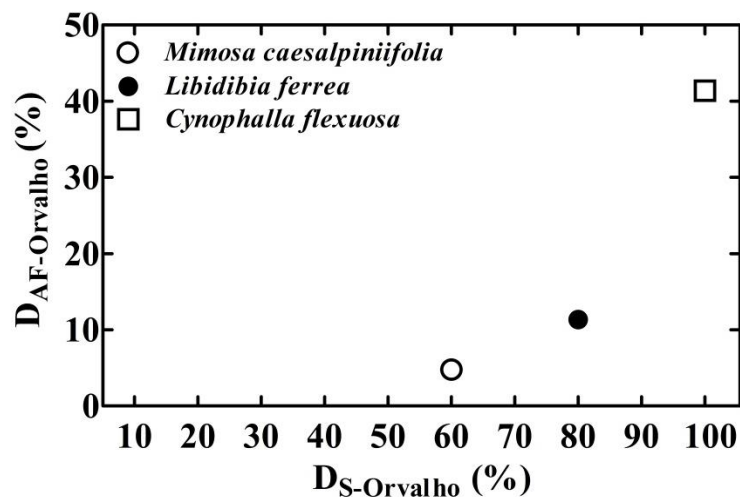


Figura 6 Relação entre a D_{SI} e a D_{AFI} dos sobreviventes no tratamento de orvalho em relação ao controle em *Mimosa caesalpinifolia*, *Libidibia ferrea* and *Cynophalla flexuosa*.

O DPV não apresentou diferenças estatísticas ao longo do experimento ($2.94 \pm 1.1 \text{ Kpa}$; $P > 0.05$). Os $CRAS$ nos tratamentos de orvalho, borrifação e seca foram decrescentes e semelhantes ao longo do tempo ($P > 0.05$) e apresentaram médias inferiores ao controle em todas as espécies ($P < 0.001$; Tab. 2; Fig. S1).

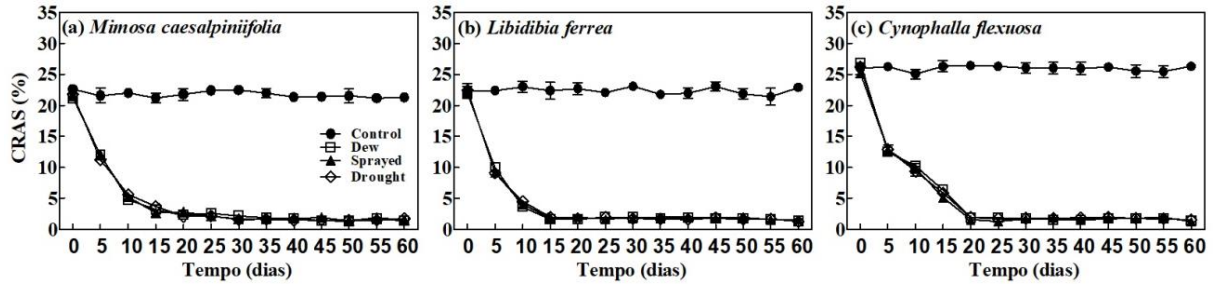


Figura S1 Dinâmica temporal do conteúdo relativo de água do substrato (*CRAS*) em *Mimosa caesalpiniiifolia* (b), *Libidibia ferrea* (c) e *Cynophalla flexuosa* (d) durante o experimento em casa de vegetação. Os pontos e barras de erro são a média observada \pm EP.

Tabela 2 Análises dos modelos mistos de medidas repetidas sobre o efeito do tratamento ao longo do tempo no conteúdo relativo de água do substrato (*CRAS*), estágios de murcha foliar e número de folhas em *Mimosa caesalpiniiifolia*, *Libidibia ferrea* e *Cynophalla flexuosa*.

<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i>			
Fatores fixos	df	<i>P</i> -valores	
		Número de folhas	<i>CRAS</i>
Treatments	3	< 0.001	< 0.001
Tempo	12	< 0.001	< 0.001
Treatments x Tempo	36	< 0.001	< 0.001
<i>Libidibia férrea</i>			
Fatores fixos	d.f.	<i>P</i> -valores	
		Número de folhas	<i>CRAS</i>
Treatments	3	< 0.001	< 0.001
Tempo	12	< 0.001	< 0.001
Treatments x Tempo	36	< 0.001	< 0.001
<i>Cynophalla flexuosa</i>			
Fatores fixos	d.f.	<i>P</i> -valores	
		Número de folhas	<i>CRAS</i>
Treatments	3	< 0.001	< 0.001
Tempo	12	< 0.001	< 0.001
Treatments x Tempo	36	< 0.001	< 0.001

DISCUSSÃO

Nesse trabalho demonstramos que a absorção foliar do orvalho (AFO) é uma importante fonte alternativa de água para plantas com fenofases contrastantes na vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB). Mostramos que a AFO contribui para o acúmulo de biomassa vegetal e longevidade foliar em todas as espécies estudadas, especialmente na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*.

Manutenção foliar

O orvalho de longa duração adiou os estádios mais senescentes, enquanto os tratamentos de borrifação e seca apresentaram indivíduos próximos da morte para todas as espécies. Isso mostra como a maior duração de contato da água com a folha favorece a absorção hídrica foliar. Em relação às espécies decíduas, a sempre-verde, *C. flexuosa*, foi a mais eficiente no uso do orvalho como fonte alternativa de água, pois as plantas mantiveram as folhas mais íntegras, produziram novas folhas e continuaram crescendo até o final do experimento. Estudos realizados em ambientes sazonalmente secos mostraram que plantas sob o efeito da seca do solo crescem mais na presença do orvalho e que ausência do orvalho promove murcha e queda foliar (Zhuang & Ratcliffe 2012).

