



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

JAMES CASTRO ALVES

**HIDROFÓBICAS OU HIDROFÍLICAS: COMO AS FOLHAS DE ESPÉCIES
CADUCIFÓLIAS E SEMPRE VERDES DA CAATINGA SE COMPORTAM?**

FORTALEZA

2017

JAMES CASTRO ALVES

**HIDROFÓBICAS OU HIDROFÍLICAS: COMO AS FOLHAS DE ESPÉCIES
CADUCIFÓLIAS E SEMPRE VERDES DA CAATINGA SE COMPORTAM?**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Departamento de Biologia
da Universidade Federal do Ceará, como
requisito parcial à obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof.^a Dra. Arlete Aparecida
Soares.

FORTALEZA

2017

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)

- A479h Alves, James Castro.
Hidrofóbicas ou hidrofílicas : como as folhas de espécies caducifólias e sempre verdes da caatinga se comportam? / James Castro Alves. – 2017.
33 f. : il. color.
- Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2017.
Orientação: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.
1. Anatomia ecológica. 2. Características xeromórficas. 3. Molhabilidade. 4. Semiárido. I. Título.
CDD 570
-

JAMES CASTRO ALVES

**HIDROFÓBICAS OU HIDROFÍLICAS: COMO AS FOLHAS DE ESPÉCIES
CADUCIFÓLIAS E SEMPRE VERDES DA CAATINGA SE COMPORTAM?**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Departamento de Biologia
da Universidade Federal do Ceará, como
requisito parcial à obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada em: 26.10.12017.

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dra. Arlete Aparecida Soares (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Ítaló Antônio Cotta Coutinho
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Bruno Sousa de Menezes
Universidade Federal do Ceará (UFC)

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de iniciação científica.

A Prof.^a Dra. Arlete Aparecida Soares, pela orientação.

A Dra. Celli Rodrigues Muniz (EMBRAPA), pelo apoio e orientação na obtenção das eletro-micrografias no microscópio eletrônico de varredura.

Aos participantes da banca examinadora o Prof. Dr. Ítalo Antônio Cotta Coutinho e o Dr. Bruno Sousa de Menezes, pelo tempo, pelas valiosas colaborações e sugestões.

A Ana Lúcia Castelo Branco Pina e Robson de Jesus Mendes, que estiveram presentes em todas as etapas de desenvolvimento deste projeto, incentivando, orientando e auxiliando. Inestimáveis, sem os quais nada disso seria possível.

A todos os funcionários da Fazenda Experimental Vale do Curu, pelo apoio, orientação e suporte.

A todos os colegas do laboratório de morfologia e anatomia vegetal, pelo tempo concedido, reflexões, críticas e sugestões recebidas.

RESUMO

No semiárido brasileiro destacam-se dois comportamentos fenológicos de folhas: decíduas e perenes. Esta fenologia está relacionada com a disponibilidade de água na região, que é sazonal, com períodos chuvosos curtos e de seca prolongada. Uma vez que estas espécies co-ocorrem, outros mecanismos relacionados ao uso da água podem favorecer a condição perene. A molhabilidade das folhas, onde superfícies hidrofílicas podem favorecer a absorção hídrica foliar, contribuindo para um maior turgor hídrico. Assim, o estudo dessas superfícies pode contribuir para o entendimento das estratégias no uso dos recursos hídricos em ambientes sazonalmente secos. Esperamos que folhas de espécies perenes e caducifólias tardias sejam menos hidrofóbicas que as folhas de espécies caducifólias precoces. Foram analisadas folhas de três espécies com fenologias distintas, *Croton blanchetianus* (caducifólia precoce), *Combretum leprosum* (caducifólia tardia) e *Cynophalla hastata* (perenifólia). Mensuramos o ângulo de contato de uma gota séssil de água sobre a superfície foliar (abaxial e adaxial) de folhas jovens e maduras, a espessura de cutícula e a densidade de tricomas. Demonstramos que a densidade e os tipos de tricomas afetam o ângulo de contato e a hidrofobicidade foliar, onde *C. blanchetianus* ($102,9^\circ$) mostrou-se hidrofóbica, com alta densidade de tricomas tectores lignificados, substância que tem baixa afinidade por água. *Combretum leprosum* ($68,9^\circ$) mostrou-se hidrofílica, com alta densidade de tricomas peltados que, assim como sua epiderme, são ricos em compostos pécnicos, substância que possui uma maior afinidade com a água. *Cynophalla hastata* ($73,0^\circ$) também se mostrou hidrofílica, apesar de apresentar cutícula espessa, essa pode estar associada à fotoproteção. Sua hidrofília pode ser devido à composição da cutícula e ausência de ceras na superfície epicuticular. As folhas jovens foram mais hidrofóbicas que as maduras, devido a maior densidade de tricomas e rugosidade das superfícies. As faces abaxiais das folhas foram mais hidrofóbicas do que as adaxiais, o que pode favorecer a captação de carbono ao evitar a oclusão dos estômatos na face que ocorre as principais trocas gasosas, uma vez que são espécies hipoanfiestomáticas. Entretanto, a espessura de cutícula não foi determinante para o aumento da hidrofobicidade nas folhas, sendo necessários mais estudos para o melhor entendimento do papel da cutícula na hidrofobicidade foliar.

Palavras-chave: Anatomia ecológica. Características xeromórficas. Molhabilidade. Semiárido.

ABSTRACT

In the Brazilian semiarid, two phenological behaviors of deciduous and perennial leaves stand out. This phenology is related to the seasonal availability of water in the region, with short rainy periods and prolonged drought. As such traits occur together, other mechanisms related to water usage may favor the evergreen condition as the leaf wettability, where hydrophilic surfaces can favor leaf water absorption, contributing to a greater water turgor. Therefore, the study of leaf surfaces may contribute to the understanding of strategies involved in the use of water resources by plants in seasonally dry environments. We expect leaves of evergreen and late deciduous species to be less hydrophobic than leaves of early deciduous species. Leaves of three species with different phenologies, *Croton blanchetianus* (early deciduous), *Combretum leprosum* (late deciduous) and *Cynophalla hastata* (perennial) were studied. The contact angle of a sessile droplet of water on the leaf surface (abaxial and adaxial) of young and mature leaves, the cuticle thickness and the density of trichomes were measured. Our data demonstrated that the density and types of trichomes affect the contact angle and leaf hydrophobicity, as observed in *C. blanchetianus* (102,9°) which is hydrophobic, due to its high density of non-secretory trichomes with cell walls rich in lignin, a substance that has low affinity for water. On the other hand, *C. leprosum* (68.9°) and *C. hastata* (73.0°) are hydrophilic. *Combretum leprosum* has a high density of peltate trichomes with cell walls rich in pectic compounds, as in its epidermal cells, a substance with high affinity for water. *Cynophalla hastata* has a thick cuticle, which may be related to photoprotection. Its hydrophilicity may be due to the absence of waxes on the epicuticular surface and the composition of the cuticle. Young leaves were more hydrophobic than mature leaves due to the higher density of trichomes and surface roughness. The abaxial side of the leaves was more hydrophobic than the adaxial one, which may favor the carbon absorption by avoiding the occlusion of the stomata with water on the main gas exchange surface as all three species are hipoamphistomatic. However, cuticle thickness did not contribute to increase the hydrophobicity of leaves. Further studies are needed to unveil the role played by the cuticle in leaf hydrophobicity.

Keywords: Ecological anatomy. Xeromorphic characteristics. Wettability. Semiarid.

SUMÁRIO

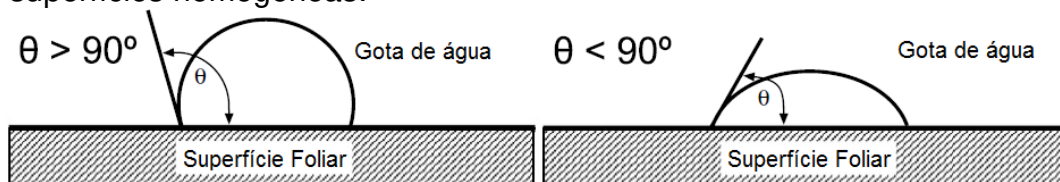
| | | |
|--------------|---|-----------|
| 1 | INTRODUÇÃO..... | 09 |
| 2 | MATERIAL E MÉTODOS..... | 12 |
| 2.1 | Área de estudo..... | 12 |
| 2.2 | Espécies foco..... | 12 |
| 2.3 | Desenho experimental | 13 |
| 2.4 | Determinação do ângulo de contato..... | 14 |
| 2.5 | Análises anatômicas..... | 15 |
| 2.5.1 | <i>Medidas de espessura de cutícula.....</i> | 15 |
| 2.6 | Análises das superfícies..... | 15 |
| 2.7 | Análises estatísticas..... | 16 |
| 3 | RESULTADOS..... | 17 |
| 3.1 | Molhabilidade foliar..... | 17 |
| 3.2 | Anatomia e histoquímica foliar..... | 21 |
| 4 | DISCUSSÕES | 27 |
| 5 | CONCLUSÃO | 31 |
| | REFERÊNCIAS | 32 |

1 INTRODUÇÃO

Molhabilidade é a capacidade de um líquido manter contato com uma superfície sólida, estendendo se sobre si e deixando um rastro sobre a superfície (LÉVY, 1992; BHUSHAN; JUNG, 2006). O grau de molhabilidade de uma superfície é determinado pelas forças coesivas das moléculas de água entre si e das forças adesivas entre as moléculas de água e da superfície, que pode ser calculado medindo o ângulo de contato de uma única gota de água em contato com a superfície (ROSADO; HOLDER, 2013).

O ângulo de contato é medido segundo as equações de Young's (1805), Wenzel (1936) e Cassie e Baxter (1944), onde as forças de interação trifásicas da gota de água (entre sólido, líquido e gás), a rugosidade da superfície e presença de bolsões de ar na superfície são levados em consideração (KOCH; BHUSHAN; BARTHLOTT, 2008; ROSADO; HOLDER, 2013). Uma superfície é considerada hidrofílica quando o ângulo de contato entre a gota de água e a superfície for menor que 90° e hidrofóbica quando seu ângulo de contato for maior que 90° (FIGURA 1) (HOLLOWAY, 1969; BHUSHAN; JUNG, 2006)

Figura 1 – Ilustração do ângulo de contato, formado entre gotas sésseis e superfícies homogêneas.



