



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

Ana Lúcia Castelo Branco Pina

ABSORÇÃO DE ORVALHO EM FOLHAS DE *Combretum leprosum* MART.
(COMBRETACEAE) NO SEMIÁRIDO

FORTALEZA

2012

ANA LÚCIA CASTELO BRANCO PINA

Absorção de orvalho em folhas de *Combretum leprosum* Mart. (Combretaceae)
no semiárido

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares

FORTALEZA

2012

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

-
- P714a Pina, Ana Lúcia Castelo Branco.
Absorção de orvalho em folhas de *Combretum leprosum* Mart. (Combretaceae) no semiárido / Ana Lúcia Castelo Branco Pina. – 2012.
52 f. : il. color., enc. ; 30 cm.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2012.
Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais.
Orientação: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.
1. *Combretum*. 2. Análise foliar. 3. Caatinga. I. Título.

ANA LÚCIA CASTELO BRANCO PINA

Absorção de orvalho em folhas de *Combretum leprosum* Mart. (Combretaceae)
no semiárido

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 28/02/2012

BANCA EXAMINADORA

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

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira
Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP

A Deus.

Aos meus pais, Pina (*in memoriam*) e Maria.

AGRADECIMENTOS

A FUNCAP e ao CNPq pelo apoio financeiro.

A professora Dra. Arlete Soares pela paciência, dedicação e carinho ao longo do trabalho.

Aos professores Dr. José Tadeu Abreu de Oliveira e Dr. Enéas Gomes pelo apoio na casa de vegetação. E ao colega Elton Marques pelas inúmeras vezes que ajudou a recarregar os cilindros de nitrogênio.

A professora Dra. Roberta Zandavalli pela valiosa ajuda no trabalho de campo.

Aos professores Dra. Carla Rezende e Dr. Lorenzo Roberto Zanette por “desenrolarem” a análise estatística.

Aos colegas Aline Campos, Antônio Xavier, Bruno Cruz, Heberon Menezes, Marília Lima e Robson Mendes, que me auxiliaram e tornaram o trabalho de campo mais agradável.

Ao professor João Luís Bastos e as colegas Ellen Carvalho e Aline Lima pelas sugestões e correções do manuscrito.

A amiga Otília C. Nogueira pelo empréstimo do “Pois é”, que facilitou meu deslocamento até Pentecoste. E todos os momentos de apoio, compreensão, paciência e carinho.

A equipe da Divisão de Segurança da UFC.

Ao Núcleo de Microscopia e Microanálise da Universidade Federal de Viçosa.

A todos que direta e indiretamente contribuíram para realização e conclusão desse trabalho.

RESUMO

Os caracteres morfofuncionais das folhas que auxiliam na absorção de água e regulação do potencial hídrico contribuem para a manutenção e hidratação dos tecidos vegetais. Experimentos com traçador apoplástico demonstraram que os tricomas peltados de *Combretum leprosum* absorvem água e esta alcança as células do mesofilo. As medidas do potencial hídrico após a simulação de orvalho resultou no aumento do potencial hídrico nas folhas. A ocorrência de substâncias pécticas nas paredes das células ordinárias, nos tricomas peltados e polissacarídeos nas células do mesofilo foram demonstrados com vermelho de rutênio. A capacidade das folhas em absorver o orvalho e a presença de polissacarídeos hidrofílicos nos tricomas e nas células do mesofilo melhoraram o status hídrico das folhas. Na caatinga o orvalho pode ser uma fonte hídrica alternativa para as plantas e possivelmente afeta a fenologia das plantas.

Palavras-chave: Absorção hídrica foliar, Caatinga, Traçador apoplástico, Tricoma.

ABSTRACT

The morphological and functional characters of the leaves which help absorption of water and adjustment of the water potential aid to maintain hydration of the plant tissues. Experiments with apoplastic tracer showed the peltate trichomes of *Combretum leprosum* absorb water and this reaches the mesophyll cells. Measurements of water potential after simulation of dew on the leaves resulted in increased water potential of them. The occurrence of pectic substances in the ordinary cell walls, peltate trichomes and polysaccharide in the mesophyll cells was demonstrated by ruthenium red. The leaf ability to absorb dew and the occurrence of the hydrophilic polysaccharides in trichomes and in the mesophyll cells improved hydric status leaves. In the caatinga dew can be an alternative water source for plants and possibly affect the phenology.

Key words: Leaf water absorption; Caatinga; Apoplastic tracer; Trichomes.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 REVISÃO DA LITERATURA	11
3 MATERIAIS E MÉTODOS	15
3.1 Espécie foco	15
3.2 Desenho experimental	15
3.2.1 Análises anatômicas e morfométricas nas folhas de <i>Combretum leprosum</i>	16
3.2.2 Análise do potencial hídrico em folhas de <i>C. leprosum</i>	17
3.2.3 Análise do potencial hídrico em folhas de <i>C. leprosum</i>	18
4 RESULTADOS	19
4.1 Análises anatômicas nas folhas de <i>C. leprosum</i>	19
4.2 Absorção foliar de água em <i>C. leprosum</i>	20
4.3 Análise do potencial hídrico em folhas de <i>C. leprosum</i>	20
5 DISCUSSÃO	22
5.1 Análises anatômicas nas folhas de <i>C. leprosum</i>	22
5.2 Absorção foliar de água em <i>C. leprosum</i>	23
5.3 Análise do potencial hídrico em folhas de <i>C. leprosum</i>	26
FIGURAS	30
TABELAS	42
REFERÊNCIAS	45

1 INTRODUÇÃO

A absorção hídrica foliar constitui uma estratégia alternativa de obtenção de água, que melhora o potencial hídrico (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; LIMM *et al.*, 2009; QUI *et al.*, 2010), a condutância estomática, as trocas gasosas e o crescimento das plantas (BURGESS; DAWSON, 2004; LIMM *et al.*, 2009). A capacidade de absorver água pelas folhas foi demonstrada utilizando traçadores apoplásticos fluorescentes (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; MUNNÉ -BOSCH; NOGUÉS; ALEGRE, 1999). A absorção foliar foi registrada em espécies de vários ecossistemas (BRESHEARS *et al.*, 2008; BURGESS; DAWSON, 2004; GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; ZIMMERMANN *et al.*, 2007), desde florestas de neblina (LIMM *et al.*, 2009) até em plantas de ambientes secos (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003). No entanto, mesmo que a absorção de água pelas folhas ocorra em ambientes com atmosfera saturada, ela é mais eficiente quando as plantas estão expostas à neblina ou orvalho (YATES; HUTLEY, 1995).

O vapor de água em contato com a superfície fria das folhas condensa e forma o orvalho (AGAM; BERLINER, 2006). Isso ocorre quando a temperatura da superfície das folhas é inferior à temperatura do ar em ponto de orvalho (AGAM; BERLINER, 2006; STONE, 1963) e a umidade relativa do ar atinge valores entre 99 % a 100 % (BEN-ASHER; ALPERT; BEN-ZVI, 2010). Estudos têm demonstrado que em ambientes áridos e semiáridos, o orvalho depositado sobre o limbo é absorvido pelas folhas (VAADIA; WAISEL, 1963; ANDRADE, 2003), constituindo importante fonte de água e que aumenta a tolerância à dessecação nas plantas dessas regiões. (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; OLIVEIRA; DAWSON; BURGESS, 2005; QUI *et al.*, 2010). A absorção foliar é comum entre as plantas vasculares, no entanto, ainda existem controvérsias sobre a quantidade de água absorvida, as vias de transporte e a importância ecofisiológica da absorção pelas folhas (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; KERSTIENS; 1996; QUI *et al.*, 2010).

Em regiões áridas e semiáridas a água é um fator limitante que regula a época de floração, brotamento, longevidade das folhas, duração do período sem folhas (BORCHERT; RIVERA; HAGNAUER, 2002; SINGH; KUSHWAHA, 2005) e processos vitais como fotossíntese, crescimento e produtividade (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; PRIOR; EAMUS; BOWMAN, 2003). Nesses ambientes, a regulação do potencial hídrico e o controle da perda de água para a atmosfera são fundamentais para a sobrevivência (DOMBROSKI *et al.*, 2011) e os atributos morfoanatômicos como indumento foliar,

estômatos protegidos, paredes espessadas ricas em substâncias pécticas, secreção de mucilagem (FAHN; CUTLER, 1992) e absorção de água pelas folhas (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003) podem auxiliar na manutenção da hidratação dos tecidos vegetais e no controle da transpiração. A ocorrência de absorção hídrica pelas folhas e as vias anatômicas responsáveis pela entrada da água ainda não foram descritas para nenhuma espécie do semiárido brasileiro. Isto pode contribuir para a compreensão das estratégias morfofuncionais relacionadas com a sobrevivência de plantas em regiões semiáridas.

No semiárido do Nordeste brasileiro, a vegetação predominante é a savana estépica, denominada caatinga (VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991). As chuvas são escassas e irregulares, distribuídas ao longo de três a quatro meses durante o ano (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003), a radiação solar é intensa, as temperaturas são altas durante o dia e sofrem queda brusca na madrugada (REIS, 1976), o que leva a formação de orvalho.

A vegetação da caatinga é constituída predominantemente por espécies arbóreas e arbustivas caducifólias (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003) e algumas poucas espécies perenifólias encontradas em locais com maior disponibilidade de água, preferencialmente nas margens de rios e riachos (MAIA, 2004). As caducifólias foram divididas por Barbosa, Barbosa e Lima (2003) em duas categorias: as que perdem as folhas logo no início do período seco e aquelas que perdem suas folhas tardiamente. A senescência e a abscisão foliar são mecanismos utilizados pelas plantas para reduzir a superfície de transpiração e a perda de água (ADDICOTT, 1982; BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003), o que permite a elas resistirem ao período seco, onde ocorre maior déficit hídrico (LARCHER, 2003; SANTOS; CARLESSO, 1998). No entanto, o grau de deciduidade das folhas de plantas submetidas à limitação hídrica pode variar em decorrência da habilidade em economizar água e a intensidade do déficit hídrico (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; SANTOS; CARLESSO, 1998).

Combretum leprosum Mart. (Combretaceae) é uma caducifólia da caatinga, que mantém suas folhas no início da estação seca, portanto, submetidas à intensa radiação e déficit hídrico (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003, 2003). Loiola *et al.* (2009) descreveram que em *C. leprosum* há presença de indumento escamoso, com tricomas brilhantes ou esbranquiçados, encontrados nas folhas, ramos, caule, botões, flores e frutos.

Considerando que o orvalho é uma fonte suplementar de água para plantas de regiões semiáridas, onde a aquisição e manutenção de água é um fator crítico, levantamos as

seguintes questões: 1- a absorção de orvalho pelas folhas ocorre em *Combretum leprosum*, planta da caatinga que perde suas folhas tardiamente? 2- Se ocorre, o orvalho absorvido melhora o status hídrico foliar? Acreditamos que as plantas caducifólias da caatinga, que permanecem mais tempo com folhas, apresentem características anatômicas foliares como: tricomas peltados com paredes celulares ricas em substâncias pécticas e presença de polissacarídeos nas células do mesofilo, capazes de absorver orvalho e auxiliar na manutenção do status hídrico das folhas.

2 REVISÃO DA LITERATURA

As regiões áridas e semiáridas são submetidas a elevadas temperaturas, intensa radiação solar, baixa umidade relativa do ar e do solo e variação na disponibilidade de chuvas (BATANOUNY, 2000; LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008; SCHWINNING; EHLERINGER, 2001). A correlação entre sazonalidade pluviométrica e padrões de floração, brotamento, longevidade das folhas, duração do período sem folhas de plantas do semiárido brasileiro foi observada em diversos estudos (AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; BARBOSA, BARBOSA, LIMA, 2003; LIMA; RODAL, 2010; MACHADO; BARROS, 1997; PEREIRA *et al.*, 1989).

As plantas desenvolveram respostas relacionadas ao uso eficaz e econômico de água em condições ambientais de aridez e semiaridez (LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008). Entre essas respostas estão a redução do tamanho foliar, aumento da rizosfera, presença de ceras epicuticulares e tricomas; estômatos protegidos, folhas escleromorfas, paredes ricas em substâncias pécticas e secreção de mucilagem (ESAU, 1977; FAHMY, 1997; FAHN; CUTLER, 1992; SCHULZE; BECK; MÜLLER-HOHENSTEIN, 2005). Além dessas adaptações estruturais, as plantas também desenvolveram mecanismos de regulação osmótica, fechamento estomático, abscisão foliar e absorção de água através das folhas (BATANOUNY, 2000; HEISE-PAVLOV; HÜPPE; POTT, 2008; LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008; LEVITT *et al.*, 1980; RIZZINI, 1997). A habilidade em absorver água, reduzir sua perda e resistir à desidratação são características presentes em plantas que habitam ambientes com déficit hídrico (KOZLOWSKI, 1964) e que as tornam mais tolerantes à dessecação (DOMBROSKI *et al.*, 2011; WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999).

A abscisão das folhas é um mecanismo que confere as plantas condições de resistirem aos períodos de maior déficit hídrico (LARCHER, 2003; SANTOS; CARLESSO,

1998), pois reduz a superfície de transpiração e a perda de água (ADDICOTT, 1982). Por outro lado, o grau de deciduidade varia de acordo com a reação à deficiência de água (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; SANTOS; CARLESSO, 1998). Nas florestas tropicais secas as espécies caducifólias têm seu desenvolvimento determinado pelo padrão sazonal das chuvas (BORCHERT *et al.*, 2004; BORCHERT, 2003; BORCHERT; RIVERA; HAGNAUER, 2002). Árvores encontradas em floresta seca apresentaram logo após o término do período chuvoso, quando o solo começa a perder umidade, rápido decréscimo no potencial hídrico e abscisão de suas folhas (BORCHERT, 2003). Entretanto, *Cnidoscolus phyllacanthus* espécie decídua típica da caatinga quando cultivada sob amplo suprimento de água não perdeu suas folhas (RIZINI, 1997). Assim, em ambiente onde a disponibilidade de água é reduzida, é possível encontrar plantas que perdem suas folhas ao final do período chuvoso e outras que as mantêm até o fim da época seca (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003).