Nossos dados mostraram que a AFO também auxiliou a manutenção do número de folhas e o aumento da longevidade foliar de indivíduos do tratamento de orvalho em todas as espécies estudadas, reforçando que a AFO depende da maior duração do orvalho. Porém, para a espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, essa fonte alternativa de água foi mais relevante, pois o número de folhas e a área foliar total se mantiveram estáveis ao longo do experimento. Os estudos desenvolvidos por Grammatikopoulos & Manetas (1994) no mediterrâneo também revelaram que a AFO favoreceu a manutenção do número de folhas e aumento da área foliar em uma espécie sempre-verde *Phlomis fruticosa*.

Crescimento

Nosso estudo mostra que o tempo de contato entre o orvalho e as folhas é importante para a absorção foliar de orvalho (AFO) em plantas jovens de VSSB. A AFO aumentou o crescimento e o acúmulo de biomassa nas plantas que receberam o orvalho durante 6 horas dentro da câmara. Pesquisas realizadas em plantas de deserto também mostraram que a

aplicação do orvalho feita pelo método da câmara de simulação de orvalho possibilitou uma AFO mais eficiente que o método de borrifação (Xiaohua *et al.* 2016). Estudos em plantas de ambientes sazonalmente secos demonstram que a presença do orvalho, com duração entre 5-15 horas, é capaz de aliviar os efeitos do estresse hídrico nas plantas (Zangvil 1996; Brewer & Smith 1997; Malek *et al.* 1999; Hanisch *et al.* 2015; Xiaohua *et al.* 2016) e que a duração do orvalho ao longo do tempo pode contribuir mais para a hidratação das plantas do que a quantidade de orvalho acumulado nas folhas (Burrage 1972; Malek *et al.* 1999; Hanisch *et al.* 2015; Pina *et al.* 2016). Acreditamos que em ambientes sazonalmente secos a redução da formação e da duração de orvalho pode comprometer o estabelecimento de plantas jovens, pois estas possuem o sistema radicular superficial e são mais sensíveis à seca do solo (Condit *et al.* 1995).

A AFO indicada pelo traçador apoplástico (Capítulo 1) confirma a ocorrência desse mecanismo em *M. caesalpinifolia*, *L. ferrea* e *C. flexuosa*, mas nossos resultados mostram que a contribuição desse mecanismo de aquisição de água no diâmetro do caule, área foliar total e taxa de crescimento relativo foi maior na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*. Para Eller *et al.* (2013), plantas que utilizam a absorção hídrica foliar como fonte alternativa de água apresentam maiores ganhos de carbono e de crescimento em relação às plantas submetidas ao estresse hídrico total. Mas nossos estudos mostram que a melhoria na dinâmica de senescência das espécies decíduas não se traduz em melhoria no nível de indivíduo. Embora alguns estudos tenham demonstrado que a AFO favoreça o crescimento de plantas jovens em ambientes sazonalmente secos (Grammatikopoulos & Manetas 1994; Boucher *et al.* 1995; Zhuang & Ratcliffe 2012), nossos resultados indicaram pela primeira vez que a contribuição do orvalho no acúmulo de biomassa das espécies sempre-verdes é maior que nas espécies decíduas na VSSB.

A associação entre o valor mais negativo do ponto de perda de turgor foliar (π_{TLP}), a regulação estomática mais isohídrica e a AFO em *C. flexuosa* (Capítulo 1) contribuiu para o maior acúmulo de biomassa dessa espécie. Muitos autores relacionaram a absorção hídrica foliar ao aumento do potencial hídrico em plantas sob estresse hídrico (Cassana *et al.* 2016; Pina *et al.* 2016; Xiaohua *et al.* 2016) e que esse mecanismo evita que o potencial hídrico alcance o ponto de perda de turgor foliar (π_{TLP}) inerente a cada espécie (Eller *et al.* 2016). O baixo π_{TLP} pode indicar uma maior tolerância da planta à seca (Bartlett *et al.* 2012) e seu possível funcionamento fisiológico quando é submetida a baixos potenciais hídricos do solo (Mitchell *et al.* 2013). De acordo com Boucher *et al.* (1995), a espécie *Pinus strobus* possui

baixo π_{TLP} (-2,48 MPa) e aumentou a biomassa vegetal na presença do orvalho, porém não teve aumento da biomassa no tratamento de seca do solo.

Considerando que as plantas irrigadas representem um modelo comparativo da relação raiz/parte aérea, qualquer alteração nessa relação pode indicar desequilíbrio no balanço hídrico (Zhuang & Ratcliffe 2012). Nossos resultados mostraram que o orvalho favorece mais evidentemente o crescimento da espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, evitando uma mudança no padrão de alocação de recursos para as raízes. Porém, esses resultados se repetem de forma menos evidente para a espécie decídua tardia, *L. ferrea*, mostrando uma relação entre o tempo de manutenção das folhas e a contribuição da AFO. Nossos dados contradizem aqueles encontrados por Boucher *et al.* (1995) em plantas de *Pinus strobus*, pois para essa espécie, as plantas que tiveram suas folhas expostas ao orvalho aumentaram o crescimento das raízes em relação àquelas com ausência de orvalho. Por outro lado, nossos resultados corroboraram com os encontrados na espécie *Bassia dasyphylla* de ambiente sazonalmente seco (Zhuang & Ratcliffe 2012), onde foi demonstrado que o investimento em raiz nas plantas submetidas ao orvalho foi menor que no tratamento de seca. Os dados que obtivemos no tratamento de borrifação mostram que os indivíduos responderam similarmente ao tratamento de seca, nos permitindo induzir que o menor tempo de exposição das folhas ao orvalho pode afetar o desenvolvimento desses indivíduos jovens.