Fonte: HOLDER, 2007a.

Algumas características morfo-anatômicas das folhas como rugosidade, presença de tricomas e ceras, estão associadas com a molhabilidade da superfície foliar (KOCH *et al.*, 2008; KOCH *et al.*, 2009b; WHITNEY *et al.*, 2011). Essas estruturas são frequentes na epiderme foliar de espécies que ocorrem em ambientes sazonais (GIVNISH, 2002). Tricomas e ceras auxiliam um melhor controle hídrico da folha em condições de alta intensidade de luz (FAHN, 1986), minimizando a necessidade de transpiração para manter a temperatura foliar (EHLERINGER; BJÖRKMAN, 1978).

Uma superfície foliar hidrofóbica pode se mostrar uma vantagem adaptativa, causando variações na disponibilidade de água, permitindo que a água escorra da folha para o solo, aumentando a umidade disponível para as raízes (HOLDER, 2012b; ROSADO; HOLDER, 2013). Já folhas com características hidrofílicas podem favorecer a formação de uma película de água que pode promover a infecção por patógenos (BARTHLOTT; NEINHUIS, 1997; BRADLEY; GILBERT; PARKER, 2003), e reduzir a captação de carbono, uma vez que as trocas gasosas ocorrem nos estômatos e a difusão do CO₂ é mais lenta na água do que no ar (SMITH; MCCLEAN, 1989; BREWER *et al.*, 1991). No entanto, em ambientes semiáridos a água é um fator limitante e a hidrofília na superfície foliar foi observada como uma característica favorável à absorção hídrica, auxiliando na manutenção do potencial hídrico das folhas (PINA *et al.*, 2016)

O semiárido brasileiro é composto em sua maioria pela vegetação denominada caatinga, marcado por forte sazonalidade de chuvas, com precipitação irregular média de 300 a 1000 mm por ano, concentradas em um curto período de 3 a 5 meses e altas temperaturas anuais que favorecem elevada taxa de evapotranspiração – cerca de 1500 a 2000 mm por ano (SAMPAIO, 1995). A caatinga ocorre em sua maioria, no nordeste do Brasil ocupando uma área de cerca de 6 a 9 x 10 Km². A sua vegetação é predominantemente arbustiva-arbórea, sobre solos rasos de origem cristalina, apresentando queda foliar durante a estação seca (SAMPAIO, 1995), que se estende de junho a dezembro.

Na caatinga, destacam-se dois comportamentos fenológicos nas plantas: caducifólias (precoces e tardias) e sempre-verdes (BARBOSA *et al.*, 1989). As caducifólias precoces perdem as folhas no início do período seco, as caducifólias tardias perdem as folhas gradativamente durante o período seco e as sempre verdes permanecem com suas folhas ao longo do ano (BARBOSA *et al.*, 1989).

A disponibilidade de água não é o único fator limitante para a fenologia da região, uma vez que, espécies sempre verdes co-ocorrem com espécies decíduas (LIMA; RODAL, 2010). Assim, outros mecanismos relacionados ao uso da água podem favorecer a condição sempre verde (HOLBROOK *et al.*, 1995), como a molhabilidade das folhas, que pode estar associada a um mecanismo estratégico de absorção hídrica foliar por tricomas, auxiliando na absorção de orvalho quando depositado sobre a superfície foliar (PINA *et al.*, 2016).

Diante do exposto questionamos: As folhas de espécies de padrões fenológicos distintos – caducifólias precoces, caducifólias tardias e sempre-verdes – são diferentes quanto à hidrofobicidade? Esperamos que as folhas de espécies sempre verdes e caducifólias tardias sejam menos hidrofóbicas que as folhas de espécies caducifólias precoces. Dessa forma, o estudo dessas características morfo-anatômicas em plantas com diferentes fenologias, pode contribuir para o entendimento das estratégias dessas plantas no uso dos recursos hídricos em ambientes sazonalmente secos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

As coletas e os experimentos foram conduzidos em uma área de caatinga (3°49'07"S e 39°20'18"W), na Fazenda Experimental Vale do Curu (FEVC), pertencente ao Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Ceará, no município de Pentecoste, CE, na mesorregião do norte cearense do médio Curu, a uma altitude de 78 m a.n.m.

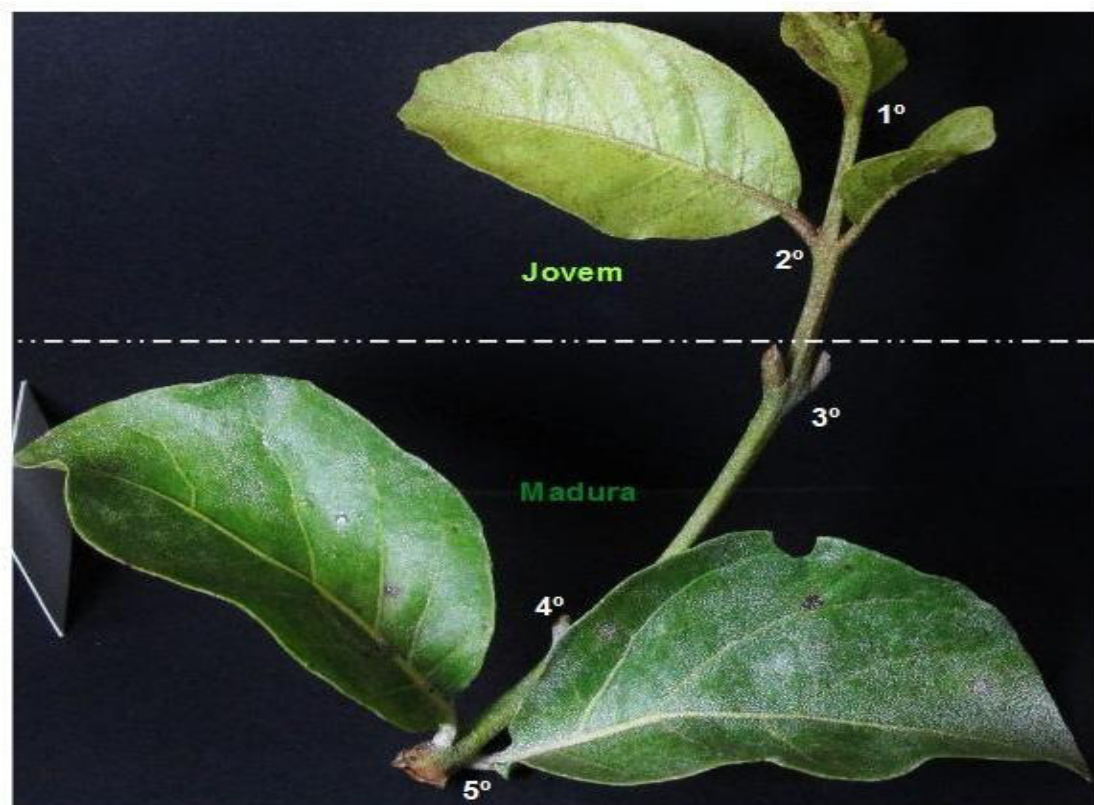
2.2 Espécies foco

Foram selecionadas três espécies nativas do nordeste brasileiro, com fenologias foliares distintas e ampla distribuição na região (OLIVEIRA *et al.*, 2015). *Croton blanchetianus* Baill. (Euphorbiaceae) é uma espécie arbórea, caducifólia precoce, considerada pioneira e largamente ocorrente em áreas degradadas. Suas folhas são alternas e simples, com indumento denso formado principalmente por tricomas tectores conectados por esclereídes que atravessam o mesofilo (BARROS; SOARES, 2013). *Combretum leprosum* Mart. (Combretaceae) é uma caducifólia tardia, pioneira, que ocupa regiões de mata secundária (LORENZI, 1998), medindo de 2 a 3 metros de altura com hábito arbusto escandente. Apresenta folhas opostas, pecioladas e simples, recobertas por tricomas escamosos, brilhantes e hialinos, assim como seu caule, ramos, botões, flores e frutos (LOIOLA *et al.*, 2009). *Cynophalla hastata* (Jacq.) J.Presl (Capparaceae) é uma espécie arbustiva-arbórea, perenifólia, com folhas alternas, pecioladas, simples, glabras e coriáceas que se desenvolve em grande parte do semiárido (FABRICANTE *et al.*, 2009).

2.3 Desenho experimental

O material botânico foi coletado durante o período chuvoso, de fevereiro a maio, de 2015. Exsicatas de cada espécie foram identificadas e incorporadas ao Herbário Prisco Bezerra da Universidade Federal do Ceará: *C. leprosum*, Alves s.n., 15.III.2015 – EAC 57829; *C. blanchetianus*, Alves s.n., 15.III.2015 – EAC 57830; e *C. hastata*, Alves s.n., 07.III.2015 – EAC 57831 - Acrônimo de acordo com Thiers (2016). Em uma área de caatinga, foi marcada uma parcela de meio hectare, todos os indivíduos com altura entre dois e cinco metros, das três espécies estudadas, foram enumerados. Desses, 10 indivíduos de cada espécie foram sorteados ao acaso. De cada indivíduo coletou-se folhas jovens e maduras, expostas ao sol, totalmente expandidas e saudáveis. Para a determinar se a folha era jovem ou madura, foram consideradas as seguintes características: área foliar, cor, rigidez e a posição de inserção da folha no ramo, onde as primeiras folhas do ápice caulinar, 1.^o e 2.^o nó, foram consideradas jovens e a partir do 3.^o nó maduras (FIGURA 2).

Figura 2 – Exemplo da caracterização de folhas em jovem e madura, pela cor, área foliar e nó de inserção no ramo de *Combretum leprosum*.



Fonte: Elaborada pelo autor.