As folhas ficam expostas à incidência da radiação solar, ocasionando elevação da temperatura foliar, aumento da transpiração e da perda de água (LACHER, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2009). Para reduzir esses efeitos e aumentar a reflexão da radiação solar muitas plantas apresentam folhas com indumento desenvolvido (EVERT, 2006; FAHN; CUTLER, 1992). Tricomas foliares são comuns em plantas de deserto, entretanto não é possível afirmar que desempenham papel na redução da perda de água, até porque essas estruturas por si só perdem água durante a transpiração (BATANOUNY, 2000). Contudo, a presença de tricomas mortos na superfície foliar pode proteger as células fotossintetizantes contra radiação solar e assim reduzir a perda de água (BATANOUNY, 2000). Em orquídeas da subtribo Pleurothallidinae é possível observar tricomas secretores de mucilagem, que exercem função de absorção durante seu desenvolvimento (PRIDGEON, 1981). Tricomas semelhante são encontrados na subfamília Thillandsoidae e são responsáveis em substituir as raízes em sua função absorptiva (BOURSCHEID, 2008).

Estudos relacionando anatomia e ecofisiologia vegetal demonstraram que plantas não suculentas de ambientes áridos e semiáridos possuem cutícula espessa, colênquima e parênquima paliçádico desenvolvidos e grande quantidade de esclerênquima (BURRROWS, 2001; FAHMY, 1997; GIBSON, 1983). Em *Erythroxylum ovalifolium*, espécie encontrada em ambiente de restinga, caracterizado por elevada salinidade e radiação solar, seca e inundações, Mantuano, Barros e Scarano (2006) observaram parênquima paliçádico e esponjoso mais espessos e células mais compactas, o que segundo os autores reduziu a superfície de difusão de água e aumentou absorção de luz, o que acarretou acúmulo de produtos fotossintético.

A absorção de água através das folhas é importante em plantas que vivem sob condições de escassez hídrica, pois ajuda a manter o potencial hídrico e previne o estresse hídrico na planta (BRESHEARS *et al.*, 2008; GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; LIMM *et al.*, 2009; QUI *et al.*, 2010). Pesquisas têm revelado que em ambientes onde há formação e deposição de orvalho sobre o limbo este é absorvido pela lâmina foliar (ANDRADE, 2003; GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; MARTIN; von WILLERT, 2000; WIDHOLZER, 2005). Nas espécies *Parietaria judaica*, *Cymbalaria muralis*, *Phagnalon graecum*, *Reichardia picroides*, e *Hyoscyamus albus*, encontradas em formações rochosas da região mediterrânea da Grécia, Gouvra e Grammatikopoulos (2003) utilizando traçador apoplástico Calcoflúor, demonstraram a absorção de água via lâmina foliar. A captação de água pelas folhas também foi evidenciada em espécies de floresta de sequóia (LIMM *et al.*, 2009). Os autores observaram que após seis horas de exposição à neblina, as plantas estavam mais hidratadas.

Dawson (1998) observou que 30% - 40% da água utilizada por espécies de floresta de sequóia provinha de gotículas depositadas em suas folhas. Por outro lado, na mesma área de estudo, Limm *et al.* (2009) estimaram que após absorção foliar houve o incremento em torno de 2 a 11% no teor de água na folhas. Embora possa representar uma pequena quantidade em relação ao total utilizado pela planta, a água absorvida pelas folhas melhora a condutância estomática (BURGESS; DAWSON, 2004; LIMM *et al.*, 2009; MARTIN; von WILLERT, 2000), contribui para o desenvolvimento da planta (LIMM *et al.*, 2009), reduz a transpiração e possibilita a reidratação das folhas (BURGESS; DAWSON, 2004).

No semiárido brasileiro, as chuvas ocorrem em pulsos irregulares, distribuídas ao longo de três a quatro meses durante o ano (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; PRADO, 2003). A temperatura é elevada durante o dia e cai bruscamente na madrugada (REIS, 1976), o que leva a formação de orvalho. A vegetação predominante é a savana estépica, conhecida como caatinga (VELOSO, RANGEL FILHO; LIMA, 1991), que ocupa 844.453Km² de área e representa quase 10% do território nacional (IBGE, 2010). A vegetação é constituída por espécies arbóreas e arbustivas caducifólias, e algumas perenifólias, que são encontradas preferencialmente nas margens de rios e riachos (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003).

Estudo com *Mimosa caesalpinifolia*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Tabebuia aurea*, espécies típicas da caatinga, quando submetidas a déficit hídrico durante trinta dias, revelou que o potencial hídrico foliar diminuiu ao longo do período de estudo (SILVA *et al.*,

2003). Os autores constataram também, que nos períodos mais quentes do dia, o índice de transpiração foi menor nas plantas sob disponibilidade hídrica reduzida comparativamente aquele das plantas controle (SILVA *et al.*, 2003). Resultados semelhantes foram encontrados em outras dez espécies da caatinga, que demonstraram controle do fechamento estomático e redução da transpiração decorrente da elevação da temperatura (SILVA *et al.*, 2004). As espécies estudadas apresentaram mecanismos diferenciados de resistência à seca, seja pela manutenção de altos valores de resistência difusa como encontrados em *Jatropha pohliana*, ou pelo ajustamento osmótico, como apresentado por *Caesalpinia pyramidalis*, *Bauhinia cheilantha* e *Croton campestris* (SILVA *et al.*, 2004).

O potencial hídrico foliar e a condutância estomática de cinco indivíduos de *Auxemma oncocalyx*, *Caesalpinia ferrea*, *Caesalpinia pyramidalis*, *Calliandra spinosa*, *Mimosa caesalpiniiifolia*, e *Tabebuia caraíba* foram obtidos durante dois períodos do dia, ao amanhecer e ao meio-dia (DOMBROSKI *et al.*, 2011). Os autores verificaram variação nas taxas do potencial hídrico e na condutância estomática ao longo do dia entre as espécies, o que revela diferentes mecanismos de tolerância à seca em resposta as condições climáticas da região semiárida nordestina (DOMBROSKI *et al.*, 2011).

O potencial hídrico caulinar de espécies vegetais da caatinga (*Ziziphus joazeiro*, *Schinopsis brasiliensis*, *Myracrodruon urundeuva*, *Pseudobombax* sp e *Bumelia sarturum*), revelou ser sensível à variação da quantidade de água no solo (TROVÃO *et al.*, 2004). No período de seca o potencial hídrico mais negativo foi observado para a espécie *B. sarturum* (2,0 bar), o dobro do registrado para *S. brasiliensis*; nas demais espécies o potencial observado variou entre 0,6 e 0,7 bar. Esses resultados indicaram que mesmo em condições de estresse hídrico, as plantas mantiveram um alto teor de água em seus tecidos resultante provavelmente das suas adaptações morfofisiológicas relacionadas à eficiência no uso da água em regiões submetidas a déficit hídrico (TROVÃO *et al.*, 2004).

É provável que espécies caducifólias da caatinga absorvam orvalho através dos tricomas presentes em suas folhas. Essa absorção foliar acarreta melhora no seu status hídrico, aumento do potencial hídrico foliar, além de permitir que as plantas mantenham suas folhas por mais tempo, mesmo sob déficit hídrico. Por isso, é importante demonstrar o papel ecológico do orvalho e as estratégias morfofuncionais utilizadas pelas espécies vegetais do semiárido. O conhecimento desses mecanismos nos auxiliará a compreender como essas plantas sobrevivem mesmo submetidas a secas prolongadas.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Espécie foco

Combretum leprosum Mart. (Combretaceae) vulgarmente conhecidas como mofumbo, é nativa da região nordeste brasileira e apresenta-se como arbusto escandente ou pequena árvore de 2 a 4 metros de altura (Maia, 2004). Planta caducifólia pioneira presente em matas secundárias secas de terrenos argilosos, calcários, bem drenados e férteis (Lorenzi, 1998). As folhas de *C. leprosum* são simples, opostas e pecioladas (Loiola et al., 2009), seu comprimento varia entre 8 a 17 cm, com largura de 6 a 12 cm (Maia, 2004). Possuem tricomas que assemelham pontuações brancas (“leproso”) em ambas as faces da folha, característica que deu origem ao nome da espécie (Maia, 2004). A floração ocorre entre os meses de outubro a dezembro e os frutos em formato de sâmaras tetra-aladas amadurecem a partir de agosto (Lorenzi, 1998).

Padrões fenológicos de plantas da caatinga revelaram que *C. leprosum* perde suas folhas no final da estação chuvosa (Amorim et al., 2009; Barbosa, et al., 2003). No entanto, na Fazenda Experimental Vale do Curú e na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas, localizadas nos municípios de Pentecoste e Crateús no estado do Ceará, respectivamente, a queda das folhas dos indivíduos de *C. leprosum* iniciou por volta do segundo mês após o fim do período chuvoso, e aqueles indivíduos de maior porte ainda apresentaram folhas no final do mês de setembro.

3.2 Desenho experimental

As análises de campo foram realizadas na Fazenda Experimental Vale do Curú – FEVC (03°49' S, 39°19' O) da Universidade Federal do Ceará (UFC) localizada no município de Pentecoste – CE. De acordo com a classificação climática de Köppen, o clima da região é semiárido (Bsh'i), temperatura média anual de 25°C a 30°C, evaporação superior a 2 m por ano (Frischkorn e Santiago, 2000) e precipitação média anual de 826,7 mm.ano⁻¹, concentrada entre os meses de janeiro a abril e o período de menor precipitação compreende agosto a novembro (Funceme, 2011). O solo é classificado como Neossolo Flúvico de textura arenosa (Embrapa, 2009).

Para verificar a formação de orvalho em condições de campo utilizamos 40 pedaços de papel filtro (medindo 10 cm x 5 cm) previamente pesados e pendurados às 21

horas em quatro indivíduos de *C. leprosum* (adaptada de Andrade, 2003). Às 24 h, 1 h, 3 h e 5 h da manhã foram retirados 10 amostras de papel de cada planta e estes foram novamente pesados. A absorção do orvalho foi determinada pela diferença entre peso úmido e seco dos papeis filtro.

Para realização dos experimentos em casa de vegetação do Campus da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza – CE, sementes de *C. leprosum* foram coletadas na FEVC e colocadas para germinar em vermiculita. Ao atingirem 20 cm de altura as mudas foram transplantadas e mantidas em vasos plástico contendo uma mistura de solo da caatinga, húmus e areia, na proporção de 1:1:1.

3.2.1 Análises anatômicas e morfométricas nas folhas de *C. leprosum*

Três folhas totalmente expandidas e expostas à radiação solar foram retiradas do terceiro nó a partir do ápice do ramo de 16 indivíduos de *C. leprosum*, medindo entre 0,50 m e 2,0 m de altura, da FEVC. As coletas foram realizadas em março e setembro de 2011, meses considerados chuvoso e seco, respectivamente. Fragmentos da região mediana das folhas foram fixados em solução de glutaraldeído e paraformaldeído (KARNOVSKY, 1965), desidratados em série etílica crescente (JOHANSEN, 1940) e emblocados em historresina (Leica). As secções de 5 µm foram obtidas em micrótomo Leica 2065, montadas em lâminas histológicas e coradas em azul de toluidina 0,12% em bórax e fucsina básica 0,25% (JUNQUEIRA, 1990). As lâminas permanentes foram montadas em resina sintética entellan. Para verificar a presença de polissacarídeos pécnicos, lipídeos totais e compostos fenólicos, secções à mão livre, foram tratadas com vermelho de rutênio (JOHANSEN, 1940), Sudan IV (GERLACH, 1984) e solução de sulfato ferroso (JOHANSEN, 1940), respectivamente.

Para caracterizar a superfície foliar realizamos observações em microscópio estereoscópio (Olympus SZ40) e fragmentos de folhas herborizadas (pertencente ao Herbário Prisco Bezerra – EAC da Universidade Federal do Ceará) foram montadas em suporte metálico e metalizadas com ouro em *sputter* e analisados em microscópio eletrônico de varredura (LEO 1430VP).

As medidas da espessura da nervura central, lâmina foliar, mesofilo, epiderme, parênquimas clorofilianos paliçádico e esponjoso, altura e largura da porção captada dos tricoma foram feitas utilizando o software *ImageJ*, versão 1.44. Os dados da morfometria não apresentaram distribuição normal pelo Teste de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk

($p < 0,05$), por isso optamos por empregar o teste não paramétrico Kruskal Wallis com 5% de significância para identificar os parâmetros que diferem entre si (Zar, 1999).

3.2.2 Absorção foliar de água em *C. leprosum*

Antes de iniciar o experimento de absorção hídrica em casa de vegetação, 36 plantas com um ano de idade foram irrigadas semanalmente com 1500 ml de água. Em seguida, foram separadas em quatro tratamentos: 1) “Irigado” (IR): as plantas continuaram recebendo 1500 ml de água no solo uma vez por semana; 2) “Não irrigado” (NI): suspensão da irrigação no solo, e 3) “Borrifado semanalmente” (BORS): parte aérea das plantas foi borrifada com 20 ml de água uma vez por semana e 4) “Borrifado diariamente” (BORD): parte aérea das plantas foi borrifada com 20 ml de água diariamente. Os vasos das plantas BORS e BORD foram envoltos em sacos plásticos para impedir que gotículas de águas hidratassem o solo.

A borrifação dos tratamentos BORS e BORD ocorreu no período noturno, por volta da 0 h. Determinamos esse horário, pois em observações na FEVC verificamos que a formação de orvalho iniciava as 23 horas e permanecia sobre as folhas até por volta das 5 h da manhã.

Três folhas totalmente expandidas, retiradas do terceiro nó a partir do ápice do ramo, de três plantas dos tratamentos hídricos, foram utilizadas para as análises da absorção de água pelas folhas de *C. leprosum*. Para minimizar a perda de água pelas folhas, a região seccionada do pecíolo foi selada com filme plástico e acondicionada em uma câmara úmida montada com papel filtro em placas de Petri (adaptada de Mastroberti e Mariath, 2008). Na superfície das folhas controle foi aplicada apenas água destilada. Nas outras, sobre a superfície adaxial, entre a borda e a nervura central, foi gotejada solução aquosa do traçador apoplástico *Lucifer Yellow* (LY) CH – Sigma (Oparka e Prior, 1988). As folhas foram expostas ao traçador por 6 horas, período de formação do orvalho na FEVC.