Resistência à seca

As espécies decíduas, *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea*, são mais sensíveis à seca, pois tiveram maior perda de área foliar e mortalidade em relação à espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, no fim do experimento. O ajuste da área foliar é uma resposta comum das plantas à seca atmosférica e do solo (Limousin *et al.* 2012; Eller *et al.* 2016). Concordamos com Engelbrecht & Kursar (2003) quando relataram que a queda das folhas tem impacto negativo sobre o crescimento, mas podendo ser uma estratégia que permite a sobrevivência das plantas sob fortes condições de seca. Todavia, acreditamos que a AFO impacta positivamente no estabelecimento de plantas jovens em ambientes sazonalmente secos, pois retarda a senescência de plantas decíduas e sempre-verdes quando estão sob déficit hídrico, o que pode permitir a translocação de recursos foliares para os ramos antes da queda foliar (Himmelblau & Amasino 2001).

A correlação entre a resistência das plantas à seca quanto à sobrevivência (D_{SI}) e à área foliar (D_{AFI}) no tratamento de orvalho resultou num modelo de dispersão de espécies semelhante ao encontrado por Engelbrecht & Kursar (2003). Entre as espécies estudadas, *C. flexuosa* é a mais resistente à seca do solo, pois manteve maior número de plantas sobreviventes e maior área foliar entre as demais espécies durante os 60 dias de experimento. Entre as espécies decíduas, *L. ferrea* apresentou sobrevivência e mudança na área foliar intermediárias, enquanto *M. caesalpinifolia* foi a espécie menos resistente à seca, pois mostrou menor sobrevivência e área foliar no tratamento de orvalho. Assim, as melhorias observadas no ciclo foliar das espécies decíduas não incrementaram a resistência das mesmas à seca do solo.

Os resultados também indicaram que a AFO em plantas jovens da VSSB não foi suficiente para permitir que as plantas utilizassem menos recursos hídricos do substrato, pois houve perda gradual do conteúdo relativo de água no substrato ($CRAS$). Resultados diferentes foram encontrados em florestas nebulares, onde as espécies apresentaram inversão do fluxo de seiva das folhas para o caule, raízes e solo durante a absorção hídrica foliar (Burgess & Dawson 2004; Cassana & Dillenburg 2013; Eller *et al.* 2013). Isso permitiu que o teor de água do solo se mantivesse em níveis elevados e estáveis sem qualquer entrada adicional de água (Eller *et al.* 2013; Cassana *et al.* 2016), o que não foi observado para as plantas utilizadas nesse estudo.

Importância ecológica

A formação do orvalho é essencial para manter o equilíbrio hídrico em ecossistemas sazonalmente secos (Zhang *et al.* 2009; Vogel & Müller-Doblies 2011; Hanisch *et al.* 2015; Pina *et al.* 2016). O orvalho condensado sobre as folhas pode escorrer ou gotejar no solo, permitindo que as raízes mais superficiais absorvam essa fonte alternativa de água (Vogel & Müller-Doblies 2011). A deposição do orvalho também ocorre na camada superior do solo, promovendo o desenvolvimento de cianobactérias, líquenes e musgos (Jacobs *et al.* 1999; Agam & Berliner 2006; Zhang *et al.* 2009; Hao *et al.* 2012). Além disso, estudos realizados em ambientes sazonalmente secos mostraram que orvalho pode ser absorvido diretamente pelas folhas (Gouvra & Grammatikopoulos 2003; Zhuang & Ratcliffe 2012; Hanisch *et al.* 2015; Pina *et al.* 2016; Xiaohua *et al.* 2016) e ser fundamental para a sobrevivência de plantas jovens (Zhuang & Ratcliffe 2012).

No cenário previsto de mudanças nos padrões de precipitação seguidas pelo aumento da temperatura média, dos eventos de seca e da mortalidade de plantas em escala global (Sivakumar *et al.* 2005; Allen *et al.* 2010; Gornall *et al.* 2010; Engelbrecht 2012; IPCC 2014), a absorção hídrica foliar pode desempenhar um papel importante na sobrevivência de plantas jovens durante as secas sazonais (Eller *et al.* 2013). Plantas em estádios iniciais de desenvolvimento possuem o sistema radicular menos desenvolvido e são mais intolerantes à seca devido a um menor acesso aos recursos hídricos (Condit *et al.* 1995). Nosso experimento foi realizado em plantas jovens de VSSB e essas plantas foram beneficiadas exclusivamente pela AFO.

Conclusões

O tempo de exposição das folhas ao orvalho é um fator chave para a ocorrência da absorção foliar de orvalho (AFO) em plantas jovens da vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB). A AFO promove o aumento do acúmulo de biomassa, da manutenção das folhas, da sobrevivência e da resistência de plantas jovens à seca, especialmente na espécie sempre-verde, *C. flexuosa*. Assim, acreditamos que a espécie *C. flexuosa* seja mais dependente da AFO e que a mesma seja mais afetada pela diminuição dos eventos de orvalho num cenário de mudanças climáticas previstas para ambientes sazonalmente secos.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal do Ceará (UFC); o Laboratório de Microscopia Eletrônica da Embrapa Agroindústria Tropical; e a Central Analítica -UFC/CT-INFRA/MCTI-SISNANO/Pró-Equipamentos CAPES. Este trabalho foi apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) através de bolsa de auxílio, pelo subsídio de pesquisa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (MCTI / CNPq N ° 454949 / 2014-6) e bolsa de auxílio à pesquisa de Soares, A.A.