2.4 Determinação do ângulo de contato

Para a determinação do ângulo de contato foram utilizados 10 indivíduos e de cada indivíduo foram analisadas 5 folhas jovens e 5 maduras. Em cada folha foi medido o ângulo de contato nas superfícies adaxial e abaxial segundo Holder (2007a). As folhas foram cortadas na sua base e seladas com filme de PVC e acondicionadas em câmara resfriada de isopor para minimizar a perda de água. As folhas foram posicionadas em uma plataforma horizontal com fita adesiva (FIGURA 3) e, quando presente, o excesso de umidade na superfície foi absorvido com papel filtro não abrasivo (HOLDER 2007a). Com auxílio de uma micropipeta uma gota séssil de 10 μ l de água destilada foi colocada sobre a região mediana de cada folha, simulando uma gota de orvalho (HOLDER 2007a), evitando as nervuras. A imagem do perfil horizontal da gota séssil foi captada por uma câmera digital (CANON PowerShot SX17015) e analisada em software livre ImageJ, versão 1.47 (ROSADO *et al.*, 2010).

Figura 3 – Captura do perfil horizontal da gota séssil de água destilada, alocada entre as nervuras da face abaxial, de uma folha fixada com fita adesiva.



Fonte: Elaborada pelo autor.

2.5 Análises anatômicas e histoquímica

Para as análises anatômicas, fragmentos foliares das três espécies foram fixados em solução contendo glutaraldeído e formaldeído (KARNOVSKY, 1965, modificado), desidratados em série etanólica (JOHANSEN, 1940) e emblocados em resina histológica metacrilato glicol (HistoResin Leica Biosystems). As secções transversais de 5 μ m, obtidas em micrótomo rotatório Leica 2065, foram coradas em safra blue (BUKATSCH, 1972, modificado) ou azul de toluidina (JUNQUEIRA, 1990) para a descrição anatômica. Para as análises de lipídios totais as secções foram coradas com sudan IV (GERLACH, 1984). O teste de vermelho de rutênio foi usado para identificar a presença de compostos pécticos (JOHANSEN, 1940). Para verificar a presença de compostos fenólicos, cortes a mão livre foram tratados com solução cloreto férrico (JOHANSEN, 1940, modificado). Os resultados foram analisados em microscópio óptico Leica DM4000.

2.5.1 Medidas de espessura de cutícula

Para as medições de cutícula, cinco indivíduos de cada espécie foram emblocados em resina histológica metacrilato glicol (HistoResin Leica Biosystems) e secções de 5 μ m foram coradas com sudan IV (GERLACH, 1984). As cutículas foram medidas utilizando software próprio do microscópio óptico Leica DM4000.

2.6 Análises das superfícies

Para as análises de superfície foliar e densidade de tricomas, foram coletados cinco indivíduos de cada espécie. Desses, quatro fragmentos foliares de cada indivíduo, onde dois foram de folhas jovens e os outros dois de folhas maduras, foram fixados em glutaraldeído e formaldeído (Karnovsky, 1965, modificado), pós fixados em tetróxido de ósmio 1% por imersão, desidratados em série etanólica e secos em ponto crítico (EMS850). As amostras foram montadas em stubs com fita dupla face de carbono e recobertas com fina camada de ouro em sputter (Emitech K550) e analisadas em microscópio eletrônico de varredura (VEGA3 TESCAN), operando a 15 Kv. A densidade de tricomas, nas superfícies foliares, foi medida utilizando o software livre ImageJ, versão 1.47.

2.7 Análises estatísticas

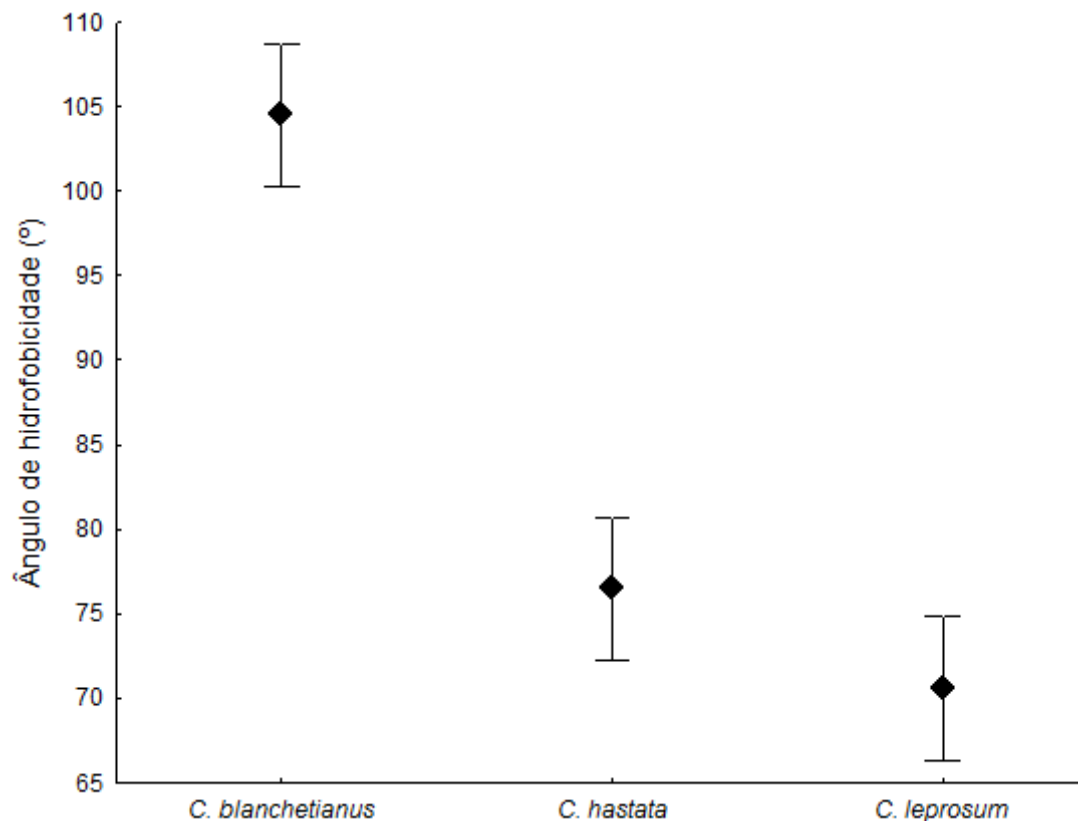
Para comparar os diferentes níveis de interação entre as folhas quanto ao grau de hidrofobicidade nas espécies, na idade foliar e nas faces, foi realizada uma análise de variância com três fatores e aplicado o teste post hoc de Tukey a 5% para verificar quais grupos diferem entre si. Análises de regressão linear e multifatorial foram aplicadas para identificar quais estruturas (densidade de tricomas e espessura de cutícula) estão associadas com os ângulos de contato. Os testes estatísticos e os gráficos foram elaborados no software SigmaPlot, versão 11.0.

3 RESULTADOS

3.1 Molhabilidade foliar

De acordo com a análise de variância, verificamos que existem diferenças significativas ($p < 0,001$) no grau de molhabilidade das três espécies estudadas, sendo a espécie *Croton blanchetianus* hidrofóbica ($102,9^\circ$), *Cynophalla hastata* ($73,0^\circ$) hidrofílica e *Combretum leprosum* ($68,9^\circ$) hidrofílica (GRÁFICO 1). O teste post hoc de Tukey (5%) mostrou que as espécies *C. leprosum* e *C. hastata* não apresentaram diferenças significativas ($p = 0,240$) quanto ao ângulo de hidrofobicidade.

Gráfico 1 – Média dos quadrados mínimos do ângulo de hidrofobicidade, em graus, das espécies *Croton blanchetianus*, *Combretum leprosum* e *Cynophalla hastata*. Linhas verticais representam o desvio padrão.

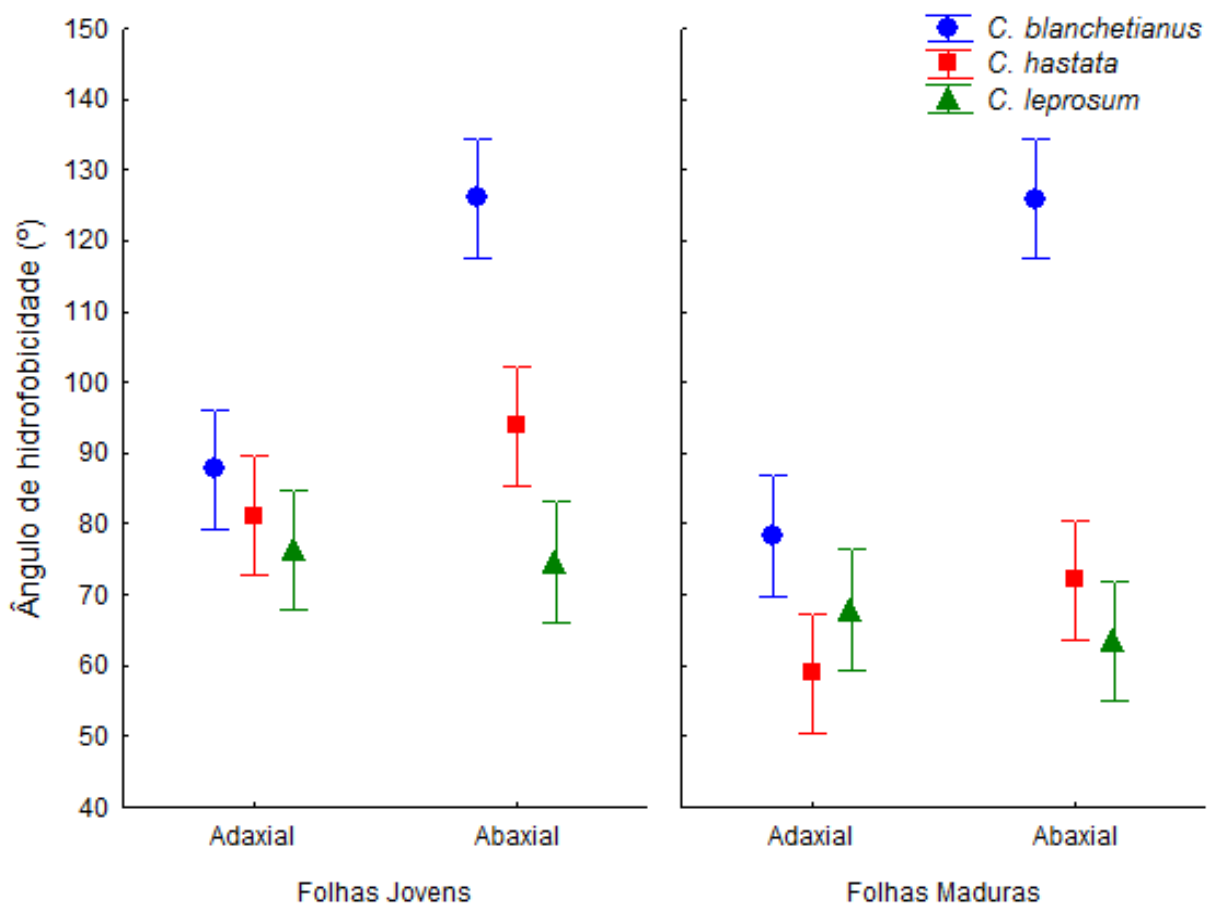


Fonte: Elaborada pelo autor.

