

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL – PPGBV

JOÃO ANTÔNIO DE ALMEIDA GRANJA

**ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DE *Croton blanchetianus* Bail EM
CONDIÇÕES DE SEMIÁRIDO PERNAMBUCANO**

Recife, Fevereiro de 2013

JOÃO ANTÔNIO DE ALMEIDA GRANJA

**ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DE *Croton blanchetianus* Bail. EM
CONDIÇÕES DE SEMIÁRIDO PERNAMBUCANO**

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

Recife, Fevereiro de 2013

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

G757a Granja, João Antônio de Almeida

Adaptações morfofisiológicas de *Croton blanchetianus* Bail em condições de semiárido pernambucano / João Antônio de Almeida Granja. – Recife: O Autor, 2013.

68 f. : il.

Orientador: Marcelo Francisco Pompelli
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Ciências Biológicas. Pós-graduação em Biologia Vegetal, 2013.
Inclui bibliografia

1. Euphorbiaceae 2. Croton (Botânica) 3. Caatinga I. Pompelli, Marcelo Francisco (orientador) II. Título.

583.69

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2013-082

JOÃO ANTÔNIO DE ALMEIDA GRANJA

ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DE *Croton
blanchetianus* Bail. EM CONDIÇÕES DE SEMIÁRIDO
PERNAMBUCANO

BANCA EXAMINADORA

Dr. Marcelo Francisco Pompelli (Orientador) UFPE

Dr. Werner Camargo Antunes – U. E. Maringá

Dr. José Romualdo de Sousa e Lima - UFRPE

Recife – PE
2013

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a minha família, especialmente meu pai e minha mãe, pelo apoio e incentivo em todos os aspectos, o que foi fundamental para conclusão dessa jornada. Sem eles nada disso e muito mais não seria possível.

Ao meu orientador Prof. Marcelo Francisco Pompelli, por todo apoio, paciência e confiança que foi desprendida durante toda essa importante fase da minha vida.

A todas as pessoas que fazem parte do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, não só pelo conhecimento técnico e acadêmico passados, mas também pelos momentos de descontração e brincadeiras que permeavam esse cotidiano. Com isso foi muito mais fácil ultrapassar as adversidades que por vezes apareciam no caminho.

Ao Prof. Rômulo Menezes, Prof. Jean Pierre, Prof. José Romualdo e demais componentes do Projeto: *Impactos de mudanças climáticas sobre a cobertura e uso da terra em Pernambuco: geração e disponibilização de informações para o subsídio a políticas públicas*, por todo apoio no que diz respeito ao fornecimento de subsídios financeiros e intelectuais para a realização do trabalho de campo desenvolvido nesse estudo.

Ao Prof. Antônio de Pádua, proprietário da Fazenda Riacho do Papagaio, pela pronta disponibilização da área experimental, onde foi desenvolvido o componente de campo desse presente trabalho.

A Bety Shiue de Hsie pelo apoio dado em todos os aspectos no decorrer desse trabalho, e dessa maneira, ela se tornou uma das pessoas mais importantes da minha vida.

A FACEPE pelo apoio financeiro durante esses 24 meses de curso

Ao Programa de Pós – Graduação em Biologia Vegetal

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -: Características climáticas. Precipitação total e temperaturas médias mensais (A); radiação global na superfície da planta (B); taxa atual de evapotranspiração (C); balanço hídrico do solo (D) de abril de 2011 a março de 2012. Diferenças significativas entre os meses são representados através de letras minúsculas ($P \leq 0,01$, teste de Newman Keuls) Os valores representam a média (\pm SD). Fonte: Agritempo (2012)..... 53

Figura 2 - Fotossíntese líquida, P_N (A), condutância estomática, g_s (B) eficiência do uso da água (C), razão C_i/C_a (D), radiação fotossinteticamente ativa PAR (E), déficit de pressão de vapor DPV (F), transpiração (G) e temperatura foliar T_f (H) medidas em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail. crescidas em campo, expostas a condições de plena incidência luminosa (barras brancas) e sombreamento natural (barras pretas). Essas medidas foram realizadas entre 08:00 e 09:00 h de abril de 2011 a março de 2012. Diferenças significativas entre os meses são representados através de diferentes letras minúsculas ($P \leq 0,01$, teste Newman – Keuls) e diferenças significativas entre condições de luminosidade entre os mesmos meses são representados através de asteriscos (*) (teste t; $p \leq 0,05$). Os valores representam a média (\pm SE), $n = 10$)..... 54