CONTRIBUIÇÕES DOS AUTORES

A.A.S. e A.E.R.H projetaram a pesquisa, A.E.R.H. coletou os dados para a pesquisa, e A.A.S., A.E.R.H. e E.C.D.C analisaram os dados e escreveram o manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Agam N., Berliner P.R. (2006) Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments - A review. *Journal of Arid Environments* **65**:572–590.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. (Ted), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**:660–684.
- Andrade-Lima D. (1989) *Plantas da caatinga*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Baier W. (1966) Studies on dew formation under semi-arid conditions. *Agricultural Meteorology* **3**:103–112.
- Barradas V.L., Glez-Medellín M.G. (1999) Dew and its effect on two heliophile understorey species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *International Journal of Biometeorology* **43**:1–7.
- Bartlett M.K., Scoffoni C., Sack L. (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters* **15**:393–405.
- Ben-Asher J., Alpert P., Ben-Zvi A. (2010) Dew is a major factor affecting vegetation water use efficiency rather than a source of water in the eastern Mediterranean area. *Water Resources Research* **46**:1–8.
- Boucher J.F., Munson A.D., Bernier P.Y. (1995) Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiology* **15**:819–823.
- Brewer C.A., Smith W.K. (1997) Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant Cell and Environment* **20**:1–11.

- Burgess S.S.O., Dawson T.E. (2004) The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): Foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell and Environment* **27**:1023–1034.
- Burrage S.W. (1972) Dew on wheat. *Agricultural Meteorology* **10**:3–12.
- Cassana F.F., Dillenburg L.R. (2013) The periodic wetting of leaves enhances water relations and growth of the long-lived conifer *Araucaria angustifolia*. *Plant Biology* **15**:75–83.
- Cassana F.F., Eller C.B., Oliveira R.S., Dillenburg L.R. (2016) Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil* **399**:147–157.
- Christina M., Laclau J.P., Gonçalves J.L.M., Jourdan C., Nouvellon Y., Bouillet J.P. (2011) Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere* **2**:1–10.
- Cole M.M. (1960) Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the Savanna Vegetation of Brazil. *The Geographical Journal* **126**:168–179. [online] URL: <http://www.jstor.org/sci-hub.org/stable/1793957#>
- Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* **65**:419–439.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335–380.
- Eller C.B., Lima A.L., Oliveira R.S. (2013) Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* **199**:151–162.
- Eller C.B., Lima A.L., Oliveira R.S. (2016) Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist* **211**:489–501.
- Engelbrecht B.M.J. (2012) Plant ecology: Forests on the brink. *Nature* **491**:675–677.
- Engelbrecht B.M.J., Kursar T.A. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**:383–393.
- Funceme (2017) Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. [WWW

- document] URL <http://funceme.br/app/calendario/produto/municipios/media/annual> [accessed 1 April 2017]
- Gornall J., Betts R., Burke E., Clark R., Camp J., Willett K., Wiltshire A. (2010) Implications of climate change for agricultural productivity in the early twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**:2973–2989.
- Gouvra E., Grammatikopoulos G. (2003) Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany* **81**:1278–1284.
- Grammatikopoulos G., Manetas Y. (1994) Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany* **72**:1808–1811.
- Hanisch S., Lohrey C., Buerkert A. (2015) Dewfall and its ecological significance in semi-arid coastal south-western Madagascar. *Journal of Arid Environments* **121**:24–31.
- Hao X.-M., Li C., Guo B., Ma J.-X., Ayup M., Chen Z.-S. (2012) Dew formation and its long-term trend in a desert riparian forest ecosystem on the eastern edge of the Taklimakan Desert in China. *Journal of Hydrology* **472–473**:90–98.
- Himmelblau E., Amasino R.M. (2001) Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence. *Journal of Plant Physiology* **158**:1317–1323.
- Hunt R., Causton D.R., Shipley B., Askew A.P. (2002) A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany* **90**:485–488.
- IPCC (2014) *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, RK Pachauri and LA Meyer (eds)]
- Jacobs A.F.G., Heusinkveld B.G., Berkowicz S.M. (1999) Dew deposition and drying in a desert system: A simple simulation model. *Journal of Arid Environments* **42**:211–222.
- Li S., Xiao H.-L., Zhao L., Zhou M.-X., Wang F. (2014) Foliar water uptake of *Tamarix ramosissima* from an atmosphere of high humidity. *The Scientific World Journal* **2014**:1–10.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rodríguez-Calcerrada J., Pérez-Ramos I.M., Rodríguez-Cortina R., Misson L., Joffre R. (2012) Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought.

- Oecologia **169**:565–577.
- Malek E., McCurdy G., Giles B. (1999) Dew contribution to the annual water balances in semi-arid desert valleys. *Journal of Arid Environments* **42**:71–80.
- Martin C.E., von Willert D.J. (2000) Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in Southern Africa. *Plant Biology* **2**:229–242.
- Menezes J.A.L., Santos T.E.M., Montenegro A.A.A., Silva J.R.L. (2013) Comportamento temporal da umidade do solo sob Caatinga e solo descoberto na Bacia Experimental do Jatobá, Pernambuco. *Water Resources and Irrigation Management* **2**:45–51.
- Mitchell P.J., O’Grady A.P., Tissue D.T., White D.A., Ottenschlaeger M.L., Pinkard E.A. (2013) Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* **197**:862–872.
- Moro M.F., Lughadha E.N., Filer D.L., Araújo F.S., Martins F.R. (2014) *A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys*. [online] URL:
<http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2003.1435%5Cnhttp://doi.wiley.com/10.1111/btp.12008%5Cnhttp://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24136971%5Cnhttp://biotaxa.org/Phytotaxa/article/view/phytotaxa.160.1.1>
- Munné-Bosch S. (2010) Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. *Journal of Arid Environments* **74**:417–418.
- Munné-bosch S., Nogués S., Alegre L. (1999) Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist* **144**:109–119.
- Oliveira C.C., Zandavalli R.B., Lima A.L.A., Rodal M.J.N. (2015) Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. *Austral Ecology* **40**:40–49.
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* **11**:1633–1644.
- Pennington R.T., Lavin M., Oliveira-Filho A. (2009) Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual*