No geral, a análise de variância mostrou que folhas jovens ($87,96^\circ$) foram mais hidrofóbicas que as folhas maduras ($75,34^\circ$) e as superfícies abaxiais ($91,95^\circ$) foram mais hidrofóbicas que a superfícies adaxiais ($71,36^\circ$), com $p < 0,001$ em todas as espécies.

A relação entre espécie, superfície foliar e idade foliar (GRÁFICO 2), mostrou que em folhas jovens: a superfície abaxial é hidrofóbica em *C. blanchetianus* ($126,0^\circ$) e *C. hastata* ($93,0^\circ$) e hidrofílica em *C. leprosum* ($71,7^\circ$); na superfície adaxial *C. blanchetianus* ($84,4^\circ$), *C. hastata* ($76,1^\circ$) e *C. leprosum* ($76,4^\circ$) são hidrofílicas. Nas folhas maduras: a superfície abaxial de *C. blanchetianus* ($128,7^\circ$) é hidrofóbica, em *C. hastata* ($68,8^\circ$) e *C. leprosum* ($63,3^\circ$) são hidrofílicas; a superfície adaxial *C. blanchetianus* ($72,6^\circ$), *C. hastata* ($54,2^\circ$) e *C. leprosum* ($64,2^\circ$) são hidrofílicas.

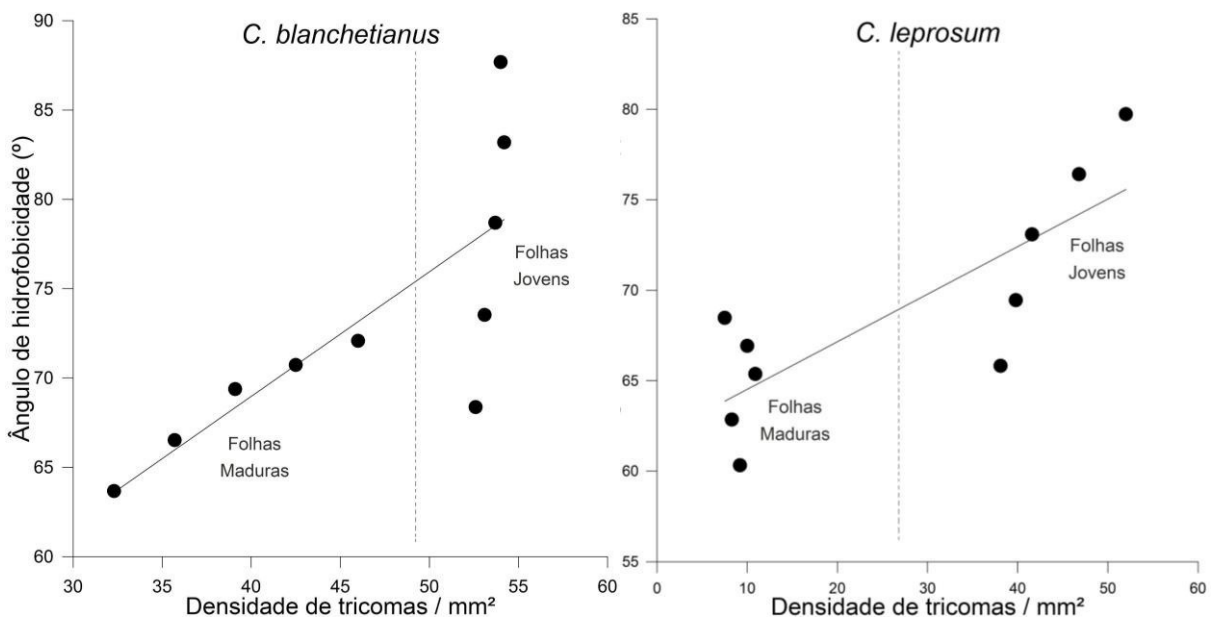
Gráfico 2 – Média dos quadrados mínimos quanto à superfície e idade foliar de *Croton blanchetianus*, *Combretum leprosum* e *Cynophalla hastata*. Linhas verticais representam o desvio padrão.



Fonte: Elaborada pelo autor.

A análise de regressão linear (GRÁFICO 3) mostrou interação entre o ângulo de hidrofobicidade e a densidade de tricomas em *C. blanchetianus* ($R^2_{adj}=0,545$, $p=0,009$) e em *C. leprosum* ($R^2_{adj}=0,613$, $p=0,004$). Mas, quando analisados separadamente por idade foliar (GRÁFICO 4), *C. blanchetianus* mostrou uma interação muito forte em folhas jovens ($R^2_{adj}=0,851$, $p=0,016$) e maduras ($R^2_{adj}=0,952$, $p=0,003$). Já em *C. leprosum* a interação entre densidade de tricomas e o ângulo de contato nas folhas jovens foi muito forte ($R^2_{adj}=0,898$, $p=0,009$), mas, nas folhas maduras essa relação não foi significativa ($R^2_{adj}=0,000$, $p=0,868$).

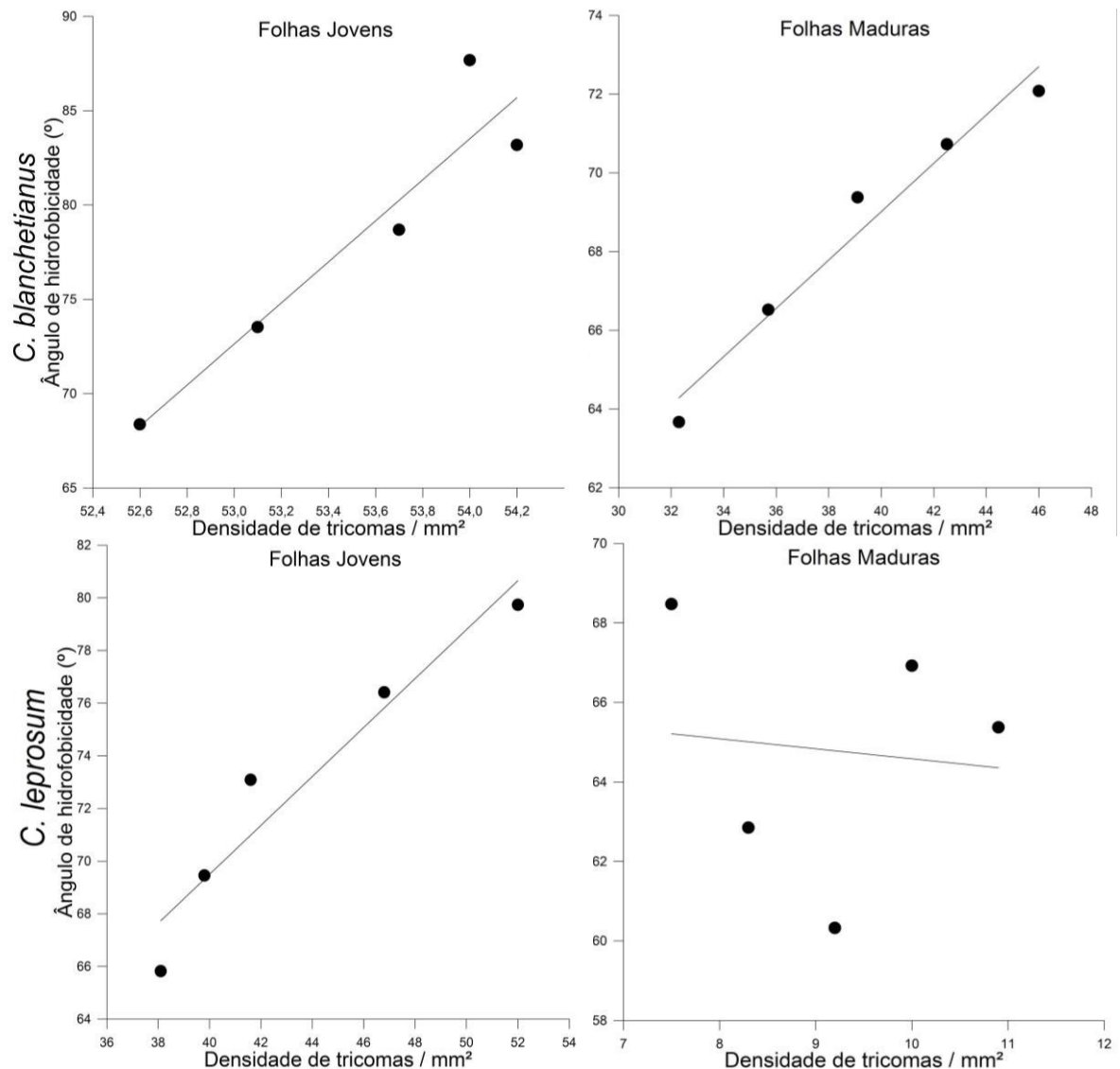
Gráfico 3 – Regressão linear entre o ângulo de hidrofobicidade ($^{\circ}$) e a densidade de tricomas (mm^{-2}), na superfície adaxial de *C. blanchetianus* e *C. leprosum*.



Em *C. hastata* não foi feita essa análise linear de regressão, para densidade de tricomas e ângulo de contato, pois esta espécie não possui tricomas (TABELA 1). A relação entre o ângulo de hidrofobicidade e a espessura de cutícula foi fraca e não foi significativa para *C. blanchetianus* ($R^2_{adj}=0,226$, $p=0,165$), *C. leprosum* ($R^2_{adj}=0,240$, $p=0,150$) e *C. hastata* ($R^2_{adj}=0,204$, $p=0,189$).