Em seguida, as folhas foram lavadas em água destilada para remoção do excesso do traçador. Secções à mão livre foram feitas e montadas com glicerol em tampão fosfato a 90% (adaptada de Mastroberti e Mariath, 2008) e observadas em microscópio de epifluorescência com filtro UV modelo Axiophot. O mesmo foi feito para as folhas controle.

3.2.3 Análise do potencial hídrico em folhas de *C. leprosum*

Na FEVC as análises do potencial hídrico (Ψ_w , MPa) das folhas de *C. leprosum* foram feitas regularmente entre os meses de maio a junho de 2011, compreendendo o final do período chuvoso e no período seco (julho a setembro). Ao comparar os dados pluviométricos dos anos de 2010 e 2011, observamos que o período chuvoso foi mais prolongado em 2011 (Figura 1).

O Ψ_w foi obtido a partir de um ramo contendo folhas totalmente expandidas e expostas à radiação solar de 16 indivíduos de *C. leprosum*, e medido por câmera de pressão de Scholander (Soil moisture - Modelo 3005 F01). As avaliações do Ψ_w foram realizadas nos seguintes horários: 3 h, 5 h, 12 h e 18 h. Em cada horário foram coletados dados sobre a temperatura e umidade relativa do ar.

Sob a copa dos indivíduos selecionados para as medidas do Ψ_w , foram coletadas amostras de solo a 10 cm de profundidade, com o auxílio de um cilindro de 20 cm de comprimento de aço inoxidável, para determinação da umidade pelo método gravimétrico por secagem em estufa a 60°C (adaptada de CAMARGO *et al.*, 2009). As amostras coletadas foram pesadas em balança semianalítica e após sete dias de secagem foram novamente pesadas. O conteúdo de água no solo foi determinado pela diferença entre o peso inicial e o peso seco.

Em casa de vegetação, realizamos uma medida do Ψ_w nos 36 indivíduos antes de dar início ao experimento. Esses valores de referência foram denominados “Controle”. Semanalmente, durante o mês de outubro, o Ψ_w foi obtido nos indivíduos de cada tratamento hídrico.

As medições do potencial hídrico em condições de campo e em casa de vegetação permitiram avaliar e comparar o comportamento desse parâmetro em um gradiente de déficit hídrico.

Para avaliar o conteúdo de água no solo (CAS, %), vasos NI e BORD foram pesados no início do experimento, essas medidas foram denominadas “Controle”. Ao longo do mês de outubro realizamos uma medida semanal dos pesos dos vasos. O conteúdo de água do solo nos vasos foi estimado pela diferença entre a média do peso dos vasos obtido na primeira semana do experimento e a média dos pesos obtidos nas quatro semanas seguintes.

Para as análises estatísticas utilizou-se o modelo linear generalizado (GLM) com $p < 0,05$, para identificar as fontes de variação, assim como suas interações sobre os resultados

obtidos (General, 2011). Como variável dependente usamos o potencial hídrico e as variáveis preditoras foram o período, hora da coleta, temperatura e umidade relativa do ar.

4 RESULTADOS

4.1 Análises anatômicas nas folhas de *C. leprosum*

As folhas de *C. leprosum* são anfiestomáticas. Os estômatos encontram-se no mesmo nível das demais células epidérmicas. As células subsidiárias se projetam discretamente sobre as células-guarda que apresentam cristas estomáticas.

O indumento denso (Figuras 2a-d) é constituído por dois tipos de tricomas peltados presentes em ambas as faces do limbo (Figuras 2c e 2d). Um maior, mais frequente, com grande área multicelular côncava projetada acima das demais células que compõem a base e o pedículo (Figura 2a-d). O outro, mais raro, é menor com porção captada achatada (Figura 3a). As células basais de ambos os tricomas exibiram paredes impregnadas por substâncias lipídicas (Figura 3b), enquanto as paredes das células da porção captada dos tricomas são ricas em substâncias pécticas (Figura 3d e 3e).

A largura da porção captada dos tricomas maiores presente nas folhas coletadas nos períodos chuvoso e seco não mostrou diferença estatística (Figura 4, Tabela 1). Entretanto, foi encontrada diferença para altura desses apêndices epidérmicos (Tabela 1).

Na face adaxial, logo abaixo da epiderme, encontra-se o parênquima clorofiliano paliçádico (Figura 2c e 2d) formado por uma camada simples de células colunares ricas em compostos fenólicos e polissacarídeos (Figuras 3c e 3d). O parênquima clorofiliano esponjoso (Figura 2c e 2d), subjacente ao paliçádico é formado por células de tamanho e formas irregulares, e ao aproximarem-se da epiderme da face abaxial ficam mais alongadas. Idioblastos com drusas são comuns nas células do mesofilo e da nervura central (Figuras 2c, 2d e 3d).

As análises morfométricas das folhas de *C. leprosum* revelaram que no período seco o mesofilo, parênquima paliçádico e epiderme abaxial são mais espessos quando comparados aquelas do ciclo chuvoso (Figura 4, Tabela 1). Por outro lado, não houve diferença significativa na lâmina foliar, no parênquima esponjoso e epiderme adaxial entre os períodos chuvoso e seco (Tabela 1).

Nas folhas coletadas no período seco a nervura central é mais desenvolvida com formação de xilema e floema secundários e com células esclerificadas em torno do tecido vascular (Figura 2e e 2f). A espessura da nervura central foi significativamente maior na época seca, mas não diferiu entre os períodos em relação à largura (Figura 4, Tabela 1).

4.2 Absorção foliar de água em *C. leprosum*

As folhas de *C. leprosum* expostas ao traçador apoplástico exibiram intensa fluorescência amarela nos tricomas de ambas as faces das folhas (Figura 5a), menor intensidade nas células epidérmicas ordinárias, nas paredes das células do mesofilo e no parênquima paravenal (Figura 5b), indicando a absorção direta de água pelas folhas. A autofluorescência azulada para os tricomas e feixes vasculares e no espectro vermelho para as moléculas de clorofila foram observadas nas folhas borrifadas apenas com água destilada (Figura 5c).

4.3 Análise do potencial hídrico em folhas de *C. leprosum*

Na FEVC, o potencial hídrico foliar (Ψ_w) tornou-se mais negativo ao longo dos meses de estudo (Tabela 2, Figuras 6a). Redução que é consonante com a diminuição das chuvas (Figura 1), aumento da temperatura e redução da umidade relativa do ar (Figura 7) e progressiva redução de água no solo no período seco (Figura 8).

Os menores valores de Ψ_w foram observados às 12 horas, quando a temperatura do ar foi mais elevada e a UR reduzida (Figura 7). Enquanto, os Ψ_w aumentaram com a redução da temperatura e aumento da UR nas medições feitas às 18 h, 3 h e 5 h da manhã (Figuras 6b e 6c).

Na viagem 5, por volta das 3 h da madrugada, ocorreu precipitação de 3 mm de água (INMET, 2011), quantidade insuficiente para molhar o solo, no entanto, sobre a superfície das folhas houve a deposição de uma fina camada de água e a medida do Ψ_w às 5 h aumentou (Figura 6c).

A queda brusca da temperatura no período noturno associada à umidade do ar acima de 80% levou a formação de orvalho, comprovada pela observação direta de um filme de água sobre a lâmina foliar e pela diferença de peso entre os papéis filtro encharcados pelo orvalho e o peso seco deles antes de serem pendurados nas plantas. Entre às 3 h e 5 h da

manhã os papéis filtro tiveram seu peso aumentado devido à absorção orvalho formado de madrugada (Figura 9).

Durante o experimento na casa de vegetação a temperatura média do ar foi de 35.2°C às 12 h e 26°C às 5 h. (Figura 10). A UR ao meio dia atingiu valores próximos a 40%, enquanto nas madrugadas os valores estiveram acima de 80%.

Em casa de vegetação os potenciais hídricos nos tratamentos IR, NI e BORD variaram (Tabela 3, Figura 11). Os indivíduos não irrigados mantiveram o valor do Ψ_w muito próximo ao das plantas irrigadas nas duas primeiras semanas sob déficit hídrico (Figuras 11b-d), no entanto a partir da segunda semana houve decréscimo contínuo.

As plantas do tratamento BORD exibiram queda acentuada dos Ψ_w já na primeira semana de suspensão hídrica, mantendo valores mais negativos quando comparados as não irrigadas até a terceira semana do experimento. Entretanto, a partir da segunda semana observamos a recuperação dos potenciais hídricos nos indivíduos borrifados diariamente (Figura 11).

O grupo de plantas que recebeu borrifação diária quando comparado com aquele que foi pulverizado semanalmente exibiu queda brusca do Ψ_w já na primeira semana do experimento (Figura 12), enquanto no segundo grupo a redução do Ψ_w só foi observado após a segunda semana (Tabela 4). Verificamos ainda, que a partir da segunda semana de borrifação diária o Ψ_w tornou-se menos negativo, ultrapassando os valores obtidos para as plantas borrifadas semanalmente.

Os Ψ_w foliares dos tratamentos “não irrigado” e “borrifado” não puderam ser medidos em todos os indivíduos, pois a partir da 3ª semana de restrição hídrica, os valores tornaram-se tão negativos que a capacidade da câmara de pressão utilizada não permitiu a leitura dos potenciais. O valor mínimo registrado para as plantas não irrigadas e borrifadas foi de -4,0 MPa.

O conteúdo de água no solo representado pela diferença nos pesos baldes das plantas não irrigadas e borrifadas sofreu redução ao longo do experimento (Tabela 5, Figura 13). No entanto, o peso dos baldes das plantas borrifadas foi maior quando comparado com o dos baldes dos indivíduos não irrigados.

5 DISCUSSÃO

5.1 Análises anatômicas e morfométricas nas folhas de *C. leprosum*

Em *C. leprosum* as folhas resistentes e coriáceas, com o indumento denso, presença de cristais, substâncias pécticas nas paredes celulares, compostos fenólicos, polissacarídeos nas células do mesofilo e células esclerificadas ao redor dos feixes estão de acordo com as características esperadas para folhas de plantas de regiões áridas e semiáridas (BURROWS, 2001; EHLERINGER, 1984; ESAU, 1977; FAHMY, 1997; FAHN; CUTLER, 1992; MAUSETH, 1988; MENEZES; SILVA; PINNA, 2003; ROTONDI *et al.*, 2003).

Os tricomas de *C. leprosum* foram descritos por Stace (1969) como escamas convexas. Tricomas secretores com extremidades em formato de disco (escamas) foram observados por Tilney (2002) em espécies africanas de *Combretum*. Em ambientes áridos os tricomas foliares são comumente observados (FAHN; CUTLER, 1992) e há evidências de que densas coberturas por tricomas representam adaptação à baixa disponibilidade de água e altas temperaturas (SANDQUIST; EHLERINGER, 1997).

As medidas dos tricomas de *C. leprosum* revelaram que esses apêndices são mais altos no período seco, quando as temperaturas são mais altas e a umidade relativa do ar é baixa. De acordo com Ehleringer (1984), os tricomas reduzem o deslocamento do vento sobre as folhas, formando uma barreira contra a perda de água. Além disso, podem aumentar a refletância e reduzir a temperatura foliar (EHLERINGER; BJÖRKMAN; MOONEY, 1976, EHLERINGER; BJÖRKMAN, 1978; EHLERINGER, 1984) e minimizar a transpiração (ABDULRAHAMAN; OLADELE; 2011; EVERT, 2006). Desse modo, acreditamos que a presença dos tricomas pode influenciar reduzindo os efeitos da intensa radiação e déficit hídrico na caatinga.

As análises morfométricas das folhas de *C. leprosum*, coletadas no período seco, mostraram que a espessura do mesofilo, a altura das células do parênquima clorofiliano paliçádico e das células da epiderme abaxial foram maiores do que aquelas encontradas nas folhas coletadas no período chuvoso. Esses resultados estão de acordo com o que usualmente é referido na literatura para folhas expostas ao sol (DICKISON, 2000; LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008; MANTUANO; BARROS; SCARANO, 2006; TAIZ; ZEIGER 2009; TERASHIMA; MIYAZAWA; HANBA, 2001). A folha, comumente apresenta maior plasticidade quando comparadas a outros órgãos, e é aquele que melhor responde

estruturalmente as modificações do ambiente (BOEGER; GLUZEZAK, 2006; EVERT, 2006).

As folhas de *C. leprosum* coletadas no período seco apresentaram a nervura central mais desenvolvida do que nas folhas do período chuvoso. O aumento da área total dos feixes vasculares por unidade de área é relacionado a uma melhoria na condutância hídrica e é comumente descrito para folhas xeromorfas (FAHN; CUTLER, 1992).

A presença de drusas foi comum nas células do mesofilo e nervura central das folhas de *C. leprosum*. A formação de cristais em plantas de ambientes secos é frequente e alguns autores consideram isto como uma forma de reduzir o excesso de cálcio depositado em função de perda de água através da transpiração (LERSTEN; HORNER, 2000; KEATES *et al.*, 2000; KOSTMANN *et al.*, 2001; PAIVA; MACHADO, 2005). Por outro lado, outros consideram que tanto os tricomas quanto os cristais podem desempenhar um papel protetor, refletindo a radiação solar excessiva e diminuindo a ação nociva dos raios UV-B (EVERT, 2006; KUO-HUANG; KU; FRANCESCHI, 2007; MANETAS, 2003). A formação de cristais em *C. leprosum* pode estar relacionada com o isolamento e imobilização do excesso de cálcio nos vacúolos, pois os solos da caatinga são ricos em sais (CHAVES, *et al.*, 2004), e as altas temperaturas e a forte radiação solar elevam as taxas de evapotranspiração, o que pode resultar no acúmulo de cálcio nas células.

5.2 Absorção foliar de água em *C. leprosum*

A absorção hídrica foliar tem sido considerada importante na manutenção do potencial hídrico das plantas que vivem sob escassez de água (BRESHEARS *et al.*, 2008; GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; LIMM *et al.*, 2009; QUI *et al.*, 2010). A água absorvida pelas folhas pode melhorar a condutância estomática e as trocas gasosas (BURGESS; DAWSON, 2004; MARTIN; von WILLERT, 2000; LIMM *et al.*, 2009) e tem sido demonstrada pelo uso de traçadores fluorescentes de vias apoplásticas (MASTROBERTI; MARIATH, 2008; MUNNÉ-BOSCH; NOGUÉS; ALEGRE, 1999).