- Review of Ecology, Evolution, and Systematics **40**:437–457. [online] URL: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pina A.L.C.B., Zandavalli R.B., Oliveira R.S., Martins F.R., Soares A.A. (2016) Dew absorption by the leaf trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region. *Functional Plant Biology* **43**:851–861.
- R Core Team (2015) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Scholz F.G., Phillips N.G., Bucci S.J., Meinzer F.C., Goldstein G. (2011) Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. Size- and Age-related changes in tree structure and function. Springer, Dordrecht, Netherlands, pp 341–361.
- Schulze E.D., Lange O.L., Buschbom U., Kappen L., Evenari M. (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in desert conditions. *Planta* **108**:259–270.
- Sivakumar M.V.K., Das H.P., Brunini O. (2005) Impacts of present and future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropics. *Climatic Change* **70**:31–72.
- Souza B.C., Oliveira R.S., Araújo F.S., Lima A.L.A., Rodal M.J.N. (2015) Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. *Rodriguésia* **66**:21–32.
- Vogel S., Müller-Doblies U. (2011) Desert geophytes under dew and fog: The “curly-whirlies” of Namaqualand (South Africa). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **206**:3–31.
- Will R.E., Wilson S.M., Zou C.B., Hennessey T.C. (2013) Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. *New Phytologist* **200**:366–374.
- Xiaohua W., Honglang X., Juan R., Yiben C., Qiu Y. (2016) An ultrasonic humidification fluorescent tracing method for detecting unsaturated atmospheric water absorption by the aerial parts of desert plants. *Journal of Arid Land* **8**:272–283.

- Xu Y., Yan B., Tang J. (2015) The effect of climate change on variations in dew amount in a paddy ecosystem of the Sanjiang Plain, China. *Advances in Meteorology* **2015**:1–9.
- Zangvil A. (1996) Six years of dew observations in the Negv Desert, Israel. *Journal of Arid Environments* **32**:361–371.
- Zhang J., Zhang Y., Downing A., Cheng J., Zhou X., Zhang B. (2009) The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China. *Journal of Hydrology* **379**:220–228.
- Zhuang Y., Ratcliffe S. (2012) Relationship between dew presence and *Bassia dasyphylla* plant growth. *Journal of Arid Land* **4**:11–18.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apresentamos estudos relacionados à absorção foliar de orvalho (AFO) em plantas da vegetação sazonalmente seca brasileira (VSSB). Exploramos o desempenho ecofisiológico e a morfologia vegetal em quatro espécies lenhosas, decíduas e sempre-verde, da VSSB e chamamos atenção para quatro destaques da tese: (1) o traçador apoplástico absorvido pelas folhas via cutícula (*Mimosa caesalpinifolia*, *Libidibia ferrea* e *Cynophalla flexuosa*) e tricomas peltados (*Combretum leprosum*) alcançou o sistema vascular; (2) os efeitos da absorção hídrica foliar em espécies da VSSB estão relacionados ao maior tempo de exposição das folhas ao orvalho; (3) a AFO aumentou a longevidade foliar de todas as espécies estudadas; (4) a AFO foi mais efetiva na espécie sempre-verde e estritamente isohídrica, *C. flexuosa*, pois promoveu o aumento do *status* hídrico, das trocas gasosas, do acúmulo de biomassa, da área foliar, da sobrevivência e da resistência à seca.

Desse modo, encontramos resultados significativos que ampliam os conhecimentos sobre os efeitos da AFO nas relações hídricas, no desempenho fisiológico, no acúmulo de biomassa, na sobrevivência e no estabelecimento de plantas jovens em VSSB durante secas sazonais. Considerando que as previsões de mudanças climáticas globais apontam para aumento das temperaturas e diminuição da precipitação, os ambientes sazonalmente secos são mais vulneráveis à desertificação. Sugerimos que a diminuição da formação orvalho na VSSB pode impactar no desenvolvimento de espécies vegetais ocorrentes nesse tipo de ambiente. Além disso, colaboramos para reconhecer o papel ecológico do orvalho no sucesso da espécie sempre-verde, *C. flexuosa*, na fase jovem. Esse estudo trouxe resultados da AFO em plantas jovens de espécies com fenofases e comportamentos estomáticos diferentes na VSSB, fornecendo informações e abrindo perspectivas para novas pesquisas. Portanto, nossos resultados podem ser úteis para a ecologia da conservação de plantas da VSSB.