A interação entre ângulo de hidrofobicidade, densidade de tricomas e espessura de cutícula, para as espécies tricomadas, foi analisada por regressão linear múltipla. O resultado não foi significativo para a espessura de cutícula em *C. blanchetianus* ($R^2_{adj}=0,505$, $p=0,295$) e *C. leprosum* ($R^2_{adj}=0,603$, $p=0,925$). A espessura de cutícula não determina a hidrofobicidade foliar.

Gráfico 4 – Reta da regressão linear entre o ângulo de hidrofobicidade ($^\circ$) e a densidade de tricomas (mm^{-2}), na superfície adaxial de folhas jovens e maduras de *C. blanchetianus* e *C. leprosum*.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Tabela 1 – Médias dos graus de hidrofobicidade, espessura de cutícula e densidade de tricomas na face adaxial de folhas jovens e maduras de *Croton blanchetianus*, *Combretum leprosum* e *Cynophalla hastata* (\pm erro padrão).

| Grupos Fenológicos | Espécies | Idade foliar | Hidrofobicidade da superfície [°] | Espessura da cutícula [μm] | Densidade de tricomas [mm^{-2}] |
|---------------------------|-----------------------------|---------------------|--|---|--|
| Decídua | <i>Croton blanchetianus</i> | Jovem | 84,76 ($\pm 6,99$) | 0,71 ($\pm 0,13$) | 53,7 ($\pm 1,23$) |
| Precoce | | Maduro | 71,26 ($\pm 3,01$) | 0,91 ($\pm 0,03$) | 39,1 ($\pm 0,03$) |
| Decídua | <i>Combretum leprosum</i> | Jovem | 76,43 ($\pm 2,98$) | 1,51 ($\pm 0,36$) | 44,0 ($\pm 1,25$) |
| Tardia | | Maduro | 63,62 ($\pm 2,47$) | 2,54 ($\pm 0,64$) | 09,0 ($\pm 0,28$) |
| Perenifólia | <i>Cynophalla hastata</i> | Jovem | 73,07 ($\pm 3,66$) | 6,72 ($\pm 0,88$) | * |
| | | Maduro | 53,81 ($\pm 2,28$) | 9,90 ($\pm 0,27$) | * |

Fonte: Elaborada pelo autor.

* Ausência de tricomas.

3.2 Anatomia e histoquímica foliar

As análises micromorfológicas da superfície das folhas mostraram que as espécies estudadas de fato diferem quanto a pilosidade, sendo *C. blanchetianus* (FIGURA 4a-d) e *C. leprosum* pilosas (FIGURA 4e-h) enquanto *C. hastata* é glabra (FIGURA 4i-l).

A superfície abaxial das folhas de *C. blanchetianus* apresentaram alta densidade de tricomas tectores que chegam a cobrir toda a superfície foliar, formando estratos em diferentes níveis (FIGURA 4b,4d e 5a). Na superfície adaxial das folhas jovens os tricomas se apresentam íntegros e a densidade de tricomas é maior que nas folhas maduras, onde estes são esparsos e colapsados (FIGURA 4a,4c e 5b). Também foi observado tricomas glandulares, que são mais frequentes nas faces abaxiais e nas nervuras (FIGURA 5c).

As folhas de *C. blanchetianus* possuem tricomas tectores estrelados-rotados lignificados (FIGURA 6a), que recobrem as células epidérmicas ordinárias e podem estar conectados por esclereídes entre as duas faces foliares (FIGURA 5a e 6a-d). A epiderme é uniseriada, com cutícula delgada (FIGURA 6b). Na superfície adaxial ocorrem células amplas de paredes delgadas, ricas em substâncias pécticas que lembram às células buliformes (FIGURA 6b-d). Além disso, tricomas secretores são encontrados na epiderme de ambas as faces da folha (FIGURA 4c, 5a-c e 6a). Os estômatos presentes em ambas as faces foliares, são projetados acima das células ordinárias (FIGURA 5d e 6c) com câmaras subestomáticas (FIGURA 6a), e podem ocorrer em menor densidade na face adaxial próximos as nervuras.

As folhas de *C. leprosum* apresentam dois tipos de tricomas peltado: um pequeno (FIGURA 5g) e um grande (FIGURA 5f) que é mais frequente. As folhas jovens possuem uma alta densidade de tricomas em ambas as faces (FIGURA 4e-f), nas folhas maduras estes são menos frequentes e colapsados (FIGURA 4g-h).

Em *C. leprosum* a epiderme foliar é unisseriada, possui cutícula delgada (FIGURA 6f) e dois tipos de tricomas peltados, um grande e de maior incidência (FIGURA 4e-h, 5f e 6e-h) e um pequeno (FIGURA 4h, 5g e 6g-h), presentes em ambas as faces. Os estômatos estão no mesmo nível das células ordinárias (FIGURA 5h e 6e) e localizados em ambas as faces, com baixa densidade na face adaxial estando próximos as nervuras.

As folhas de *C. hastata* são glabras, apresentam estrias epicuticulares, especialmente ao redor das camaras epiestomáticas, onde os estômatos estão localizados (FIGURA 4j, 4l, 5l). As estrias epicuticulares são mais conspícuas nas superfícies abaxiais e na face adaxial de folhas jovens (FIGURA 4i, 5j), enquanto nas folhas maduras esta característica é atenuada (FIGURA 4k, 5k).

A epiderme foliar de *C. hastata* é unisseriada, glabra, com ocorrência de drusas nos vacúolos (FIGURA 6i). A parede periclinal externa e a cutícula são espessas, com estrias epicuticulares (FIGURA 5i-k). Os estômatos estão localizados em depressões, abaixo do nível das células ordinárias, com projeções de cutícula sobre o poro estomático (FIGURA 4j, 5l e 6i-k). Estão presentes em ambas as faces foliares, com baixa densidade na face adaxial e próximos as nervuras.

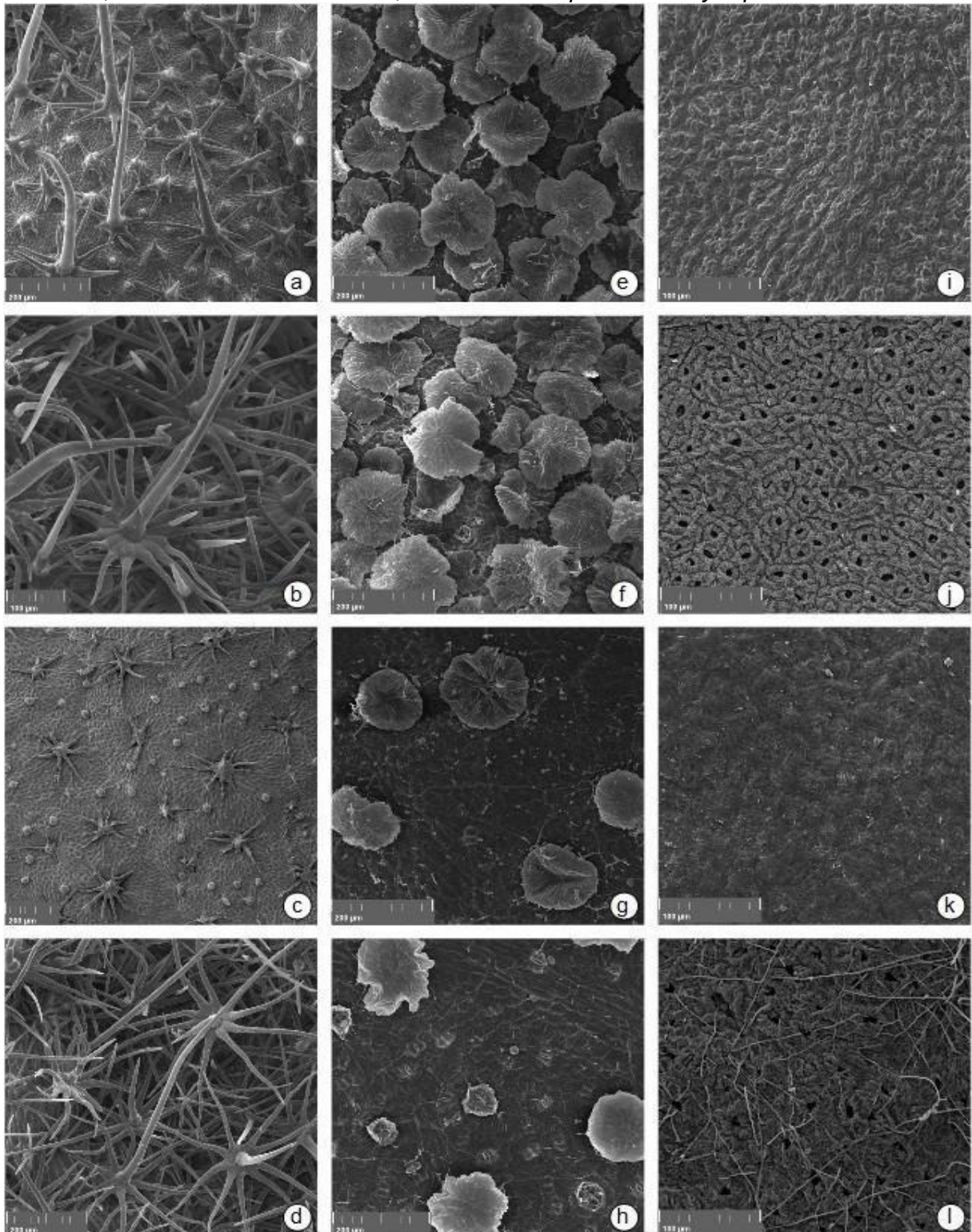
O número de camadas de células do parênquima paliçádico varia de uma a duas em *C. blanchetianus* e *C. leprosum* e duas a quatro em *C. hastata*. O parênquima esponjoso varia entre três a cinco camadas para todas as espécies estudadas. Em *C. blanchetianus* é comum a ocorrência de drusas no parênquima paliçádico (FIGURA 6b), em *C. leprosum* no esponjoso (FIGURA 6e). Já em *C. hastata* as drusas ocorrem nas células da epiderme (FIGURA 6i-l).