Figura 3 - Carboidratos totais (A), amido (B) proteínas solúveis (C) e aminoácidos (D) medidos em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail. crescidas em campo submetidas a pleno sol (Barras brancas) sombreamento natural (Barras pretas). Essas medidas foram feitas entre 08:00 e 09:00 h em seis diferentes meses. Os valores representam a média (\pm SE). $N=10$. Para mais detalhes ver Fig. 2.....55

Figura 4 – Peróxido de Hidrogênio H_2O_2 (A), Aldeído Malônico MDA (B), Prolina (C) e Glutamina sintetase GS (D) medidos em folhas de *Cróton blanchetianus* Bail, crescidas a pleno sol (Barras brancas) ou sob sombreamento natural (Barras pretas). Essas medidas

foram realizadas entre 08:00 e 09:00h em seis diferentes meses. Os valores representam a média (\pm SE) n = 10. Para mais detalhes ver Figura 2.....56

Figura 5 - Taxa de isótopos de carbono (A), isótopos de nitrogênio (B), proteínas totais (C), nitrogênio foliar total (D), carbono foliar total (E), razão carbono/nitrogênio (F) medidas em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail expostas a pleno sol (barras brancas) e sombreamento natural (barras pretas). Essas medidas foram feitas entre 08:00 e 09:00 em seis diferentes meses. Os valores representam a média (\pm SE). N=5. Para mais detalhes ver figura 2.....57

Figura 6 - Figura 6: Diagrama ilustrado da morfologia foliar de *Croton blanchetianus* durante a estação chuvosa (A, B) ou durante a estação seca (C, D), em plantas cultivadas a pleno sol(A, C) ou sombreamento natural (< 70%). Verificar o desvio do padrão de nervação com a diminuição da área foliar. Barras 1 cm.....58

Figura 7 - Figura 7: Área foliar unitária (A) e área foliar específica (B) medidas em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail expostas a pleno sol (barras brancas) e sombreamento natural (barras pretas). Folhas coletadas em quatro diferentes meses. Diferença entre os ambientes de luz estão representadas com (*)......59

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

| | |
|------------------------------------|--|
| CO ₂ | Dióxido de Carbono |
| EROs | Espécies Reativas de Oxigênio |
| NADPH | Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato |
| ATP | Adenosina trifosfato |
| NADP ⁺ | Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato |
| O ₂ ⁻ | Superóxido |
| OH ⁺ | Radical Hidroxila |
| H ₂ O ₂ | Peróxido de Hidrogênio |
| MDA | Aldeído Malônico |
| <i>P_N</i> | Taxa de Assimilação Líquida de CO ₂ |
| <i>g_s</i> | Condutância estomática |
| <i>E</i> | Transpiração |
| EUA | Eficiência do Uso da Água |
| <i>C_i/C_a</i> | Razão entre a concentração interna e ambiente de CO ₂ |
| δ ¹³ C | Isótopos de Carbono 13 |
| δ ¹⁵ N | Isótopos de Nitrogênio 15 |
| ¹³ C | Carbono 13 |
| ¹² C | Carbono 12 |
| DPV | Déficit de Pressão de Vapor |
| T _F | Temperatura foliar |
| IRGA | Analizador de Gases a Infravermelho |
| PAR | Radiação Fotossinteticamente Ativa |
| MS | Matéria Seca |
| AFE | Área Foliar Específica |