Em folhas de *C. leprosum* o teste com *Lucifer Yellow* demonstrou a presença deste traçador nos tricomas, entre as células do mesofilo e no parênquima paravenal. Nossos resultados mostraram que absorção hídrica foliar ocorre principalmente através dos tricomas e que a presença do traçador no parênquima paravenal pode ser um indicativo de redistribuição hídrica na folha através desse tecido. O parênquima paravenal é constituído por uma camada

de células que divide o mesofilo em parênquima clorofiliano paliçádico e esponjoso e entra em contato lateralmente com as nervuras (BRUBAKER; LERSTEN, 1995; LANSING; FRANCESCHI, 2000). Ele é comum nas leguminosas e pode funcionar como local de armazenamento de substâncias, por outro lado, estudo com espécies das tribos Fabae e Phaseolae demonstrou o fluxo de fotoassimilados através do parênquima paravenal, o que foi interpretado como um meio de facilitar a transferência de assimilados do clorênquima para os feixes vasculares (LANSING; FRANCESCHI, 2000). Terashima (1992) propõe que o paravenal pode estar associado com a manutenção da estrutura foliar e distribuição hídrica, pois esse tecido faz conexão com a extensão de bainha de feixe e conecta lateralmente as nervuras.

Na caatinga a formação de orvalho ocorre na madrugada, e esse orvalho pode constituir uma fonte de água importante na manutenção do status hídrico das folhas de *C. leprosum*. A absorção de orvalho foi demonstrada em folhas de *Melissa officinalis* utilizando substância fluorescente *brightener-20* (MUNNÉ-BOSCH; ALEGRE, 1999). Resultados semelhantes foram encontrados com traçador apoplástico Calcoflúor, em cinco espécies de casmófitas (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003) e *Phlomis fruticosa*, espécie recoberta por denso indumento (GRAMMATIKOPOULOS; MANETAS, 1994). Munné-Bosch, Nogués e Alegre (1999) afirmaram que o orvalho pode atravessar por difusão a epiderme e tricomas de *Lavandula stoechas* e *Rosmarinus officinalis*. Utilizando água radioativa, Ohrui *et al.* (2007) observaram a absorção hídrica após um acúmulo transitório extracelular de água no denso indumento de *Tillandsia ionantha*. No entanto, após a remoção dos tricomas a entrada de água foi deficiente (OHRUI *et al.*, 2007). A presença de tricomas nas folhas de *C. leprosum* corrobora com a proposta de Fahn (1986), ao afirmar que os tricomas na superfície foliar são uma adaptação às condições de aridez e que eles podem diminuir a perda de água para atmosfera. Outros autores reportaram que os tricomas podem reter a água por mais tempo na superfície foliar, e assim melhorar o status hídrico das folhas (GRAMMATIKOPOULOS; MANETAS, 1994; MUNNÉ-BOSCH; NOGUÉS; ALEGRE, 1999).

O teste com vermelho de rutênio indicou a presença de substâncias pécticas na porção peltada dos tricomas, nas células epidérmicas ordinárias e polissacarídeos nas células do parênquima paliçádico. As pectinas são componentes da parede celular primária de todas as plantas terrestres e engloba um gama de polissacarídeos ricos em ácido galacturônico (FOSKET, 1994; WILLATS *et al.*, 2001), que podem auxiliar na manutenção do status

hídrico das plantas (DICKISON, 2000; CLIFFORD *et al.*, 2002). É possível que a presença de substâncias pécticas nas células das folhas de *C. leprosum* influencie no seu estado de hidratação. Robichaux e Morse (1990) verificaram que os polissacarídeos extracelulares de *Argyroxiphium grayanum* aumentaram a capacidade de armazenar água nas folhas e possibilitaram maior potencial hídrico mesmo sob déficit hídrico no solo.

A capacidade de absorver o orvalho pelas folhas e a presença de polissacarídeos hidrofílicos retentores de água em *C. leprosum* melhoraram o status hídrico das folhas. Esse resultado está em acordo com o proposto por Gouvra e Grammatikopoulos (2003) ao afirmarem que em ambientes de alta demanda evapotranspiratória, qualquer mecanismos que capacite o ganho de água, mesmo que temporariamente, melhora a capacidade da planta de evitar o déficit hídrico.

Nossos resultados mostraram que em *C. leprosum* há produção de material polissacarídeo nas células medianas e na porção central escamiforme dos tricomas, e a presença de substâncias lipofílicas nas paredes da célula basal desses apêndices epidérmicos. Tricomas com base suberificada ou cutinizada são comuns em folhas xeromorfas (FAHN, 1986) e essas características podem facilitar a absorção e a prevenção contra fluxo apoplástico da água (MAYEKISO; MAGWA; COOPOOSAMY, 2008, VENTRELLA; MARINHO, 2008).

Os tricomas de *C. leprosum* são translúcidos e brilhantes e é provável que eles tenham dupla função, atuando na reflexão de luz nos horários de intensa radiação solar e absorvendo água na madrugada, quando ocorre condensação na forma de orvalho. Para espécies de caatinga, esse é o primeiro relato da função de tricomas relacionado à absorção de água e à economia hídrica.

A presença do traçador *Lucifer Yellow* entre as células do mesofilo demonstram que água absorvida não se restringiu às células da epiderme. É importante ressaltar que a presença de substâncias pécticas nas paredes celulares e polissacarídeos nas células parenquimáticas facilitam a retenção de água. De acordo com Burgess (1985), substâncias pécticas facilmente formam um gel viscoso na presença de água e são determinantes na plasticidade da parede celular. Essa capacidade de formar gel facilita a adsorção de água.

5.3 Análise do potencial hídrico em folhas de *C. leprosum*

A redução do potencial hídrico foliar de *C. leprosum* foi diretamente correlacionado com a diminuição das chuvas, aumento da temperatura, diminuição da umidade relativa do ar e ao déficit hídrico do solo corroborando com outros estudos realizados com espécies de regiões semiáridas. Em estudo realizado com três espécies lenhosas da caatinga, *Mimosa caesalpinifolia*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Tubeuia aurea*, Silva *et al.* (2003) demonstraram que a redução do Ψ_w , na ordem de 155%, 86% e 40% respectivamente, quando submetidas a déficit hídrico. Analisando potenciais hídricos do caule de *Ziziphus joazeiro*, *Schinopsis brasiliensis*, *Myracrodruon urundeuva*, *Pseudobombax* sp. e *Bumelia sarturum*, Trovão *et al.* (2004; 2007) observaram valores mais negativos nos meses de menor pluviosidade e suprimento reduzido de água no solo. A redução da disponibilidade de água no período de estiagem parece que levou ao ajustamento do potencial hídrico foliar para valores mais negativos em *C. leprosum*. Dados similares foram encontrados por Silva *et al.* (2004) em dez espécies lenhosa da caatinga. Esses autores propuseram que esse ajuste do Ψ_w possibilitou a manutenção da turgescência de suas células.

Diferenças entre os potenciais hídricos encontradas em plantas casmófitas do mediterrâneo foram atribuídas a mudanças sazonais da demanda evaporativa e ao uso diferencial das reservas de água pelas plantas (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003). Também para outras espécies do mediterrâneo, Gouvra e Grammatikopoulos (2007) observaram que os Ψ_w foram afetados pela temperatura do ar e umidade relativa. Os resultados encontrados para *C. leprosum* corroboram com dados apresentados para plantas de outras regiões áridas e semiáridas.

Mesmo durante a estiagem houve condensação de orvalho sobre as folhas na madrugada. A condensação desse filme de água sobre as folhas pode ter facilitado o aumento do Ψ_w . Resultado semelhante foi observado no experimento em casa de vegetação, quando as folhas borrifadas apenas com 20 ml de água diariamente, simulando a deposição de orvalho, apresentaram um potencial hídrico maior. O mesmo padrão foi exibido em espécies arbóreas de florestas de Sequóia (LIMM *et al.*, 2009; BURGESS; DAWSON, 2004), plantas casmófitas e outras espécies ricas em indumento foliar (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; GRAMMATIKOPOULOS; MANETAS, 1994). Esses autores afirmam que a absorção hídrica foliar representa uma fonte alternativa de água quando esse recurso está escasso no ambiente, pois permite maior hidratação dos tecidos das partes

aéreas das plantas e com isso contribui para o aumento do conteúdo de água e potencial hídrico da folha (GOUVRA; GRAMMATIKOPOULOS, 2003; GRAMMATIKOPOULOS; MANETAS, 1994; LIMM *et al* 2009; MUNNÉ-BOSCH, 2010). No entanto, Munné-Bosch, Nogués e Alegre (1999) concluíram que só haverá melhoria na taxa fotossintética de plantas crescendo em condições de campo e sob déficit hídrico se o período de condensação do orvalho for longo.

Além das variações sazonais no potencial hídrico foliar, alterações ao longo do dia com o aumento da temperatura, foram registradas em *C. leprosum*. Os valores do Ψ_w obtidos ao meio dia foram sempre menores do que aqueles obtidos pela manhã e noite. Esses resultados estão de acordo com os resultados de Gouvra e Grammatikopoulos (2007), que encontraram variações sazonais nos valores dos potenciais hídricos em cinco espécies casmófitas do mediterrâneo. Essas plantas apresentaram decréscimo progressivo do Ψ_w , de acordo com a diminuição das chuvas ao longo da primavera e verão, para Gouvra e Grammatikopoulos (2007) isso pode significar uma forma de manter a turgescência da folha positiva. Além disso, esses autores concluíram que os valores do potencial hídrico máximo ao amanhecer e mínimo ao meio dia pode ser modificado por eventos climáticos transitórios.

Dados similares foram encontrados por Dombroski *et al.* (2011) com variações nos valores do Ψ_w *Caesalpinia pyramidalis* e *Auxema oncocalyx*, ambas espécies arbóreas da caatinga. Esses autores propuseram que essa variação pode ser devido à capacidade dessas plantas obterem água durante o dia ou recuperarem o status hídrico à noite o que possibilitaria a manutenção dos estômatos abertos. Adicionalmente, propõem que *C. pyramidalis* e *A. Oncocalyx* podem ainda, sofrer ajustamento osmótico, que é a mudança de concentração de solutos nas células, como proposto por Kramer e Boyer (1995). O ajustamento osmótico pode ocorrer em plantas crescendo em solos com pouca disponibilidade de água, pois permite que elas absorvam maior quantidade de água, mesmo que esta encontre-se mais firmemente retida no solo (TAIZ; ZEIGER, 2009). A osmoregulação contribui para a manutenção de água dentro das células (SILVA *et al.*, 2004; BURGHARDT; RIEDERER, 2003), mantem a turgescência por períodos mais longos e promove a tolerância à dessecação (TAIZ; ZEIGER, 2009; BAGATTA; PACIFICO; MANDOLINO, 2008).

Os experimentos com simulação artificial de orvalho no tratamento com plantas borrifadas e as medições do Ψ_w em condições de campo de *C. leprosum*, corroboram que a absorção hídrica foliar é fator importante no equilíbrio hídrico de plantas sob déficit hídrico. Experimentos simulando orvalho em pinus branco do Canadá mostraram aumento

significativo do potencial hídrico ao meio dia (BOUCHER; MUNSON; BERNIER, 1995). Estudos com *Sloanea woollsii*, árvore da floresta subtropical da Austrália (YATES; HUTLEY, 1995), *Sequoia sempervirens* (BURGESS; DAWSON, 2004) e outras nove espécies de floresta de Sequóia (LIMM *et al.*, 2009) e ainda cinco espécies de árvores gigantes de várias parte do mundo, como América do Sul, Europa e Austrália (ZIMMERMANN *et al.*, 2007), demonstraram que a exposição da parte aérea dessas plantas à neblina ou orvalho, melhora o status hídrico da folhagem. Em concordância com essas observações, LIMM *et al.* (2009) concluíram que absorção hídrica foliar é difundida entre as espécies de vários ecossistemas e não é restrita a um grupo taxonômico.

Em casa de vegetação o conteúdo de água no solo das plantas borrifadas foi maior quando comparado com as não irrigadas. A demanda de água do solo é reduzida quando há diminuição da transpiração decorrente da deposição de neblina sobre as folhas (BURGESS; DAWSON, 2004). É possível que a borrifação de água sobre as folhas de *C. leprosum* tenha reduzido a demanda de água do solo. Isto indica que absorção do orvalho pode, também, conservar a umidade no solo. Em condições de campo, *Sequoia sempervirens* apresentou fluxo reverso de seiva após absorção foliar direta da água de neblina (BURGESS; DAWSON, 2004). Para esses autores, é provável que a água possa fluir das folhas para o solo, por isso, é relevante indagar se ocorre fluxo reverso e transferência de água para a rizosfera de *C. leprosum*.

O potencial hídrico foliar no tratamento “não irrigado” foi mais negativo em relação ao “borrifado” só a partir da quarta semana. Estudos com *Ziziphus joazeiro*, *Myracrodruon urundeuva* e *Pseudobombax* sp., espécies arbóreas da caatinga, demonstraram que mesmo sob deficiência hídrica, as plantas conservaram teor de água satisfatório para manter seus tecidos hidratados e apresentaram valores de Ψ_w mais próximos de zero (TROVÃO *et al.*, 2007). Segundo estes autores os resultados podem estar relacionados as adaptações morfofuncionais das espécies estudadas. Em *Melissa officinalis* o potencial hídrico foi mantido constante por duas semanas através da redução da abertura estomática quando a disponibilidade de água no solo e nas folhas atingiu níveis muito baixos (MUNNÉ-BOSCH; ALEGRE, 1999). A variação do potencial mostrou que as plantas de *C. leprosum* provavelmente mantêm seus estômatos abertos.

Potenciais hídricos foliares decrescentes observados nos indivíduos de *C. leprosum* mantidos sob déficit de água foram consonantes com aqueles encontrados para *Senna martiana*, *Senna occidentalis* e *Parkinsonia aculeata* cultivadas sob supressão hídrica

(NOGUEIRA; BARBOSA; MORAES, 1998) e *Caesalpinia ferrea*, *Caesalpinia pyramidalis* e *Senna martiana* e *Senna spectabilis* após sete dias sem irrigação (SILVA *et al.*, 2003).