O teste com sudan IV (FIGURA 6b, 6f, 6j) mostrou que a cutícula de *C. hastata* é a mais espessa ($8,31\mu\text{m} \pm 0,82$), seguida da *C. leprosum* ($2,03\mu\text{m} \pm 0,98$) e a *C. blanchetianus* ($0,81\mu\text{m} \pm 0,05$) a mais delgada (Tabela 1). O teste com vermelho de rutênio evidenciou que todas as células epidérmicas das espécies estudadas (FIGURA 6c, 6g e 6k), incluindo os tricomas, são ricas em substâncias pécticas.

O teste com cloreto férrico demonstrou a presença de compostos fenólicos nas células do parênquima paliçádico de *C. blanchetianus* (FIGURA 6d) e *C. hastata* (FIGURA 6l). Em *C. leprosum* esse teste foi positivo nas células do do parênquima esponjoso e no tricoma peltado menor (FIGURA 6h)

Em todas as espécies foi observado com frequência a presença de fungos sobre a superfície foliar, predominantemente nas folhas maduras (FIGURAS 4l). Ocorrendo em ambas as faces foliares, com maior incidência na face abaxial. Não foi observado a deposição de cristais de ceras na superfície epicuticular das folhas de as *C. blanchetianus*, *C. leprosum* e *C. hastata* (FIGURA 4i-l, 5b-c e 5h-l).

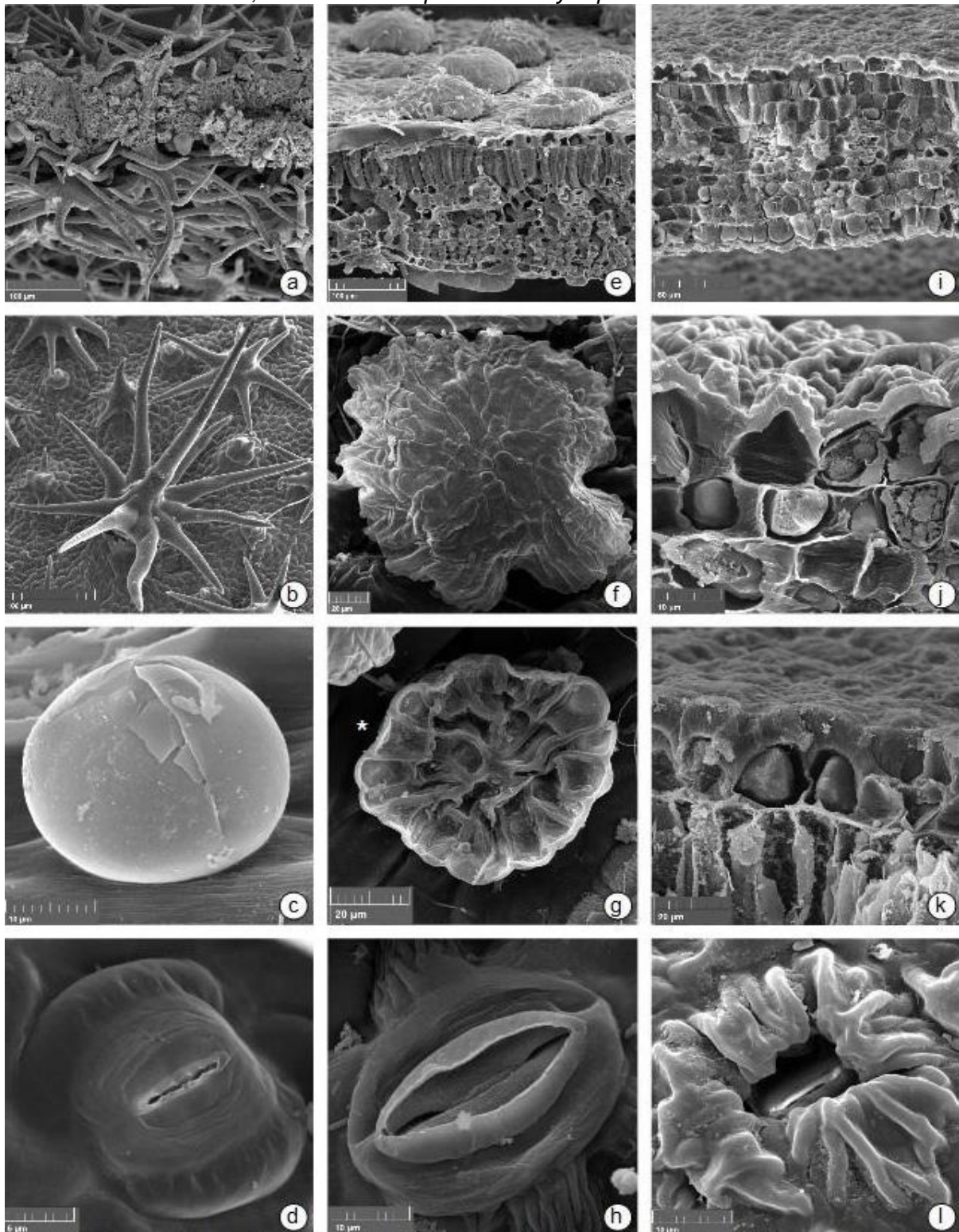
Figura 4 – Micrografia eletrônica de varredura das superfícies de folhas, jovens e maduras, de *Croton blanchetianus*, *Combretum leprosum* e *Cynophalla hastata*.



Fonte: Elaborada pelo autor.

4 a-d Folha de *C. blanchetianus*. 4 a – superfície adaxial folha jovem. 4 b – superfície abaxial folha jovem. 4 c – superfície adaxial folha madura. 4 d – superfície abaxial folha madura. 4 e-h Folha de *C. leprosum*. 4 e – superfície adaxial folha jovem. 4 f – superfície abaxial folha jovem. 4 g – superfície adaxial folha madura. 4 h – superfície abaxial folha madura. 4 i-l – Folha de *C. hastata*. 4 i – superfície adaxial folha jovem. 4 j – superfície abaxial folha jovem. 4 k – superfície adaxial folha madura. 4 l – superfície abaxial folha madura.

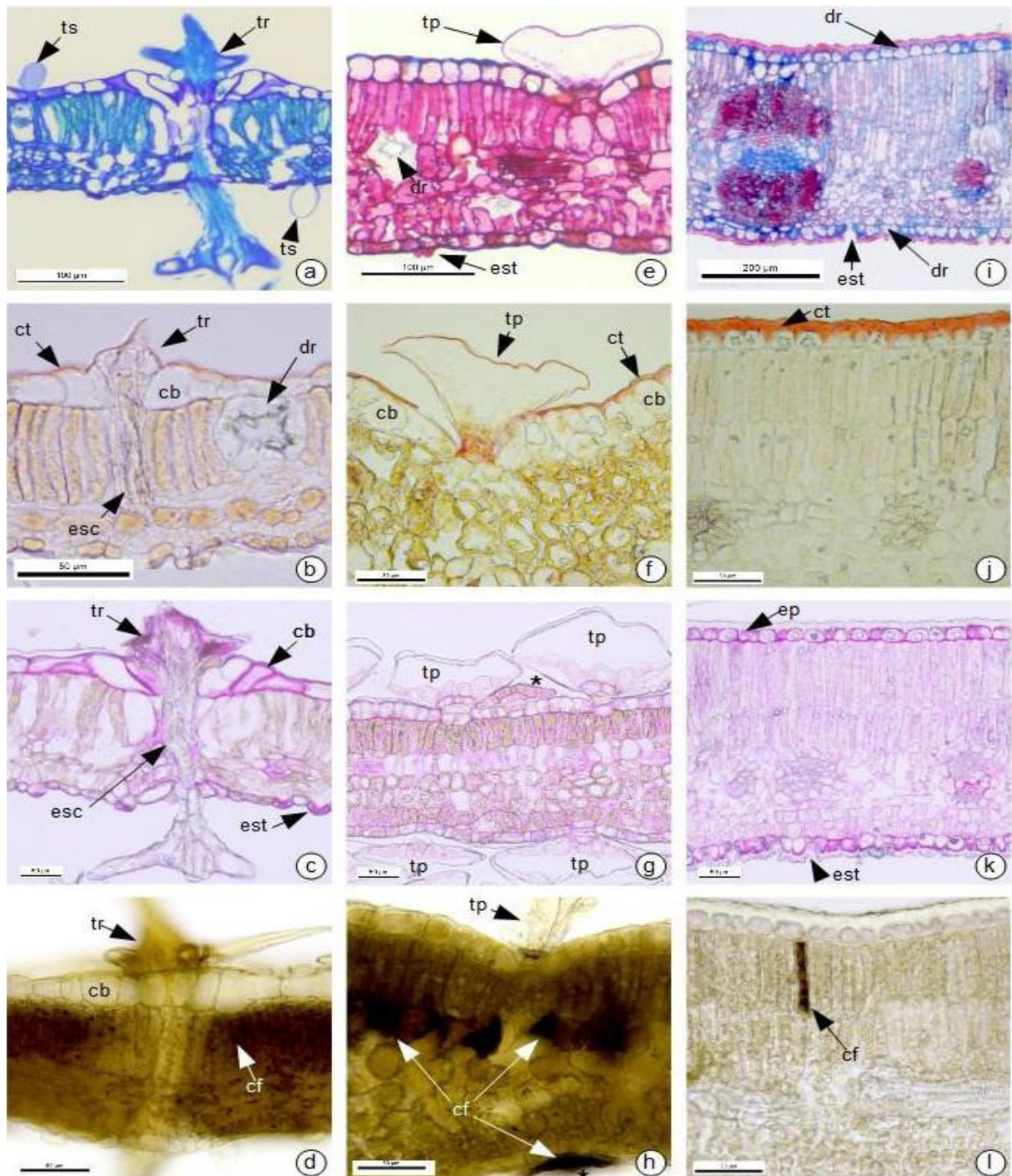
Figura 5 – Micrografia eletrônica de varredura de detalhes estruturais das espécies *Croton blanchetianus*, *Combretum leprosum* e *Cynophalla hastata*.



Fonte: Elaborada pelo autor.