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| LISTA DE ILUSTRAÇÕES..... | 3 |
| LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS..... | 5 |
| 1. APRESENTAÇÃO..... | 9 |
| 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA..... | 11 |
| 2.1. O agreste..... | 11 |
| 2.2. Antropização do semiárido..... | 11 |
| 2.3 Mecanismos de tolerância à seca..... | 13 |
| 2.4. Isótopos de carbono e nitrogênio..... | 15 |
| 2.5. <i>Croton blanchetianus</i> Bail..... | 17 |
| Referências..... | 19 |
| MANUSCRITO..... | 26 |
| Resumo..... | 27 |
| Abstract..... | 28 |
| Introdução..... | 29 |
| Materiais e Métodos..... | 31 |
| Resultados..... | 33 |
| Discussão..... | 40 |
| Figura 1..... | 47 |
| Figura 2..... | 48 |
| Figura 3..... | 49 |
| Figura 4..... | 49 |
| Figura 5..... | 50 |
| Figura 6..... | 51 |
| Figura 7..... | 52 |
| Lista de figuras..... | 53 |
| Tabela 1..... | 55 |
| Referências Bibliográficas..... | 56 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 66 |

| | |
|---------------|----|
| RESUMO..... | 67 |
| ABSTRACT..... | 68 |

APRESENTAÇÃO

As plantas são frequentemente expostas as mais diversas variações do ambiente. Além da interferência antrópica no meio, as plantas se deparam com as variações naturais dos parâmetros ambientais, conhecida como sazonalidade, que consiste nas mudanças nos fatores ambientais ao longo das estações, (LIMA, OLIVEIRA *et al.*, 2002; MACHADO, CARVALHO *et al.*, 2008; SANTOS, E.L. *et al.*, 2008). Esta sazonalidade pode ser bem observada nas regiões de climas semiáridos (EHLERINGER, PHILLIPS *et al.*, 1992; BULLOCK, MOONEY *et al.*, 1995; SANTOS, VERÍSSIMO *et al.*, 2013), onde se nota uma razoável variação nos fatores ambientais (precipitação, luminosidade, umidade relativa do ar), ao longo do ano, caracterizando-se, muitas vezes como um ano com apenas duas grandes estações: seca e chuvosa. É conhecido que as variações sazonais alteram o metabolismo vegetal, alterando as vias biossintéticas de compostos necessários a sua sobrevivência (MONTEIRO, ALBUQUERQUE *et al.*, 2006).

As regiões de agreste podem ser consideradas como regiões de transição entre as áreas de florestas úmidas e as regiões mais secas (sertões). Apesar de possuírem características mais amenas que as regiões secas (*i.e.*, solos mais profundos, pluviosidade mais regular) (ANDRADE E LIMA, 2007), sua vegetação atende aos requisitos que podem defini-la como vegetação de Caatinga (LEAL, TABARELLI *et al.*, 2003) Como mecanismo de tolerância às variações climáticas, em especial na estação seca, a planta pode desenvolver uma série de estratégias de adaptação, *e.g.*, redução na área foliar, abscisão foliar na época mais seca, ciclo de vida rápido, regulação do movimento estomático, por vezes levando ao fechamento estomático, mesmo que isso limite a aquisição de CO₂ atmosférico, reduzindo a concentração de CO₂ nos espaços intercelulares na folha (SANTOS, RIBEIRO *et al.*, 2006) e uma redução na taxa de assimilação de CO₂ e uma possível indução na formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (FOYER, NOCTOR *et al.*, 2000). Por serem fortemente reativas, as EROs atacam outras moléculas e estruturas celulares e comprometendo todo o metabolismo celular, fato que pode levar a morte da célula, caso não seja dissipado esse excesso de energia acumulada nas EROs.

Além das variações naturais, as regiões do semiárido apresentam um alto grau de antropização, que pode ser evidenciado pela presença de áreas com alto risco de desertificação. Além disso, muitas dessas regiões apresentam graves intervenções

antrópicas, *i.e.*, condições de sobrepastejo e retirada de lenha. Aliado a isso, as práticas do modelo de cultivo da agricultura itinerante juntamente com as queimadas e a invasão por espécies exóticas apenas confirmam a situação crítica pela qual esse ecossistema está passando (ADAMS, 2000; SAMPAIO, ARAÚJO *et al.*, 2005; ANDRADE LIMA, 2007). Nesse contexto insere-se *Croton blanchetianus* Bail. conhecida popularmente como marmeleiro preto. *C. blanchetianus* é um arbusto muito comum na região nordeste do Brasil, sendo uma espécie amplamente dispersa, formando densas populações (Mcchesney & Clark, 1991). Por ser adaptada às condições drásticas do ambiente, essa espécie é vista como de extrema importância para a manutenção do balanço ecológico da região. Em virtude disso, e por ser uma espécie de fácil propagação e rápido crescimento, devido, em partes, ao seu hábito pioneiro, *C. blanchetianus* pode ser considerada como uma planta importante nos estudos das relações hídricas em plantas lenhosas, quando submetidas ao déficit hídrico.