REFERÊNCIAS

- AGAM, N.; BERLINER, P.R. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments – a review. **Journal of Arid Environments**, v. 65, p. 572-590, 2006.
- ALBUQUERQUE, U.P.; LIMA ARAÚJO, E.; EL-DEIR, A.C.A.; LIMA, A.L.A.; SOUTO, A.; BEZERRA, B.M.; FERRAZ, E.M.N.; FREIRE, E.M.X.; SAMPAIO, E.V.S.B.; LASCASAS, F.M.G. ET AL. Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry forest. **The Scientific World Journal**, v. 2012, p. 1-18, 2012.
- ALLEN, C.D.; MACALADY, A.K.; CHENCHOUNI, H.; BACHELET, D.; MCDOWELL, N.; VENNETIER, M.; KITZBERGER, T.; RIGLING, A.; BRESHEARS, D.D.; HOGG, E.H. (TED); GONZALEZ, P.; FENSHAM, R.; ZHANG, Z.; CASTRO, J.; DEMIDOVA, N.; LIM, J.-H.; ALLARD, G.; RUNNING, S.W.; SEMERCI, A.; COBB, N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, p. 660-684, 2010.
- ANDRADE, J.L. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 479-488, 2003.
- ANDRADE-LIMA, D. **Plantas da caatinga**. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 1989.
- BAIER, W. Studies on dew formation under semi-arid conditions. **Agricultural Meteorology**, v. 3, p. 103-112, 1966.
- BARRADAS, V.L.; GLEZ-MEDELLÍN, M.G. Dew and its effect on two heliophile understorey species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. **International Journal of Biometeorology**, v. 43, p. 1-7, 1999.
- BARTLETT, M.K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, p. 393-405, 2012.
- BARTLETT, M.K.; ZHANG, Y.; KREIDLER, N.; SUN, S.; ARDY, R.; CAO, K.; SACK, L. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. **Ecology Letters**, v. 17, p. 1580-1590, 2014.
- BEN-ASHER, J.; ALPERT, P.; BEN-ZVI, A. Dew is a major factor affecting vegetation water use efficiency rather than a source of water in the eastern Mediterranean area, **Water Resources Research**, v. 46, W10532, 2010.
- BEYSENS, D. The formation of dew. **Atmospheric Research**, v. 39, p. 215-237, 1995.
Blackman CJ, Brodrigg TJ, Jordan GJ. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. **New Phytologist** **188**: 1113-1123.
- BLACKMAN, C.J.; BRODRIBB, T.J.; JORDAN, G.J. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. **New Phytologist**, v. 188, p. 1113-1123, 2010.

- BOUCHER, J.F.; MUNSON, A.D.; BERNIER, P.Y. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. **Tree Physiology**, v. 15, p. 819-823, 1995.
- BRESHEARS, D.D.; MCDOWELL, N.G.; GODDARD, K.L.; DAYEM, K.E.; MARTENS, S.N.; MEYER, C.W.; BROWN, K.M. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. **Ecology**, v.89, p. 41-47, 2008.
- BREWER, C.A.; SMITH, W.K. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 1-11, 1997.
- BRODRIBB, T.J.; HOLBROOK, N.M.; EDWARDS, E.J.; GUTIÉRREZ, M.V. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 443-450, 2003.
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**, v. 61, p. 225, 1972.
- BURGESS, S.S.O.; DAWSON, T.E. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): Foliar uptake and prevention of dehydration. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, p. 1023-1034, 2004.
- BURKHARDT, J. Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants? **Ecological Monographs**, v. 80, p. 369-399, 2010.
- BURKHARDT, J.; BASI, S.; PARIYAR, S.; HUNSCHE, M. Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. **New Phytologist**, v. 196, p. 774-787, 2012.
- BURRAGE, S.W. Dew on wheat. **Agricultural Meteorology**, v. 10, p. 3-12, 1972.
- CASSANA, F.F.; DILLENBURG, L.R. The periodic wetting of leaves enhances water relations and growth of the long-lived conifer *Araucaria angustifolia*. **Plant Biology**, v. 15, p. 75-83, 2013.
- CASSANA, F.F.; ELLER, C.B.; OLIVEIRA, R.S.; DILLENBURG, L.R. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. **Plant Soil**, v. 399, p. 147-157, 2016.
- CHOAT, B.; BALL, M.C.; LULY, J.G.; DONNELLY, C.F.; HOLTUM, J.A. Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. **Tree physiology**, v. 26, p. 657-664, 2006.
- CHRISTINA, M.; LACLAU, J.P.; GONÇALVES, J.L.M.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; BOUILLET J.P. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. **Ecosphere**, v. 2, p. 1-10, 2011.
- COLE, M.M. Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the Savanna Vegetation of Brazil. **The Geographical Journal**, v. 126, p. 168-179, 1960.

CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, v. 65, p. 419-439, 1995.

CORNELISSEN, J.H.C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D.E.; REICH, P.B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H.D.; VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; PAUSAS, J.G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

ELLER, C.B.; LIMA, A.L.; OLIVEIRA, R.S. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. **New Phytologist**, v. 211, p. 489-501, 2016.

ELLER, C.B.; LIMA, A.L.; OLIVEIRA, R.S. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). **New Phytologist**, v. 199, p. 152-162, 2013.

ENGELBRECHT, B.M.J. Plant ecology: Forests on the brink. **Nature**, v. 491, p. 675-677, 2012.

ENGELBRECHT, B.M.J.; KURSAR, T.A. Comparative drought resistance of seedlings of 28 woody species of co-occurring tropical woody plants. **Oecologia**, v. 136, p. 383-393, 2003.

FERNÁNDEZ, V.; SANCHO-KNAPIK, D.; GUZMÁN, P.; PEGUERO-PINA, J.J.; GIL, L.; KARABOURNIOTIS, G.; KHAYET, M.; FASSEAS, C.; HEREDIA-GUERRERO, J.A.; HEREDIA, A.; AND GIL-PELEGRÍN, E. Wettability, polarity, and water absorption of holm oak leaves: effect of leaf side and age. **Plant Physiology**, v. 166, n. 1, p. 168-180, 2014.

FRANKE, W. Mechanisms of foliar penetration of solutions. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 18, p. 281-300, 1967.

FUNCEME. **Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos**. [WWW document] URL <http://funceme.br/app/calendario/produto/municipios/media/anual> [accessed 1 April 2017].

GOLDSMITH, G.R.; MATZKE, N.J.; DAWSON, T.E. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. **Ecology Letters**, v. 16, p. 307-314, 2013.

GORNALL, J.; BETTS, R.; BURKE, E.; CLARK, R.; CAMP, J.; WILLETT, K.; WILTSHIRE, A. Implications of climate change for agricultural productivity in the early twenty-first century. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 365, p. 2973-2989, 2010.