Em pesquisa sobre os padrões fenológicos de plantas da caatinga, Barbosa, Barbosa e Lima (2003) classificaram *C. leprosum* como uma espécie que perde suas folhas no final da estação chuvosa. Na Fazenda Experimental Vale do Curú, e na reserva Serra das Almas onde foram coletadas as sementes para produção de mudas, a queda das folhas dos indivíduos de *C. leprosum* iniciou por volta do segundo mês após o fim do período chuvoso, e aqueles indivíduos de maior porte ainda apresentaram folhas no final do mês de setembro. A queda das folhas reduz a superfície de transpiração e constitui uma resposta à deficiência hídrica (BATANOUNY, 2000). No experimento em casa de vegetação as plantas irrigadas e as borrifadas mantiveram suas folhas ao longo do estudo. No entanto, aquelas do tratamento não irrigado demonstraram sinal de senescência após 60 dias de suspensão hídrica.

Os padrões fenológicos exibidos pelas plantas são respostas a fatores como disponibilidade hídrica relacionada a eventos pluviométricos, temperatura, luz e umidade do ar, que podem atuar isolados ou interagindo entre si (AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; BORCHERT *et al.*, 2004; BORCHERT; RIVERA; HAGNAUER, 2002).

Estudos sobre a fenologia de espécies da caatinga revelaram que a formação das folhas e sua queda são influenciadas pela disponibilidade de água (AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; LIMA; RODAL, 2010), e que caducifolia pode variar no tempo e nas diferentes áreas do semiárido (AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009). Nesse contexto, a absorção de água pelas folhas e as adaptações morfoanatômicas comumente ocorridas em plantas de regiões secas, podem retardar a caducifolia, pois auxiliam na melhoria hídrica desses vegetais. Medidas de potencial hídrico foliar associadas as análises morfofuncionais de folhas são parâmetros relevantes para inferir os efeitos da deficiência hídrica de plantas de regiões secas, pois refletem as condições da dinâmica hídrica em regiões semiáridas.

FIGURAS

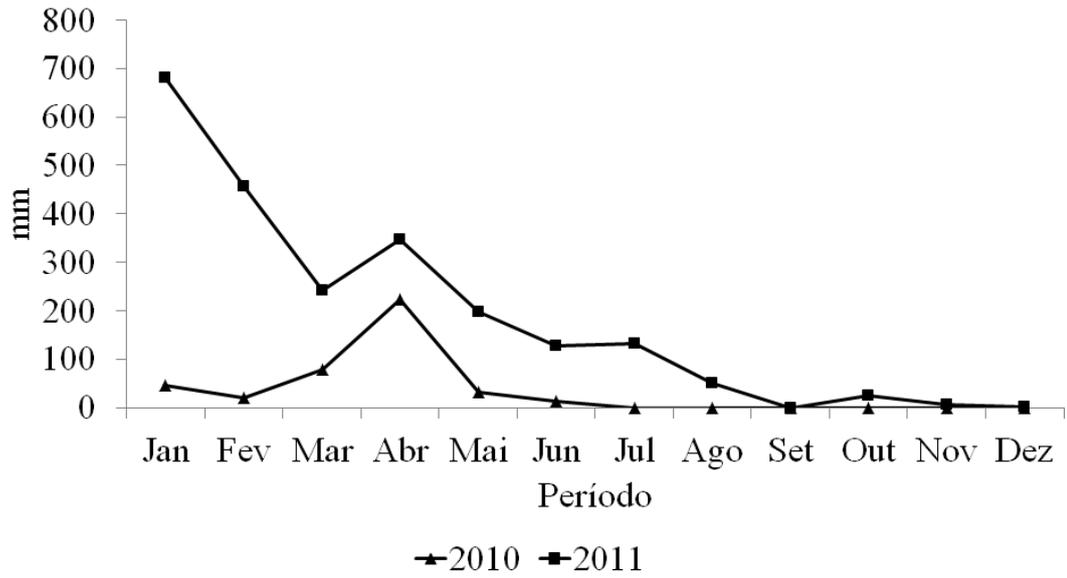


Figura 1. Pluviosidade mensal na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE nos anos de 2010 e 2011. Fonte: INMET (2011).

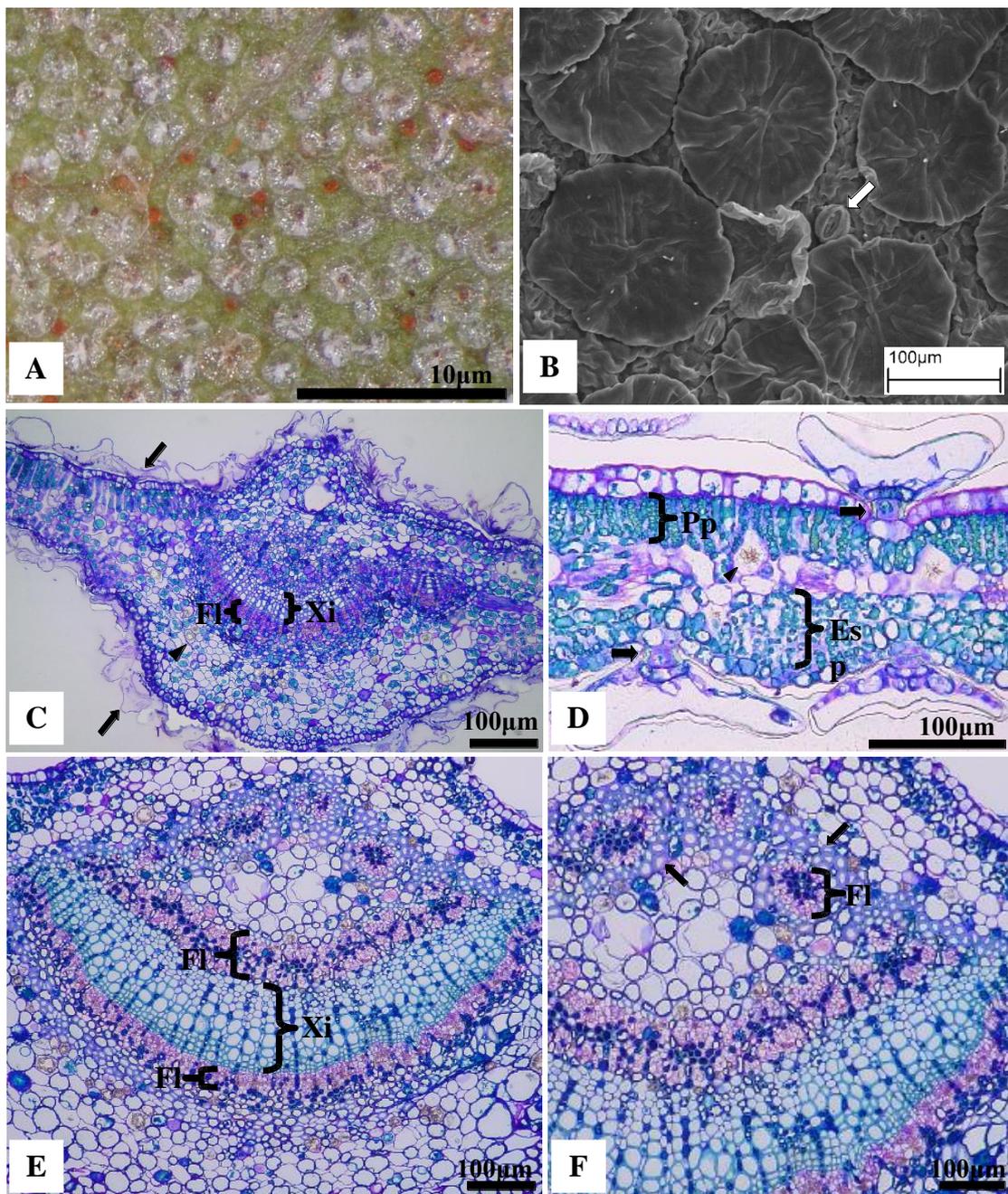


Figura 2. Folha de *Combretum leprosum*. **A.** Superfície adaxial. **B.** Eletromicrografia de varredura. Tricomas peltados e estômato (seta). **C.** Secção transversal da nervura central de folha coletada no período chuvoso. Xilema (Xi), floema (Fl), tricoma (seta) e idioblasto contendo drusa (ponta de seta). **D.** Secção transversal da lâmina foliar. Tricomas em ambas as faces (setas), parênquima paliçádico (Pp), parênquima esponjoso (Esp) e idioblasto contendo drusa (ponta de seta). **E.** Secção transversal da nervura central de folha coletada no período seco. Xilema (Xi) e floema (Fl). **F.** Detalhe para células esclerificadas em torno do floema (Fl).

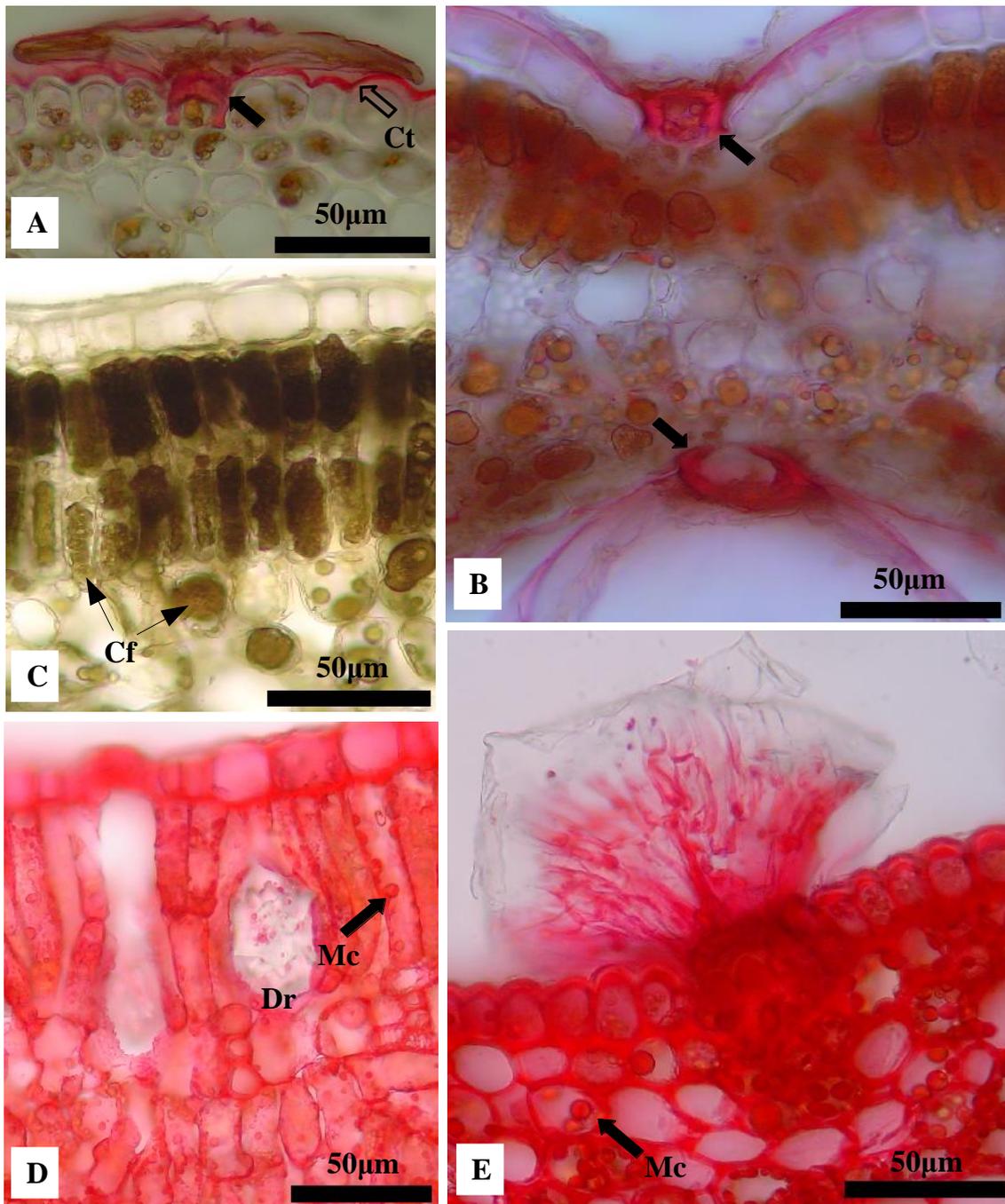


Figura 3 Secções transversais da lâmina foliar de *C. leprosum*. **A e B.** Tricoma peltado. Destaque para célula basal (seta) impregnada com substâncias lipídicas. Teste com Sudan IV. **C.** Compostos fenólicos (Cf) no mesofilo. Teste com sulfato ferroso. **D.** Mucilagem nas células do mesofilo (seta) e idioblasto contendo drusa (Dr) e polissacarídeo. **E.** Mucilagem nas células do parênquima esponjoso e substâncias pécnicas na parede das células da porção captada do tricoma. Teste com vermelho de rutênio.

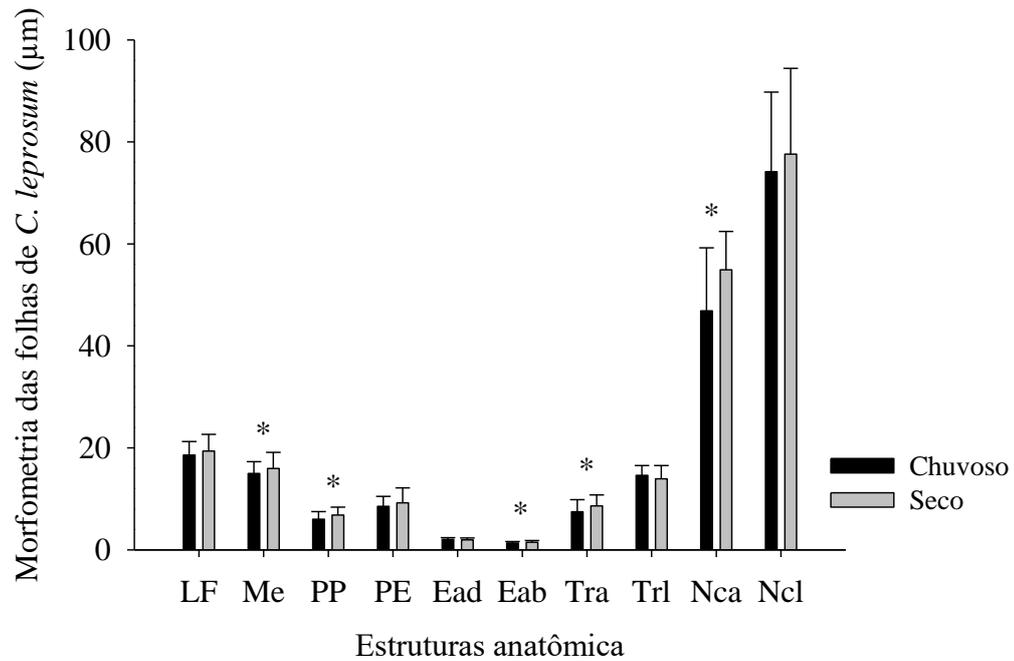


Figura 4. Medidas das folhas de *C. leprosum* coletadas na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE nos períodos chuvoso e seco. Lâmina foliar (LF). Mesofilo (Me). Parênquima paliçádico (PP). Parênquima esponjoso (PE). Epiderme adaxial (Ead). Epiderme abaxial (Eab). Altura do tricoma (Tra). Largura da porção captada do tricoma (Trl). Altura da Nervura central (Nca). Largura da Nervura central (Ncl). Linhas verticais sobre as barras representam o desvio padrão. * = Diferença significativa entre os períodos chuvoso e seco.