A adaptação das plantas as condições variáveis, caracterizadas pela sazonalidade, se torna muito importante para se estudar o grau de acoplamento das espécies ao ambiente em que estão inseridas. Esses estudos devem se conduzir da maneira mais integrada possível, tentando aliar parâmetros fisiológicos com ferramentas de análise da morfologia foliar. Todos esses parâmetros foram verificados ao longo de um ano de estudo, e assim se procurou analisar as adaptações morfofisiológicas de se *Croton blanchetianus* Bail para verificar o grau de acoplamento dessa planta com seu ambiente.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

O Agreste

O agreste pode ser definido como uma microregião que compreende a zona de transição, situada entre o litoral úmido e o sertão semiárido, abrangendo áreas planas e superfícies elevadas da porção oriental do planalto da Borborema, onde se vê a transição entre os brejos úmidos e o sertão das Caatingas (PEREIRA, ANDRADE *ET AL.*, 2001; LIMA, OLIVEIRA *ET AL.*, 2002). Há, entretanto, trechos quase tão úmidos como no litoral e outros tão secos como no sertão (ANDRADE-LIMA, 1989; LINS, 1989). Assim, a vegetação do agreste atende aos requisitos que o caracterizam como Caatinga (LEAL, TABARELLI *et al.*, 2003), *i.e.*, presença de espécies decíduas em grande número providas de espinhos e abundância de Cactáceas e Bromeliáceas. Além disso, muitas das espécies que estão presentes no sertão se encontram também, em larga escala, no agreste (ANDRADE LIMA, 2007). Não obstante, nessa região a vegetação é, via de regra, mais densa que a do sertão, o solo geralmente mais profundo e a pluviosidade mais regular e elevada (ANDRADE LIMA, 2007).

Antropização do Semiárido

Os ecossistemas das regiões semiáridas brasileiras abrangem em torno de 20 grandes unidades de paisagens, que englobam cerca de 170 unidades geoambientais (SÁ, RICÉ *et al.*, 2004). Baseando-se nas interações entre solo e vegetação, essa imensa região pode ser dividida em diversas zonas: (i) domínio de vegetação hiperxerófila; (ii) domínio de vegetação hipoxerófila; (iii) ilhas úmidas; (iv) agreste e (v) áreas de transição (CÂNDIDO, ARAÚJO *et al.*, 2005). É sabido que, independente do zoneamento, esses ecossistemas encontram-se alterados de maneira significativa. Cerca de 80% dos ecossistemas originais se encontram atualmente degradados ou em processo de degradação (MOREIRA, MARACAJÁ *et al.*, 2007) As queimadas e o desmatamento continuam sendo práticas corriqueiras no preparo da terra para a agropecuária (SAMPAIO, ARAÚJO *et al.*, 2003) que além de destruir a cobertura vegetal, prejudicam a manutenção de populações da fauna silvestre e o equilíbrio do clima e do solo (SAMPAIO, ARAÚJO *et al.*, 2003). Esses impactos antrópicos geralmente levam a degradação da vegetação nativa e dos recursos naturais, podendo causar sérios danos a estes ecossistemas, ou mesmo a desertificação (SOUSA, TEIXEIRA *et al.*, 2010). Toda a região do semiárido brasileiro se caracteriza por precipitações anuais baixas e muito variáveis, além de altas taxas de evapotranspiração (SOUSA, TEIXEIRA *et al.*, 2010).