GOUVRA, E.; GRAMMATIKOPOULOS, G. Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. **Canadian Journal of Botany**, v. 81, p. 1278-1284, 2003.

- GRAMMATIKOPOULOS, G.; MANETAS, Y. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. **Canadian Journal of Botany**, v. 72, p. 1805-1811, 1994.
- HANISH, S.; LOHREY, C.; BUERKERT, A. Dewfall and its ecological significance in semi-arid coastal south-western Madagascar. **Journal of Arid Environments**, v. 121, p. 24-31, 2015.
- HAO, X.; LI, C.; GUO, B.; MA, J.; AYUP, M.; CHEN, Z. Dew formation and its long-term trend in a desert riparian forest ecosystem on the eastern edge of the Taklimakan Desert in China. **Journal of Hydrology**, v. 472-473, p. 90-98, 2012.
- HIMELBLAU, E.; AMASINO, R.M. Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence. **Journal of Plant Physiology**, v. 1558, p. 1317-1323, 2001.
- HUNT, R.; CAUSTON, D.R.; SHIPLEY, B.; ASKEW, A.P. A modern tool for classical plant growth analysis. **Annals of Botany**, v. 90, p. 485-488, 2002.
- IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, RK Pachauri and LA Meyer (eds)].
- JACOBS, A.F.G.; HEUSINKVELD, B.G.; BERKOWICZ, S.M. Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. **Journal of Arid Environments**, v. 42, p. 211-222, 1999.
- JEFFREE, C.E. **The fine structure of the plant cuticle**. In: Riederer M, Müller C, eds. *Biology of the plant cuticle*. Oxford: Blackwell Publishing, p. 11-125, 2006.
- JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. New York, NY, USA: McGraw-Hill Book Co, 1940.
- KARNOVSKY, M.J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **The Journal of Cell Biology**, v. 27, p. 137-138, 1965.
- KERSTIENS, G. Cuticular water permeability and its physiological significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, p. 1813-1832, 1996.
- KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. Elsevier Academic Press, ISBN 0-12-425060-2, San Diego, California, 1995.
- KUSHWAHA, C.P.; SINGH, K.P. Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 1, p. 47-56, 2005.
- LI, S.; XIAO, H-L.; ZHAO, L.; ZHOU, M-X.; WANG, F. Foliar water uptake of *Tamarix ramosissima* from an atmosphere of high humidity. **The Scientific World Journal**, v. 2014, 2014.
- LIMA, D.A. **Plantas da Caatinga**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1989.

LIMM, E.B.; DAWSON, T.E. *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. **American Journal of Botany**, v. 97, p. 1121-1128, 2010.

LIMOUSIN, J.M.; RAMBAL, S.; OURCIVAL, J.M.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; RODRÍGUEZ-CORTINA, R.; MISSON, L.; JOFFRE R. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. **Oecologia**, v. 169, p. 565-577, 2012.

MALEK, E.; MCCURDY, G.; GILES, B. Dew contribution to the annual water balances in semi-arid desert valleys. **Journal of Arid Environments**, v. 42, p. 71-80, 1999.

MARTIN, C.E.; RUX, G.; HERPPICH, W.B. Responses of epidermal cell turgor pressure and photosynthetic activity of leaves of the atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae) after exposure to high humidity. **Journal of Plant Physiology**, v. 170, p. 70-73, 2013.

MARTIN, C.E.; VON WILLERT, D.J. Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in Southern Africa. **Plant Biology**, v. 2, p. 229-242, 2000.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; POYATOS, R.; AGUADÉ, D.; RETANA, J.; MENCUCCINI, M. A new look at water transport regulation in plants. **New Phytologist**, v. 204, p. 105-115, 2014.

MASTROBERTI, A.A.; MARIATH, J.E.A. Development of the mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Protoplasma**, v. 232, p. 233-245, 2008.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W.T.; ALLEN, C.D.; BRESHEARS, D.D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D.G.; YEPEZ, E.A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, p. 719-739, 2008.

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

MCDOWELL, N.G.; RYAN, M.G.; ZEPPEL, M.J.B.; TISSUE, D.T. Feature: improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. **New Phytologist**, v. 200, p. 289-293, 2013.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. **New Phytologist**, v. 159, p. 203-211, 2003.

MENEZES, J.A.L.; SANTOS, T.E.M.; MONTENEGRO, A.A.A.; SILVA, J.R.L. Comportamento temporal da umidade do solo sob Caatinga e solo descoberto na Bacia Experimental do Jatobá, Pernambuco. **Water Resources and Irrigation Management**, v. 2, p. 45-51, 2013.

- MITCHELL, P.J.; O'GRADY, A.P.; TISSUE, D.T.; WHITE, D.A.; OTTENSCHLAEGER, M.L.; PINKARD, E.A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, v. 197, p. 862-872, 2013.
- MORO, M.F.; LUGHADHA, E.N.; FILER, D.L.; ARAÚJO, F.S.; MARTINS, F.R. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v. 160, p. 1-118, 2014.
- MUNNÉ-BOSCH, S. Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. **Journal of Arid Environments**, v.74, p. 417-418, 2010.
- MUNNÉ-BOSCH, S.; NOGUÉS, S.; ALEGRE, L. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. **New Phytologist**, v. 144, p. 109-119, 1999.
- OHRUI, T.; NOBIRA, H.; SAKATA, Y.; YAMAMOTO, C.; NISHIDA, K.; YAMAKAWA, T.; SASUGA, Y.; YAGUCHI, Y.; TAKENAGA, H.; TANAKA, S. Foliar trichome- and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. **Planta**, v. 227, p. 47-56, 2007.
- OLIVEIRA, A.F.M.; MEIRELLES, S.T.; SALATINO, A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 75, p. 431-439, 2003.
- OLIVEIRA, C.C.; ZANDEVALLI, R.B.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, v. 40, p. 40-49, 2015.
- OLIVEIRA, R.S. Can hydraulic traits be used to predict sensitivity of drought-prone forests to crown decline and tree mortality? **Plant and Soil**, v. 364, p. 1-3, 2013.
- PEEL, M.C.; FINLAYSON, B.L.; MCMAHON, T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, p. 1633-1644, 2007.
- PENNINGTON, R.T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 437-457, 2009.
- PENNINGTON, T.; LEWIS, G.; RATTER, J. **Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation**. CRC Press, FL, USA, 2006.
- PINA, A.L.C.B.; ZANDEVALLI, R.B.; OLIVEIRA, R.S.; MARTINS, F.R.; SOARES, A.A. Dew absorption by the trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region. **Functional Plant Biology**, v. 43, p. 851-861, 2016.
- POORTER, L.; HAYASHIDA-OLIVER, Y. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 481-498, 2000.