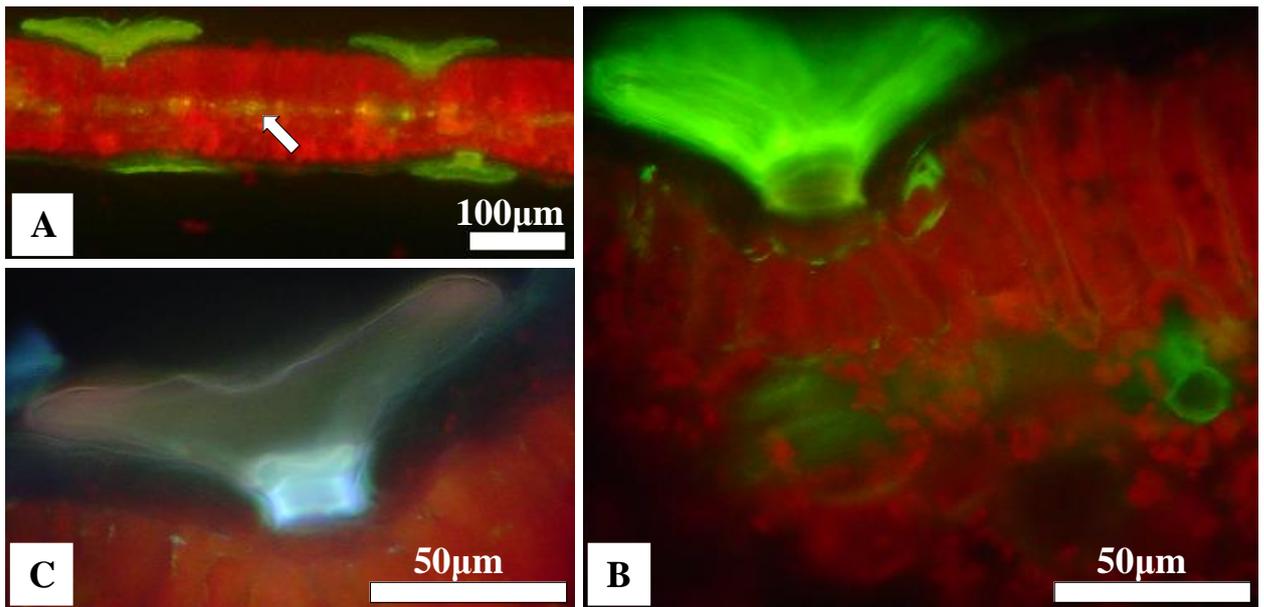


Figura 5. Secções transversais de folhas de *C. leprosum* submetidas ao traçador apoplástico *Lucifer Yellow*. **A.** Lâmina foliar mostrando reação positiva para o traçador nos tricomas de ambas as faces e no parênquima paravenal (seta). **B.** Epiderme da superfície adaxial, tricoma, parênquima paliçádico e paravenal com traçador apoplástico. **C.** Autofluorescência da superfície adaxial (Controle).

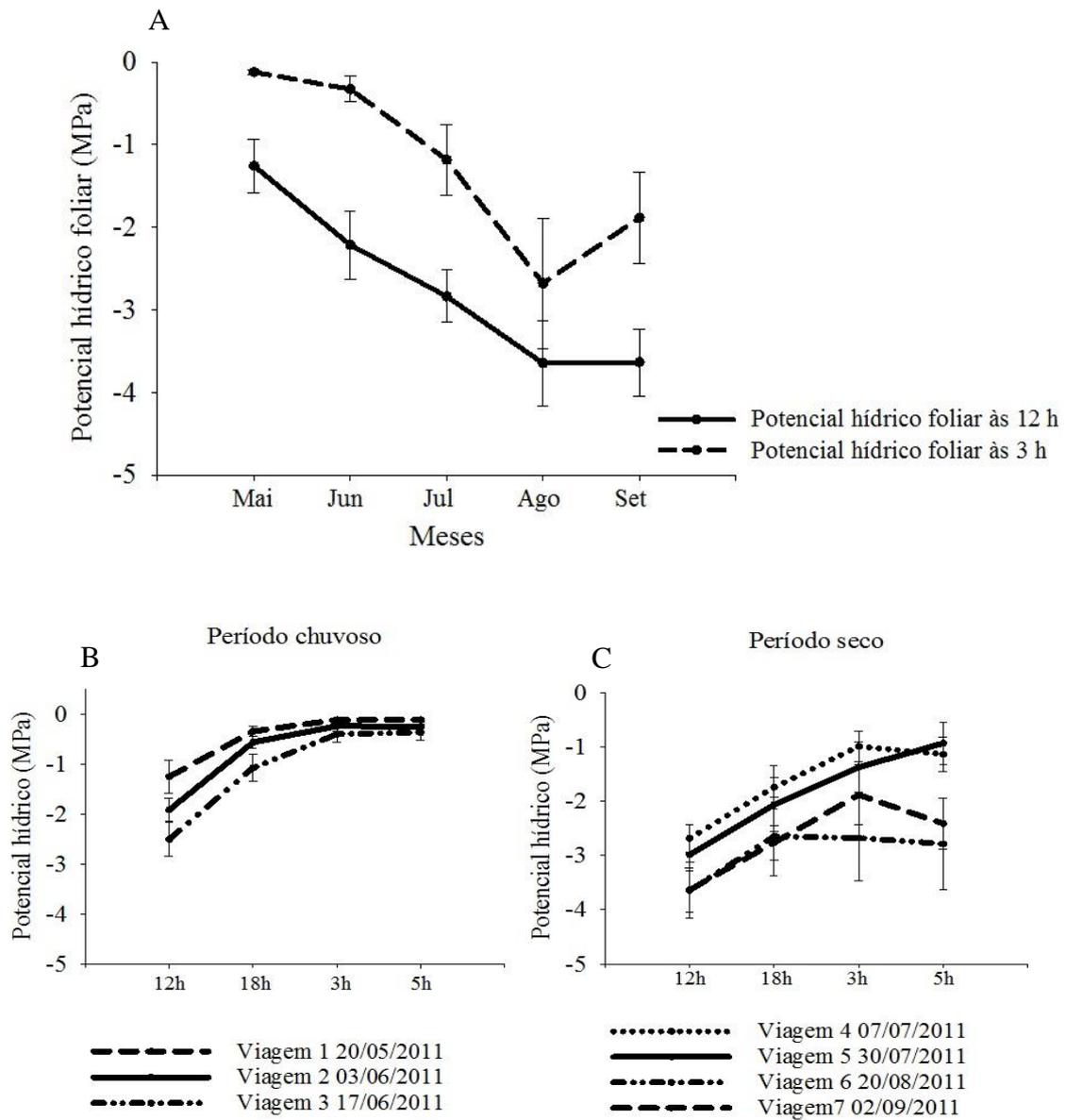


Figura 6. Potenciais hídricos foliares de *C. leprosum* registrados na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE. **A.** Ψ_w registrados ao longo dos meses de estudo. **B e C.** Ψ_w obtidos nas sete viagens de campo, realizadas nos períodos chuvoso e seco, e demonstrados por horário de coleta. Linhas verticais representam o desvio padrão.

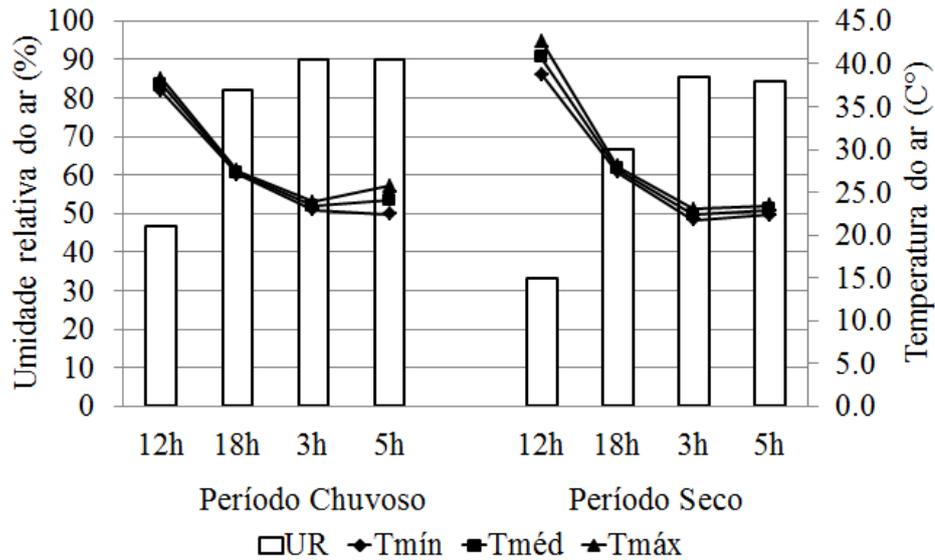


Figura 7. Médias da temperatura e umidade relativa do ar na copa de *C. leprosum* obtidas na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE.

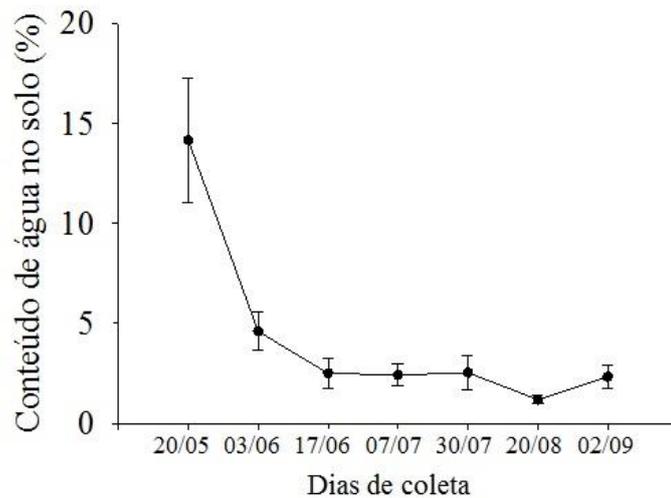


Figura 8. Conteúdo médio de água no solo coletado sob a copa de *C. leprosum* obtido na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE. Linhas verticais representam o desvio padrão.

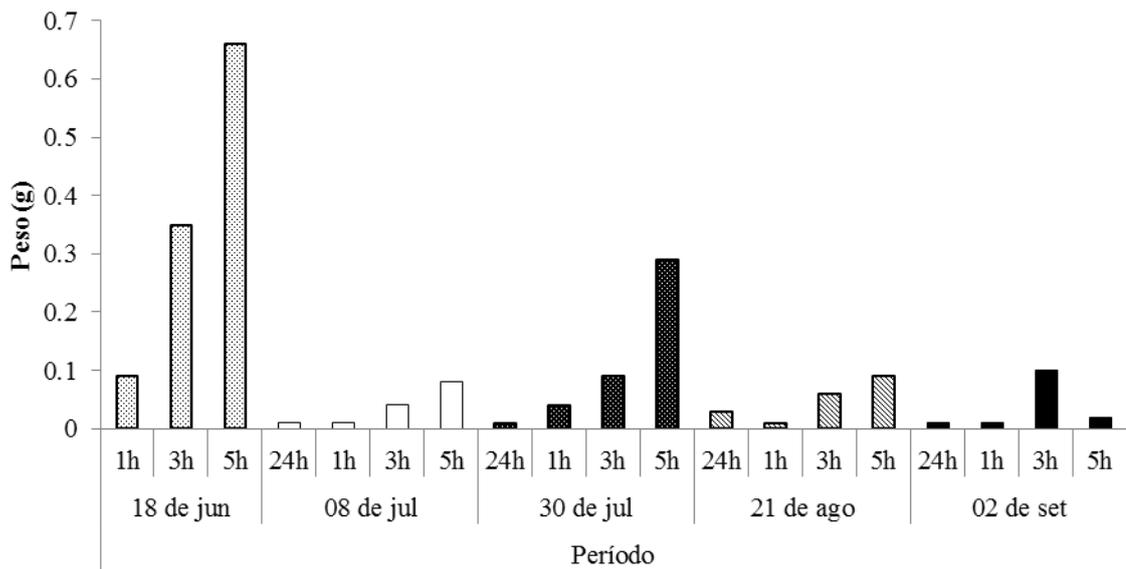


Figura 9. Peso médio dos papéis filtro posicionados em indivíduos de *C. leprosum* durante a madrugada na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE.