5 a-d Folha de *C. blanchetianus*. 5 a – corte transversal com tricoma tector estrelado-rotado ligado por esclereídes. 5 b – tricomas tector estrelado-rotado em diferentes estágios de desenvolvimento. 5 c – tricoma secretor. 5 d – estômato. 5 e-h Folha de *C. leprosum*. 5 e – corte transversal. 5 f – tricoma peltado grande. 5 g – (*) tricoma peltado pequeno. 5 h – estômato. 5 i-l – Folha de *C. hastata*. 5 i – corte transversal. 5 j – cutícula com estratos estriados em folha jovem. 5 k – cutícula espessa em folha madura. 5 l – estômato em câmara epistomatica com estratos cuticulares estriados.

Figura 6 – Anatomia vegetal da lâmina foliar de *Croton blanchetianus*, *Combretum leprosum* e *Cynophalla hastata*.



Fonte: Elaborada pelo autor.

6 a-d Folha de *C. blanchetianus*. 6 a – azul de toluidina. 6 b – sudan IV. 6 c – vermelho de rutênio 6 d – cloreto férrico. 6 e-h Folha de *C. leprosum*. 6 e – safra blue. 6 f – sudan IV. 6 g – vermelho de rutênio. 6 h – cloreto férrico. 6 i-l – Folha de *C. hastata*. 6 i – safra blue. 6 j – sudan IV. 6 k – vermelho de rutênio. 6 l – cloreto férrico. (tr) tricoma tector rotado-estrelado ligado por (esc) esclereídes; (ts) trichoma secretor; (cb) células similares as buliformes da (ep) epiderme; (ct) cutícula; (dr) idioblastos contendo drusas; (est) estômatos; (cf) compostos fenólicos; (tp) tricoma peltado; (*) tricoma peltado pequeno.

5 DISCUSSÃO

A alta hidrofobicidade observada na face adaxial em *C. blanchetianus* deve-se principalmente a alta densidade de tricomas tectores estrelados rotados. De acordo com Brewer *et al.* (1991) a ocorrência de tricomas tectores com densidade acima de 50 mm⁻² confere comportamento hidrofóbico. Além de alta densidade de tricomas tectores na epiderme de *C. blanchetianus*, nossos dados mostram que eles possuem paredes lignificadas, substância que tem baixa afinidade por água o que contribui para o alto grau de repelência (SARKANEN; HERGERT, 1971).

Além das características estruturais dos tricomas, estes formam estratos de diferentes níveis que são capazes reter camadas de ar na superfície da folha (EHLERINGER *et al.*, 1985) aumentando a repelência hídrica. A associação de bolsões de ar com o ângulo de contato atua reduzindo o contato da água com a superfície foliar, aumentando a hidrofobicidade (WHITNEY *et al.*, 2011). A associação da alta densidade de tricomas com a formação desses bolsões de ar também foi demonstrado em frutos de pêssigo com superfícies super-hidrofóbicas por Fernandez *et al.* (2011). Portanto, acreditamos que os altos valores de hidrofobicidade observados na face abaxial (128,7°) de *C. blanchetianus* deve-se ao conjunto de atributos: a alta densidade de tricomas, sua composição, e à estratificação que permite a formação de bolsões de ar.

Combretum leprosum apresentou uma relação positiva entre densidade e a repelência hídrica nas folhas jovens, mas nas folhas maduras essa interação foi neutra. As diferenças do ângulo de contato observadas entre as folhas jovens e maduras podem ser relacionadas com a densidade e a idade dos tricomas. Nas folhas jovens os tricomas não apresentaram alterações morfológicas que indicassem a liberação de secreção. Nas folhas maduras a densidade é menor e os tricomas estão colapsados, o que indica a fase final de secreção.

As substâncias secretadas por estes tricomas peltados são de natureza hidrofílica, o que aumenta o grau de hidrofilia, facilitando a absorção hídrica de orvalho em *C. leprosum* (PINA *et al.*, 2016). A absorção hídrica foliar também foi relacionada à ocorrência de tricomas, secretores de polissacarídeos, hidrofílicos em *Tillandsia* por Papini *et al.* (2010). No entanto, esse autor ressalta que os tricomas absorvem água após a maturação, quando ocorre apoptose das células exteriores dos tricomas, mas, mantém sua base funcional. Embora a densidade de tricomas

aumente o ângulo de contato nas folhas jovens, isso não foi suficiente para tornar a folha hidrofóbica. Konrad *et al.* (2012) demonstrou que ângulos de contato próximos a 77,5° estão relacionados com o ótimo funcional para a retenção de gotas de água na superfície foliar. Portanto acreditamos que os tricomas peltados e a secreção polissacarídica aumentam a hidrofilia nas folhas de *C. leprosum*, favorecendo a absorção hídrica.

O maior grau de hidrofilia observado nas folhas maduras de *C. leprosum*, é relacionado com a menor densidade de tricomas. Os dados da morfologia dos tricomas, das folhas maduras, também evidenciaram que ocorreu alterações nessas formações epidérmicas, que indicam a liberação de secreção. Pina *et al.* (2016) observou que os tricomas glandulares peltados de *C. leprosum*, ricos em compostos pécnicos, tem uma alta afinidade por água e absorvem orvalho. Desse modo, a baixa hidrofobicidade observada nas folhas de *C. leprosum* é explicada pela natureza hidrofílica das paredes das células da epiderme e pela capacidade de absorção hídrica dos tricomas peltados.

A espessura da cutícula não contribuiu para o aumento do ângulo de contato. Embora a cutícula da epiderme foliar *C. hastata* seja mais espessa, essa se mostrou hidrofílica. Bhushan e Jung (2006) observaram que folhas de plantas com comportamento hidrofílico não apresentaram deposição de cristais de ceras na superfície epicuticular. Holloway (1969) também afirmou que ângulos de contato inferiores a 90° indicam a ausência de ceras epicuticulares em sua superfície. Cristais de ceras não foram observados na epiderme das folhas de *C. hastata*, assim, acreditamos que alta hidrofilia observada nas folhas dessa espécie pode ser resultante da ausência de deposição de cristais de cera na superfície epicuticular, como sugerido por alguns autores (BARTHLOTT *et al.*, 1998; JEFFREE, 2006; KOCH *et al.*, 2008a).

A diferença significativa entre as folhas jovens e maduras de *C. hastata* pode ser devido à rugosidade microestrutural que a cutícula assume. Como observado, nas folhas jovens a cutícula é menos espessa e mais rugosa que nas folhas maduras. Estas exibem estrias epicuticulares menos conspícuas à medida que a folha envelhece. De acordo com Cassie e Baxter (1955) as microestruturas rugosas da cutícula geram micro-bolsões de ar que elevam o grau de repelência à água, pois reduz o contato da gota com a superfície foliar (BHUSHAN; JUNG, 2006; KOCH *et al.*, 2008a; KOCH *et al.*, 2009; WHITNEY *et al.*, 2011). Nós sugerimos que estes

micro-bolsões de ar, que se formam nas reentrâncias das estrias epicuticulares de *C. hastata*, seriam os responsáveis pelos valores mais altos do ângulo de contato na superfície adaxial das folhas jovens.

De acordo com Oliveira e Salatino (2000) e Oliveira *et al.* (2003), a impermeabilização da superfície foliar é determinada muito mais pela composição da cutícula do que pela espessura. Esses autores demonstraram que apesar da cutícula das espécies de caatinga serem mais delgadas, estas são mais eficazes na impermeabilização do que as de plantas de cerrado que em geral apresentam cutícula espessa. Monteith (1965) apontou que na região equatorial a radiação solar é mais intensa e a sua variação é pequena ao longo do ano. Cutícula espessa é uma característica xeromorfa esperada em plantas de ambientes áridos (FAHN; CUTLER, 1991) e é considerada por diversos autores como proteção contra os raios UV-B (KRAUSS *et al.*, 1997; PFÜNDEL *et al.*, 2006; YEATS & ROSE, 2013). Na epiderme de *C. hastata* também foram observados cristais de oxalato de cálcio. Aos cristais presentes nas células da epiderme, Yensen e Biel (2005) atribuíram a as funções de refletir a luz incidida e reduzir, pelo efeito de Compton, os comprimentos de luz altamente energizados em comprimentos menos destrutivos, que são mais apropriados para a fotossíntese. Entretanto, esse assunto ainda é controverso, pois de acordo com a formação de cristais em plantas pode ser uma forma de isolar o excesso de cálcio nas células (LEONARD; HODGES, 1980; PAIVA; MACHADO, 2005).

A presença de compostos fenólicos no parênquima paliçádico de *C. blanchetianus* e *C. hastata* podem estar relacionadas a proteção contra excesso de radiação solar, ao evitar a exposição direta do sistema fotossintético (JORDAN; DILLON; WESTON, 2005; IZAGUIRRE *et al.*, 2007). Também presentes em *C. leprosum* no parênquima esponjoso e tricomas peltados menores, o acúmulo dessas substâncias também podem estar associados a uma proteção à herbivoria foliar, ao tornar a folha menos palatável (CLOSE; MCARTUR, 2002).

Cynophalla hastata é uma espécie sempre verde, que não perde suas folhas, e assim como as folhas de plantas de cerrado, sua cutícula é espessa, xeromórfica. Assim, características adaptativas que minimizem a alta radiação solar e alta taxa de transpiração seriam vantajosas em ambientes sazonalmente secos como a caatinga. Em ambientes sazonais onde a água é um fator limitante, essa hidrofília pode

favorecer a capacidade de absorver água pelas folhas e contribuir para o aumento do potencial hídrico foliar.

No geral, as folhas jovens foram mais hidrofóbicas que as folhas maduras. Essa relação pode ser explicada pela perda de tricomas e desgaste das camadas de ceras epicuticulares ao longo do tempo, pela exposição às intempéries (ROSADO; HOLDER, 2013; FERNANDEZ *et al.*, 2015). Nossos resultados mostram que houve desgaste dos tricomas na superfície foliar das espécies tricomadas, o que pode explicar a diminuição do ângulo de contato nas folhas maduras. A maior hidrofobicidade observada nas faces abaxiais em relação às faces adaxiais em todas as espécies, pode estar relacionada com a ocorrência de maior densidade de estômatos na face abaxial. Uma superfície hidrofílica na face onde ocorrem os estômatos pode levar à redução das trocas gasosas e conseqüentemente reduzir a assimilação de carbono (SMITH; MCCLEAN, 1989; BREWER *et al.*, 1991; ROSADO; HOLDER, 2013). Considerando que as folhas das espécies estudadas são hipoanfiestomáticas e que a face abaxial de todas as espécies estudadas foi mais hidrofóbica, acreditamos que esses atributos favoreçam as trocas gasosas, ao evitarem a formação de filmes de água sobre a superfície.