Portanto, essas características naturais, combinadas com as atividades antrópicas desenvolvidas nessas regiões, têm aumentado o risco de desertificação. Entre estas atividades se destaca a agropecuária, atividade desenvolvida com nível tecnológico precário, o que acarreta a contínua degradação ambiental; muitas vezes lenta e insidiosa, acumulada em centenas de anos de exploração inadequada (SAMPAIO, ARAÚJO *et al.*, 2003). Parte considerável da vegetação das regiões semiáridas foi derrubada para produção de lenha e para o cultivo da agricultura itinerante. Em ambos os casos, após alguns anos de exploração, a área é abandonada a sua própria sorte, causando grandes “ilhas” de fragmentos de Caatinga (SAMPAIO, ARAÚJO *et al.*, 1998). Esse método de cultivo preza pela rotação dos solos e não de culturas, sendo o fogo um elemento muito importante nesse sistema (ADAMS, 2000). Outra pressão comumente imposta às sub-regiões do semiárido é o cultivo de pastagens; prática realizada na busca do aumento da disponibilidade de alimentos para os animais. Os prejuízos ambientais dessa prática se iniciam com o desmatamento e a substituição da vegetação nativa por outra cultivada, com porte e ciclo agroecológico totalmente distinto (SAMPAIO, ARAÚJO *et al.*, 2003). Em condições de superpastejo, ovinos e caprinos podem induzir mudanças substanciais na florística da região, quer pelo anelamento dos troncos das árvores e arbustos, causando-lhes a morte, quer pelo consumo das plântulas impedindo a renovação do estoque de espécies lenhosas (FILHO E CRISPIM, 2002).

Outra problemática nessas regiões de semiárido é a fragmentação da vegetação, que resulta na diminuição do tamanho das populações, bem como na perda de habitat e alterações nas interações ecológicas entre as espécies, resultando em mudanças na dinâmica das comunidades vegetais (CHAGAS, GALVÍNCIO *et al.*, 2008). Aliado a isso, as ações antrópicas favorecem a formação de crostas nos solos, fenômeno que influencia a partição da água que chega a superfície do solo, afetando o balanço hídrico de solos em muitas regiões tropicais e subtropicais (SOUZA, ANTONINO *et al.*, 2007). Essas crostas são responsáveis pela diminuição da infiltração da água no solo e pelo aumento do escoamento superficial das águas provenientes das chuvas e irrigação o que pode potencializar os processos erosivos (SOUZA, ANTONINO *et al.*, 2007) Contudo, o uso inadequado dos recursos naturais contribui para a degradação dos ambientes naturais, sendo frequente o aparecimento de áreas degradadas, facilitando assim o processo de desertificação (SOUZA, BARBOSA *et al.*, 2007).

Ademais, as áreas com maior risco de desertificação, devido ao alto grau de degradação do ambiente, encontram-se basicamente no semiárido brasileiro, no

domínio da Caatinga (BRASIL, 2006). Devido a esse fato, torna-se cada vez mais importante o estudo de espécies que possam contribuir com a recuperação desse ecossistema tão afetado pelas atividades antrópicas.

Mecanismos de tolerância à seca

Em geral, mudanças nos fatores ambientais ao longo das estações envolvendo variações na incidência luminosa, temperatura, umidade do ar, precipitação e disponibilidade de água no solo restringem a assimilação de CO₂ das plantas em geral (CHAVES, M. E OLIVEIRA, M., 2004; MOYA, 2004; CRUZ, LEITE *et al.*, 2008; POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010). Essas variações afetam as trocas gasosas, metabolismo de carboidratos, afetando assim, o desenvolvimento da planta como um todo (LIMA *et al.*, 2002). Fatores climáticos e a interação entre espécies, especialmente nas regiões tropicais, estão frequentemente associados com a sazonalidade (ACKERLY, 2004; LIMA E RODAL, 2010; CRAVEN, DENT *ET AL.*, 2011; LU, CHACKO *et al.*, 2012; SANTOS, VERISSIMO *et al.*, 2013). A variação sazonal nas taxas fotossintéticas e da condutância estomática, por exemplo, estão correlacionadas principalmente com as condições de déficit de pressão de vapor, temperatura do ar, precipitação e principalmente umidade do solo, que são características de cada estação do ano (Machado, Lopes *et al.*, 2006).