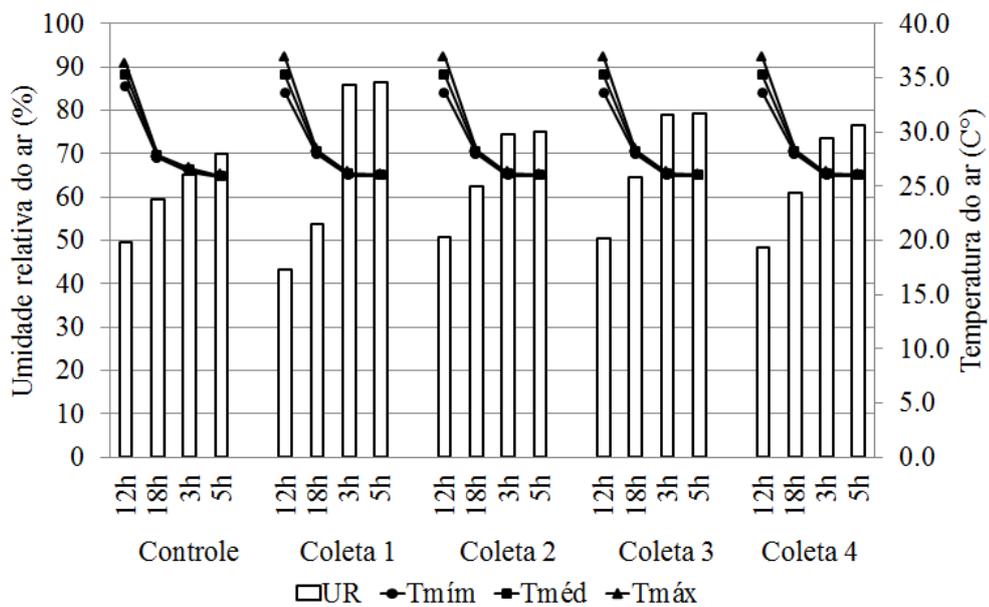


Figura 10. Médias da temperatura e umidade relativa do ar na copa de *C. leprosum* obtidas durante experimento na casa de vegetação.

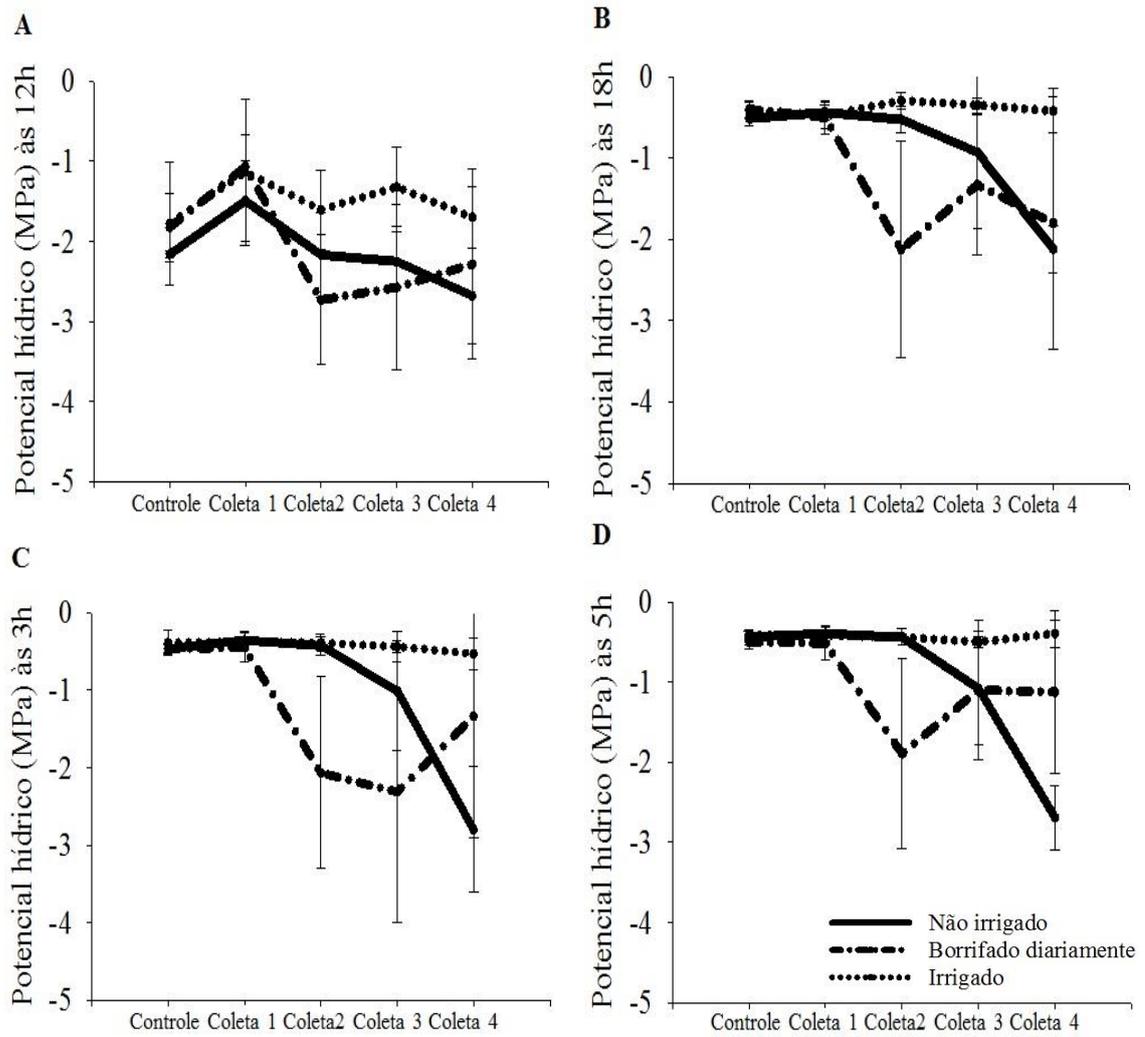


Figura 11. Potenciais hídricos foliares de *C. leprosum* registrados em casa de vegetação por horário de coleta. Linhas verticais representam o desvio padrão.

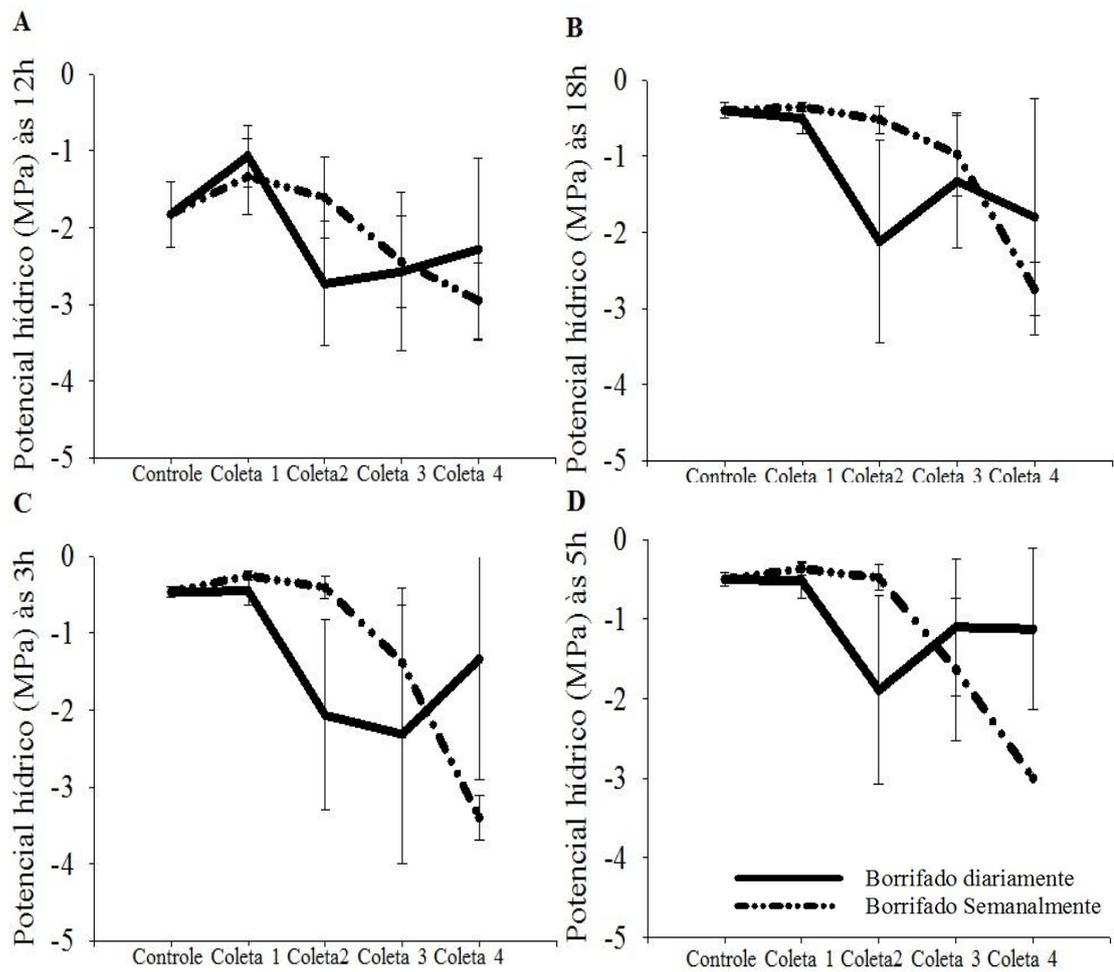


Figura 12. Potenciais hídricos foliares registrados para os indivíduos de *C. leprosum* dos tratamentos “Borrifado diariamente” e “Borrifado semanalmente” em casa de vegetação por horário de coleta. Linhas verticais representam o desvio padrão.

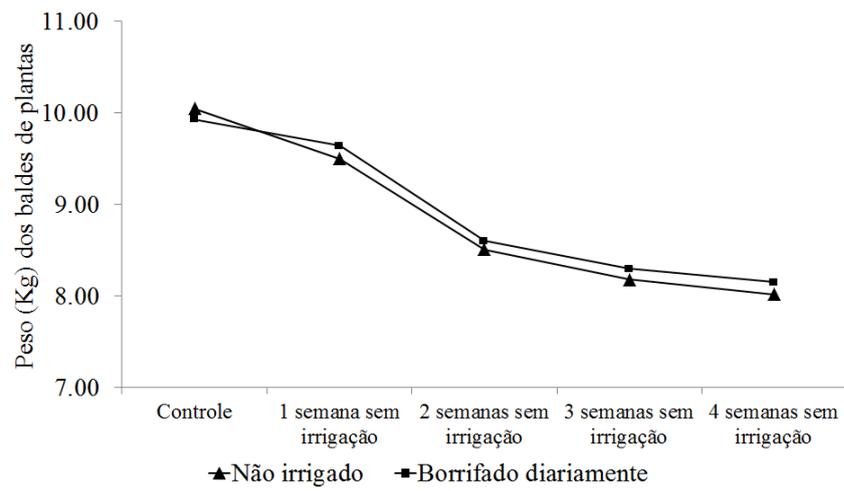


Figura 13. Peso (g) médio dos baldes dos indivíduos de *C. leprosum* dos tratamentos “Não irrigado” e “Borrifado diariamente” obtidos durante experimento na casa de vegetação. Linhas verticais representam intervalo de confiança. SSIR = Semana sem irrigação. NI = Não irrigado. BOR = Borrifado.

TABELAS

Tabela 1 – Morfometria das folhas de *C. leprosum* coletadas na Fazenda Experimental Vale do Curú – CE testadas através do teste Kruskal-Wallis (H) com $p < 0,05$ para verificar diferenças entre os períodos chuvoso e seco. Grau de liberdade = 1. N = total de medidas para cada parâmetro. Desvio padrão = DV

Parâmetros	N	Período chuvoso	Período seco	H	p
		Média±DP	Média±DP		
Mesofilo	288	14.98 ±2.31	15.97 ±3.17	6.865	0.009
Parênquima paliçádico	288	6.00 ±1.49	6.82 ±1.54	19.059	0.000
Epiderme abaxial	288	1.34 ±0.27	1.47 ±0.34	11.699	0.000
Lâmina foliar	288	18.59 ±2.64	19.39 ±3.27	4.559	0.032
Parênquima esponjoso	288	8.53 ±1.97	6.82 ±2.94	2.381	0.123
Epiderme adaxial	288	2.04 ±0.34	1.97 ±0.36	2.867	0.090
Porção captada dos tricomas	96	14.62 ±1.91	13.92 ±2.14	2.575	0.109
Altura dos tricomas	96	7.48 ±2.37	8.62 ±2.59	8.209	0.004
Espessura da nervura central	152	46.86 ±12.37	54.91 ±7.54	17.167	0.000
Largura da nervura central	152	74.17 ±15.61	77.59 ±16.82	1.391	0.238

Tabela 2 – Estatística-F para os efeitos de diferentes fatores sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_w) de *C. leprosum* em condições de campo testado através do Modelo Linear Generalizado (N = 429, $p < 0,05$). Grau de liberdade = 1.

Variável dependente	
Efeito	Ψ_w
Temperatura	60.031
Umidade do ar	143.687
Período	160.111

Tabela 3 – Estatística-F para os efeitos de diferentes fatores sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_w) de *C. leprosum* no experimento em casa de vegetação testado através do Modelo Linear Generalizado (N = 387, $p < 0,05$). G.L. = grau de liberdade. ns = não significativo.

Efeito	G.L.	Variável dependente
		Ψ_w
Temperatura	1	12.348
Umidade do ar	1	2.675 ^{ns}
Tratamento	2	18.956
Hora	3	3.987

Tabela 4 – Estatística-F para os efeitos de diferentes fatores sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_w) de *C. leprosum* no experimento em casa de vegetação apenas para os tratamentos “Borrifado Diariamente” e “Borrifado Semanalmente” testado através do Modelo Linear Generalizado (N = 210, $p < 0,05$). G.L. = grau de liberdade. ns = não significativo.

Efeito	G.L.	Variável dependente
		Ψ_w
Temperatura	1	14.157
Umidade do ar	1	0.175 ^{ns}
Tratamento	1	14.895
Hora	3	1.015 ^{ns}

Tabela 5 – Peso dos vasos dos tratamentos “Não irrigado” e “Borrifado diariamente” (N = 25, $p < 0,05$). G.L. = grau de liberdade.