- R CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2015.
- RICHARDS, K. Observation and simulation of dew in rural and urban environments. **Progress in Physical Geography**, v. 28, n. 1, p. 76-94, 2004.
- RIEDERER, M.; SCHREIBER, L. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, p. 363, 2001.
- SANTOS, J.C.; LEAL, I.R.; ALMEIDA-CORTEZ, J.S.; FERNANDES, G.W.; TABARELLI, M. Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. **Tropical Conservation Science**, v. 4, p. 276-286, 2011.
- SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, M.T.; FIGUEIREDO, K.V.; FALCÃO, H.; ARRUDA, E.C.P.; ALMEIDA-CORTEZ, J.S.; SAMPAIO, E.V.S.B.; OMETTO, J.P.; MENEZES, R.S.C.; OLIVEIRA, A.F.M.; POMPELLI, M.F.; ANTONINO, A.C.D. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, p. 83-99, 2014.
- SASS, JE. Botanical microtechnique. 2^a ed. Ames, The Iowa State College Press, 1951.
- SCHOLZ, F.G.; PHILLIPS, N.G.; BUCCI, S.J.; MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G. **Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size**. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. Size- and Age-related changes in tree structure and function. Springer, Dordrecht, Netherlands, pp 341-361, 2011.
- SCHREIBER, L.; RIEDERER, M. Ecophysiology of cuticular transpiration: comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats. **Oecologia**, v. 107, p. 426-432, 1996.
- SCHULZE, E.D.; LANGE, O.L.; BUSCHBOM, U.; KAPPEN, L.; EVENARI, M. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in desert conditions. **Planta**, v. 108, p. 259-270, 1972.
- SHEPHERD, T.; GRIFFITHS, D.W. The effects of stress on plant cuticular waxes. **New Phytologist**, v. 171, p. 469-499, 2006.
- SIVAKUMAR, M.V.K.; DAS, H.P.; BRUNINI, O. Impacts of present and future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropics. **Climatic Change**, v. 70, p. 31-72, 2005.
- SKELTON, R.P.; WEST, A.G.; DAWSON, T.E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 112, p. 5744-5749, 2015.
- SOUZA, B.C.; OLIVEIRA, R.S.; ARAÚJO, F.S.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, v. 66, p. 021-032, 2015.

STONE, E.C. Dew as an ecological factor. II. The effect of artificial dew on the survival of *Pinus ponderosa* and associated species. **Ecology**, v. 38, p. 414-422, 1957.

TYREE, M.T.; HAMMEL, H.T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. **Journal of Experimental Botany**, v. 23, p. 267-282, 1972.

VOGEL, S.; MULLER-DOBLIES, U. Desert geophytes under dew and fog: The “curly-whirlies” of Namaqualand (South Africa). **Flora**, v. 206, p. 3-31, 2011.

WEN, X.F.; LEE, X.; SUN, X.M.; WANG, J.L.; HU, Z.M.; LI, S.G.; AND YU, G.R. Dew water isotopic ratios and their relationships to ecosystem water pools and fluxes in a cropland and a grassland in China. **Oecologia**, v. 168, p. 549-561, 2012.

Will R.E., Wilson S.M., Zou C.B., Hennessey T.C. (2013) Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. *New Phytologist* **200**:366–374.

XIAOHUA, W.; HONGLANG, X.; JUAN, R.; YIBEN, C.; QIU, Y. An ultrasonic humidification fluorescent tracing method for detecting unsaturated atmospheric water absorption by the aerial parts of desert plants. **Journal of Arid Land**, v. 8, n. 2, p. 272-283, 2016.

XU, Y.; YAN, B.; TANG, J. The effect of climate change on variations in dew amount in a paddy ecosystem of the Sanjiang Plain, China. **Advances in Meteorology**, v. 2015, article ID 793107, p. 9, 2015.

YATES, D.J.; HUNTLEY, L.B. Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsi*, an Australian subtropical rainforest tree. **Australian Journal of Botany**, v. 43, p. 157-167, 1995.

ZANGVIL, A. Six years of dew observations in the Negv Desert, Israel. **Journal of Arid Environments**, v. 32, p. 361-371, 1996.

ZHANG, J.; ZHANG, Y.M.; ALISON D.; JUN-HUI, C.; XIAO-BING, Z.; BING-CHANG, Z. The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China. **Journal of Hydrology**, v. 379, p. 220-228, 2009.

ZHUANG, Y.; RATCLIFFE, S. Relationship between dew presence and *Bassia dasyphylla* plant growth. **Journal of Arid Land**, v. 4, p. 11-18, 2012.

ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; WALKER, N.J.; SAVELIEV, A.A.; SMITH, G.M. Mixed effect models and extensions in ecology in R. Berlin, Germany: Springer, 2009.