5 CONCLUSÃO

A densidade e os tipos de tricomas afetam o ângulo de contato e a hidrofobicidade foliar. As faces abaxiais das folhas são mais hidrofóbicas do que as adaxiais. A densidade de tricomas aumenta no grau de hidrofobicidade foliar. As folhas jovens são mais hidrofóbicas que folhas maduras. Entretanto, a espessura da cutícula não eleva a hidrofobicidade da folha. Entendemos que análises químicas da composição da cutícula e estudos fisiológicos associados aos ângulos de contato são necessários para entender a funcionalidade das folhas de plantas do semiárido.

REFERÊNCIAS

- BARBOSA, D. C. A. *et al.* **Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga** (Alagoinha – PE). *Acta Botanica Brasilica* 3:109–117, 1989.
- BARROS, I. O.; SOARES, A. A. **Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira**. *Rev. Ciênc. Agron.*, Fortaleza, v. 55, n. 1, p. 192–198, Mar. 2013.
- BARTHLOTT, W. *et al.* **Classification and terminology of plant epicuticular waxes**. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126: p 237–260, 1998.
- Barthlott, W.; Neinhuis, C. **Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces**. *Planta* 202(1), p. 1-8, 1997.
- BHUSHAN, B.; JUNG Y. C.; **Micro and nanoscale characterization of hydrophobic and hydrophilic leaf surface**. *Nanotechnology*. 17, p. 2758–2772, 2006.
- BRADLEY, D. J.; GILBERT, G. S.; PARKER, I. M. **Susceptibility of clover species**. *American Journal of Botany* 90(6): P. 857–864, 2003.
- BREWER, C. A.; SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C. **Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets**. *Plant, Cell & Environment* 15: p. 955–962, 1991.
- BUKATSCH, F. **Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin**. *Mikrokosmos*, v. 61, p. 225, 1972.
- CASSIE, A. B. D.; BAXTER, S. **Wettability of porous surfaces**. *Transactions of the Faraday Society* 50: p. 556–551.1955.
- CLOSE, D. C.; MCARTHUR, C. **Rethinking the role of many plants phenolics - protection of photodamage not herbivores?**. *Oikos*, v. 99, n. 1, p. 166-172, 2002.
- EHLERINGER, J. R.; BJÖRKMANN, O. **Pubescence and leaf characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa***. *Oecologia* 37:183–200, 1978.
- EHLERINGER, J. R. **Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in desert plants**. *In*: RODRIGUEZ, E.; HEALEY, P. L.; MEHTA, I. (Eds.). *Biology and chemistry of plant trichomes*. New York: Plenum Press, p. 113–132, 1985.
- FABRICANTE, J. R.; ANDRADE, L. A.; OLIVEIRA, L. S. B. **Fenologia de *Capparis flexuosa* L. (Capparaceae) no Cariri Paraibano**. *Agrária (Recife. Online)*, v. 5, p. 133–139, 2009.
- FAHN, A. **Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves**. *Ann Bot* 57:631–637, 1986.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992.

FERNÁNDEZ, V. *et al.* **New insights into the properties of pubescent surfaces: peach fruit as a model**. *Plant Physiol* 156: p. 2098–2108, 2011.

FERNÁNDEZ, V. *et al.* **Wettability, polarity and water absorption of *Quercus ilex* leaves: effect of leaf side and age**. *Plant Physiology* 166: p. 168–180, 2015.

GERLACH, D. **Botanische mikrotechnik**. Stuttgart: Georg Thieme Verlag, 1985.

GIVINISH, T. J. **Adaptative significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox**. *Silva Fenn.*, v. 36, n. 3, p. 703-743, 2002.

HOLBROOK, N. M.; WHITBECK, J. L.; MOONEY, H. A. **Drought responses of neotropical dry forest trees**. *In*: S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 253–276, 1995.

HOLDER, C. D. **Leaf water repellency of species in Guatemala and Colorado (USA) and its significance to forest hydrology studies**. *J. Hydrol.* 336, p. 157–155, 2007a.

HOLDER, C. D. **The relationship between leaf hydrophobicity, water droplet retention, and leaf angle of common species in a semi-arid region of the western United States**. *Agricultural and Forest Meteorology* 152: p. 11–16, 2012b.

HOLLOWAY, P. J. **The effects of superficial wax on leaf wettability**. *Annals of Applied Biology* 63: p. 155–153, 1969.

IZAGUIRRE, M. M. *et al.* **Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora***. *Annals of Botany*, v. 99, n. 1, p. 103-109, 2007.

JEFFREE, C. H. **The fine structure of the plant cuticle**. *In*: M Riederer, C Müller, eds, *Annual Plant Reviews, Vol 23: Biology of the Plant Cuticle*. Blackwell, Oxford, p. 11–125, 2006.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill: New York, 1950.

JORDAN, G. J.; DILLON, R. A.; WESTON, P. H. **Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae**. *American Journal of Botany*, v. 92, n. 5, p. 789-796, 2005.

JUNQUEIRA, C. U. **O uso de cortes finos de tecidos na medicina e biologia**. *Meios e Métodos* 66, p. 167–171, 1990.

KARNOVSKY, M. J. A. **Formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy**. *The Journal of Cell Biology* 27, p. 137–138, 1965.

KOCH, K.; BHUSHAN, B.; BARTHLOTT, W. **Diversity of structure, morphology**

and wetting of plant surfaces. *Soft Matter* 5, p. 1953–1963, 2008a.

KOCH, K.; BOHN, H. F.; BARTHLOTT, W. **Hierarchically sculptured plant surfaces and superhydrophobicity.** *Langmuir* 25: p. 15116–15120, 2009b.

KONRAD, W. et al. **Leaf surface wettability and implications for drop shedding and evaporation from forest canopies.** *Pure Appl Geophys* 169: p. 835–855, 2012.

KRAUSS, P.; MARKSTÄDTER, C.; RIEDERER, M. **Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species.** *Plant Cell Environ* 20: p. 1079–1085, 1997.

LÉVY, ÉLIE. **Diccionario de física.** Madrid: AKAL. p. 537, 1992.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. **Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil.** *Journal of Arid Environments*, v. 74, p. 1363–1373, 2010.

LEONARD, R. T.; HODGES, T. K. **The plasma membrane.** *In: The biochemistry of plants* Vol. 1. 1st ed. TOLBERT, N. E. Academic Press: New York p. 163–182, 1980.

LOIOLA, M. I. B. *et al.* **Flora da Paraíba, Brasil: Combretaceae.** *Acta Botanica Brasílica (Impresso)*, v. 23, p. 330–352, 2009.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil.** 3 ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 2000.

MONTEITH, J. L. **Light distribution and photosynthesis in field crops.** *Annals of Botany*. NS 29: p. 17–37, 1965.

OLIVEIRA, A. F. M.; MEIRELLES, S. T.; SALATINO, A. **Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss.** *An. Acad. Bras. Ciênc.*, v. 75, n. 5, p. 531–539, 2003.

OLIVEIRA, A. F. M.; SALATINO, A. **Major constituents of the foliar epicuticular waxes of species from the Caatinga and Cerrado.** *Z Naturforsch C* 55: p. 688–692, 2000.

OLIVEIRA, C. C. *et al.* **Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes.** *Austral Ecology*, v. 50, p. 50–59, 2015.

PAIVA, E. A. S.; MACHADO, S. R. **Role of intermediary cells in *Peltodon radicans* (Lamiaceae) in the transfer of calcium and formation of calcium oxalate crystals.** *Braz. arch. biol. technol., Curitiba*, v. 58, n. 1, p. 157–153, Jan. 2005.

PAPINI A. *et al.* **The ultrastructure of the development of *Tillandsia* (Bromeliaceae) trichome.** *Original. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 205, Issue 2, p. 95–100, 2010

PFÜNDEL, E.E.; AGATI, G.; CEROVIC, Z. G. **Optical properties of plant surfaces.** *In: Riederer, M.; Müller, C.; eds, Biology of the Plant Cuticle.* Blackwell, Oxford, p.

216–259, 2006.

PINA, A. L. C. B. *et al.* **Dew absorption by the leaf trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region.** *In:* Functional Plant Biology vol. 53 n. 9, p. 851–861, 2016.

ROSADO, B. H. P.; HOLDER, C. D. **The significance of leaf water repellency in ecohydrological research: a review.** *Ecohydrol* 6: p. 150–161, 2013.

SAMPAIO, E. V. S. B. **Overview of the Brazilian Caatinga.** *In:* S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge: Cambridge University Press. p. 35–63, 1995.

SARKANEN, K. V.; HERGERT, H. L. **Lignins.** *In:* Lignins: Occurrence, Formation, Structure, and Reactions, K. V. Sarkanen and C. H. Ludwig, Eds. New York, Wiley-Interscience, Chapter 5, p. 95ff, 1971.

SMITH, W. K.; McClean, T. M. **Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange.** *American Journal of Botany* 76: p. 565–569. 1989.

THIERS, B. **Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff.** New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, 2016. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. Acesso em 01 Fev. 2016.

WENZEL, R. N. **Resistance of solid surfaces to wetting by water.** *Industrial and Engineering Chemistry* 28: p. 988–995, 1936.

WHITNEY, H. M. *et al.* **Determining the contribution of epidermal cell shape to petal wettability using isogenic antirrhinum lines.** *PLoS One* 6: e17576, 2011.

YEATS, T.; ROSE, J. **The Formation and Function of Plant Cuticles.** *Plant Physiology*, 163(1), p. 5–20, 2013.

YOUNG T. **An essay on the cohesion of fluids.** *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 95: p. 65–87, 1805.

YENSEN, N. E.; & BIEL, K.Y. **The hypotheses of halosynthesis, photoprotection and soil remediation via saltconduction.** *Proceedings from The Symposium on High Saline Tolerant Plants, May 5-7, 2005.* Brigham Young University, Provo, Utah: Springer Publisher, 2005.