Efeito	G.L.	F	P	F	P
		NI	NI	BOR	BOR
Intercepto	1	7717.415	0.000	5250.654	0.000
Período	4	15.937	0.000	10.300	0.000
Erro	20				

REFERÊNCIAS

- ABDULRAHAMAN, A. A.; OLADELE, F. A. Response of trichomes to water stress in two species of *Jatropha*. **Insight Botany**, v. 1, n. 2, p. 15-21, 2011.
- ADDICOTT, F. T. **Abscission**. Los Angeles: University of California Press. 1982, 369p.
- 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.
- AMORIM, I. L., SAMPAIO, E. V. S., ARAÚJO, E. L. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga do Seridó, RN. **Revista Árvore**, v. 33, p. 491-499, 2009.
- 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.
- BAGATTA, M.; PACIFICO, D. MANDOLINO, G. Evaluation of the Osmotic Adjustment response within the Genus Beta. **Journal of Sugar Beet Research**, v. 45, p. 119-133, 2008.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. *In*: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife:Universidade Federal de Pernambuco, p. 657-693, 2003.
- BATANOUNY, K. H. **Plants in the deserts of the middles east**. New York: Springer, 2000, 193p.
- 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, doi:10.1029/2008WR007484, 2010.
- BOEGER, M. R. T; GLUZEZAK, R. M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **IHERINGIA**, Série. Botânica, v. 61, n. 1-2, p. 73-82, 2006.
- BORCHERT, R.; MEYER, S. A.; FELGER, R. S.; PORTER-BOLLAND, L. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. **Global Ecology and Biogeography**. v. 13, p. 409–425, 2004.
- BORCHERT, R. Environmental control of vegetative phenology in tropical dry Forest trees. *In*: LARCHER, W. **Physiological plant ecology – Ecophysiology and stress physiology of functional groups**. 4ª ed. Berlin: Springer, Box 5.1, p. 337-340, 2003.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**. V. 34, n. 1, p. 27-39, 2002.

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.

BOURSCHEID, K. **Levantamento das bromeliaceae Juss. da Fazenda Acaraú, Bertioga, São Paulo**, 2008. 82f. Dissertação (Mestrado em Biologia vegetal) – Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2008.

BRESHEARS, D. D. *et al.* Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. **Ecology**, v. 89, n. 1, p. 41–47, 2008.

BRUBAKER, C. L.; LERSTEN, N. R. Paraveinal mesophyll: review and survey of the subtribe Erythrinae (Phaseoleae, Papilionoideae, Leguminosae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 196, p. 31-62, 1995.

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.

BURGESS, J. **Plant cell development** - An introduction to plant cell development. Cambridge University Press, 1985.

BURGHARDT, M; RIEDERER, M. Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 389, p. 1941-1949, 2003.

BURROWS, G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia. **International Journal of Plant Sciences**, v. 162, n. 2, p. 411-430, 2001.

CAMARGO, O. A. *et al.* Métodos de análise química, mineralógica e física de solos do Instituto Agronômico de Campinas. **Boletim técnico**, 106, rev. atual. Campinas, SP: Instituto Agronômico, 2009. 77 p.

CHAVES, L. H. G. *et al.* Propriedades químicas do solo aluvial da ilha de Assunção – Cabrobó (Pernambuco). **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 28, p. 431-437, 2004.

CLIFFORD, S.C. *et al.* Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 366, p. 131–138, 2002.

CRAWLEY, M. J. Generalized Linear Models. *In*: _____. **The R Book**. Inglaterra: John Wiley & Sons Ltd, 2007. cap. 13, p. 511-526.

DAWSON, T. E. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. **Oecologia**, v. 117, p. 476-485, 1998.

DICKISON, W. C. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DOMBROSKI, J. L. D., *et al.* Water relations of Caatinga trees in the dry season. **South African Journal of Botany**, v. 77, n. 2, p. 430-434, 2011.

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, 1984.

EHLERINGER, J. R.; BJÖRKMAN, O. Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. **Oecologia**, v. 36, p. 151-162, 1978.

EHLERINGER, J. R.; BJÖRKMAN, O.; MOONEY, H. A. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. **Science**, v. 192, p. 376-377, 1976.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Sistema Brasileiro de Classificação de Solo**. Rio de Janeiro: EMBRAPA-SPI, 2009. 412p.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1977. 550 p.

EVERT, R. F. **Esau's Plant anatomy** - meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. 3^a ed. California: John Wiley and Sons, 2006, 601p.

FAHMY, G. M. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. **Journal of Arid Environments**, v. 36, p. 499-525, 1997.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992, 178 p.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, v. 57, p. 631-637, 1986.

FOSKET, D. E. **Plant Growth and Development: A Molecular Approach**. Academic Press, New York, 1994.

FRISCHKORN, H.; SANTIAGO, M.F., 2000. Mechanisms of salinization in the North of Brazil. *in* LIEBEREI, R.; BIANCHI, H-K.; BOEHM, V.; REISDORFF, C. (Eds). **Neotropical Ecosystems, Proceedings of the German-Brazilian Workshop**, GKSS: Hamburg, pp. 497-503.

FUNCEME, **Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos**. Disponível em: <<http://www.funceme.br/index.php/areas/tempo/chuvas-diarias-municipios>>. Acesso em 05 fev. 2011.

GENERAL Linear Models (GLM). *In*: **Electronic Statistics Textbook**, Tulsa, OK: StatSoft, Inc. 2011. Disponível em: <<http://www.statsoft.com/textbook/>>. Acesso em: 20 dez. 2011.

GERLACH, D. **Botanische mikrotechnik**. Stuttgart: Georg Thiene Verlag, 1984.

GIBSON, A. C. Anatomy of photosynthetic old stems of nonsucculent dicotyledons from North American deserts. **Botanical Gazette**, v. 144, n. 3, p. 347-362, 1983.

GOUVRA, E. GRAMMATIKOPOULOS, G. Diurnal and seasonal trends of water relations in five co-occurring chasmophytic species. **Flora**, v. 202, P. 237-248, 2007.

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.

HEISE-PAVLOV, S.; HÜPPE, J. ; POTT, R. Revisiting factors affecting deciduousness in tropical rainforests at a study site in coastal lowland rainforest in NE Australia. **Phytocoenologia**, v. 38, n. 3, p. 213–219, 2008.

IBGE, 2010. **Mapa de Vegetação do Brasil**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília. Disponível em: ftp://ftp.ibge.gov.br/Cartas_e_Mapas/Mapas_Murais/biomas_pdf.zip2010. Acesso em 05 fev 2011.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill, 1940.

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

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

KEATES, S. E. *et al.* L-Ascorbic acid and L-galactos e are sources for oxalic acid and calcium oxalate in *Pistia stratiotes*. **Plant Systematics and Evolution**, v. 224, p. 83-96, 2000.

KERSTIENS, G. Cuticular water permeability and its physiological significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 305, p. 1813-1832, 1996.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press, 1995. 495p.

KOSTMAN, T. A. *et al.* Biosynthesis of L-ascorbic acid and conversion of carbons 1 and 2 of L-ascorbic acid to oxalic acid occurs within individual calcium oxalate crystal idioblasts. **Plant Physiology**, v. 125, p. 634–640, 2001.

KOZLOWSKI, T. T. **Water metabolism in plants**. New York: Harper & Row, Publishers, 1964, 227 p.

KUO-HUANG, L. L.; KU, M. S. B.; FRANCESCHI, V. R. Correlations between calcium oxalate crystals and photosynthetic activities in palisade cells of shade-adapted *Peperomia glabella*. **Botanical Studies**, v. 48, p. 155-164, 2007.

LAMBERS, H. CHAPIN III, F. S. PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. 2^a ed. New York: Springer, 2008.

LANSING, A. J.; FRANCESCHI, V. R. The paraveinal mesophyll: a specialized path for intermediary transfer of assimilates in legume leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 757-767, 2000.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology** – Ecophysiology and stress physiology of functional groups. 4^a ed. Berlin: Springer, 2003, 513p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos, RiMa, 2000, 529p.

LERSTEN, N. R.; HORNER, H. T. Calcium oxalate crystal types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (Rosaceae: Prunoideae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 224, p.83-96, 2000.

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.

LIMM, E. B. *et al.*, Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. **Oecologia**, v. 161, p. 449–459, 2009.

LOIOLA, M. I. B. *et al.* Flora da Paraíba, Brasil: Combretaceae. **Acta Botanica Brasílica**, v. 23, n. 2, p. 330-342, 2009.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras** – Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, v. 02, Nova Odessa, SP: Editora Plantarum, 1998, 385p.

MACHADO, I. C.; BARROS, L. M. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MAIA, G. N. **Caatinga árvores e arbustos e suas utilidades**. São Paulo: D&Z Computação Gráfica e Editora, 2004, 413p.

MANETAS, Y. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. **New Phytologist**, v. 158, p. 503-508, 2003.

MANTUANO, D. G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 2, p.209-215, 2006.

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.

MASTROBERTI A. A. & MARIATH J. E. A. Development of mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Protoplasma* v. 232, p.222-245, 2008.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1988.

MAYEKISO, B.; MAGWA, M. L.; COOPOOSAMY, R. The morphology and ultrastructure of glandular and non-glandular trichomes of *Pteronia incana* (Asteraceae). **African Journal of Plant Science**, v. 2, n. 7, p. 52-60, 2008.

MENEZES, N. L.; SILVA, D. C.; PINNA, G. F. A. M. Folha. In: APPEZZATO-DAGLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2003. p. 303-325.

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.; ALEGRE, L. Role of dew on the recovery of water-stresses *Melissa officinalis* L. plants. **Journal of plant physiology**, v. 154, p. 759-766, 1999.

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.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; BARBOSA, D. C. A.; MORAES, J. A. P. V. Trocas gasosas e relações hídricas em plantas jovens envasadas de três espécies da caatinga, submetidas à deficiência de água. **Phyton**, v. 62, n. 1-2, p. 37-46, 1998.

OHRUI, T *et al.* Foliar trichome- and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. **Planta**, v. 227, p. 47-56, 2007.

OLIVEIRA, R. S.; DAWSON, T. E.; BURGESS, S. S. O. Evidence for direct water absorption by the shoot of the desiccation-tolerant plant *Vellozia flavicans* in the savannas of central Brazil. **Journal of Tropical Ecolog**, v. 21, p.585-588, 2005.

OPARKA, K. J.; PRIOR, D. A. M. Movement of Lucifer Yellow CH in potato tuber storage tissues: A comparison of symplastic and apoplastic transport. **Planta**, v. 176, p. 533-540, 1988.

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. **Brazilian archives of Biology and Technology**, v.48, n. 1, p. 147-153, 2005.

PEREIRA, R. M. de A.; *et al.* Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. **Ciência Agrônômica**, v. 20, p. 11-20, 1989.

PRADO, D.E. As caatingas da América do Sul. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (Eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, 2003, pp. 3-73.

PRIOR, L. D.; EAMUS, D.; BOWMAN, D. M. J. S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. **Functional Ecology**, v. 17, p. 504-515, 2003.

PRIDGEON, A. M. Absorbing trichomes in Pleurothallidinae (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, v. 69, n. 6, p. 921-938, 1981.

QUI, Y. *et al.* Research progress on water uptake through foliage. **Acta Ecologica Sinica**, v. 30, p. 172-177, 2010.

REIS, N. V. B. dos. Construção de estufas para produção de hortaliças nas Regiões Norte, Nordeste e Centro-Oeste. **Embrapa Hortaliças** - Circular Técnica 38. Brasília - DF, DEZ, 2005.

REIS, A. C. S. Clima da Caatinga. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 48, n. 2, p. 325-335, 1976

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2ª ed. Âmbito Cultural Edições Ltda. 1997, 747p.

ROBICHAUX, R. H.; MORSE, S. R. Extracellular polysaccharide and leaf capacitance in an Hawaiian bog species, *Argyroxiphium grayanum* (Compositae-Madiinae). **American Journal of Botany**, v. 77, p. 134-138, 1990.

ROTONDI, A.; *et al.* Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **Journal of Mediterranean Ecology**, v. 4, n. 3-4, p. 25-35, 2003.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. *In*: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry tropical forest**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35-63.

SANDQUIST, D. R.; EHLERINGER, J. R. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. **New Phytologist**, v. 135, p. 635-644, 1997.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, n.3, p.287-294, 1998.

SCHULZE, E. D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K. **Plant ecology**. Heidelberg: Springer, 2005, 702p.

SCHWINNING, S.; EHLERINGER, J. R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 464-480, 2001.

SILVA, E. C. *et al.* Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia**, Série Botânica, v. 59, n. 2, p. 201-205, 2004.

SILVA, E. C. *et al.* Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botânica Brasileira**, v. 17, n. 2, p. 231-246, 2003.

SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C .P. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. **Current Science**, v. 89, p. 964-975, 2005.

STACE, C. A. The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the Combretaceae III. The genus *Combretum* in America. **Brittonia**, v. 21, p. 130-143, 1969.

STONE, E. C. The Ecological Importance of Dew. **The Quarterly Review of Biology**, v. 38, n. 4, p. 328-341, 1963.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2009, 820p.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S. I.; HANBA, Y. T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, v. 114, n. 1, p. 93-105, 2001.

TERASHIMA, I. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. **Photosynthesis Research**, v. 31, p. 195–212, 1992.

TILNEY, P. M. A contribution to the leaf and young stem anatomy of the Combretaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 138, n. 2, p. 163-196, 2002.

TROVÃO, D. M. de B. M. *et. al.* Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, n. 3, p. 307–311, 2007.

TROVÃO, D. M. de B. M. *et.al.* Avaliação do potencial hídrico de espécies da Caatinga sob diferentes níveis de umidade no solo. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 4, n. 2, p. 1-7, 2004.

VAADIA, Y.; WAISEL, Y. Water absorption by the aerial organs of plants. **Physiologia Plantarum**, v. 16, p. 44-51, 1963.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991, 124 p.

VENTRELLA, M. C.; MARINHO, C. R. Morphology and histochemistry of glandular trichomes of *Cordia verbenacea* DC. (Boraginaceae) leaves. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, p. 457-467, 2008.

WIDHOLZER, C. F. N. **Bases anatômicas do transporte de água e solutos através da epiderme foliar: Estudo de *Sophronitis cernua* Ldl. (Orchidaceae)**. 2005. 160f. Tese (Doutorado em Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

WILSON, P. J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J. G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist**, v. 143, p. 155-162, 1999.

WILLATS, W. G. T. *et al.* Pectin: cell biology and prospects for functional analysis. **Plant Molecular Biology**, v. 47, p. 9-27, 2001.

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

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 4^a ed. Estados Unidos: Prentice-Hall, 1999, 920p.

ZIMMERMANN, D., *et al.* Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. **Protoplasma**, v. 232, p. 11-34, 2007.