O tipo de vegetação que se desenvolve nessas regiões áridas e semiáridas em geral apresentam estratégias peculiares como caducifolia na época mais seca e diversas adaptações em nível anatômico e morfológico (SOUZA, MAGALHÃES *et al.*, 2010), *i.e.*, modificações de forma ou de tamanho da folha, senescência, alterações no sistema radicular (SANTOS E CARLESSO, 1998). As plantas quando são submetidas a escassez de água no solo, aclimatam-se por meio de complexas estratégias, *e.g.*, mecanismos de “escape da seca”, com ciclo de vida rápido, mecanismos de “evitação da seca”, com a redução das taxas de transpiração e condutância estomática, bem como os mecanismos de tolerância à seca, com a manutenção do turgor dos tecidos através do ajustamento osmótico (IZANLOO, CONDON *et al.*, 2008). Entretanto, uma das principais estratégias de sobrevivência em regiões com precipitação irregular é a alta eficiência do uso da água em períodos de escassez de chuvas (MANSUR E BARBOSA, 2000). De qualquer modo, espécies adaptadas devem apresentar um sistema de fotoproteção mais robusto, de modo a não alterarem as taxas fotossintéticas mesmo sob condições estressantes, ou ainda, recuperar-se rapidamente após um período crítico de

déficit hídrico aliado ou não às altas irradiâncias. Deve apresentar, portanto, um eficiente controle estomático, capaz de controlar a perda de água nos momentos mais críticos, porém responder eficientemente a qualquer alteração positiva na umidade relativa do ar, com respostas benéficas sobre a fotossíntese (DAMATTA, 2003).

É bem descrito que a fotossíntese é o processo fisiológico mais sensível ao déficit hídrico (DAMATTA, LOOS *et al.*, 2002; CHAVES, M. M. e OLIVEIRA, M. M., 2004; PRAXEDES, DAMATTA *et al.*, 2005; , 2006; GUERFEL, OUNI *et al.*, 2009; POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010; LU, CHACKO *et al.*, 2012), e alterações nesse processo pode desempenhar um importante papel estratégico na adaptação da planta a este estresse. E espécies da família das euforbiáceas, apresentam um rigoroso controle estomático (POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010), como uma estratégia comum entre as espécies para prevenir a perda de água por transpiração (EL-SHARKAWY, 2007). Esse é o primeiro passo para o desenvolvimento de uma alta eficiência do uso da água; uma das principais características para a sobrevivência em ambientes com disponibilidade hídrica restrita (KRAMER E BOYER, 1995). Dessa maneira a planta reduz a sua taxa transpiratória, evitando assim o dessecamento (CHAVES, 2002). Entretanto, isso pode diminuir a perda de calor latente de evaporação e elevar muito a temperatura foliar (SCHULZE, LANGE *et al.*, 1975; DAY, 2000; SILVA, DAMATTA *et al.*, 2004; NIINEMETS, KULL *et al.*, 2005; CAMPOS, HSIE *et al.*, 2012). A utilização dessa estratégia também reduz o suprimento de CO₂ para os cloroplastos, reduzindo assim as taxas líquidas de assimilação de CO₂, *i.e.*, fotossíntese (EAMUS E PRIOR, 2001), de modo que a planta tende a aumentar suas taxas fotorespiratórias (POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010; POMPELLI, MARTINS *et al.*, 2010).

Na grande maioria das plantas lenhosas, o déficit hídrico induz ao fechamento estomático (KRAMER E KOSLOWSKI, 1989), que diminui a concentração intracelular de CO₂, levando a uma supressão das reações de carboxilação catalisadas pela rubisco (ULZIDAY *et. al.*, 2010). Reduções nas taxas fotossintéticas podem ocasionar, em última instância, um aumento excessivo de substâncias redutoras no sistema, através da diminuição do consumo de NADPH e ATP no ciclo de Calvin, reduzindo a disponibilidade de NADP⁺ (UZILDAY, TURKAN *et al.*, 2012) e levando a geração de espécies reativas e oxigênio (EROs), como superóxido (O₂^{•-}), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), e radical hidroxila (OH[•]) (FOYER, NOCTOR *et al.*, 2000). Essas moléculas causam danos a estruturas celulares como proteínas, lipídios, ácidos nucleicos e

carboidratos, podendo, em última instância, acarretar a morte celular (UZILDAY, TURKAN *et al.*, 2012). O H_2O_2 é uma das principais EROs formadas durante a sobreexcitação do aparato fotossintético. Pode causar a peroxidação dos lipídios das membranas e a liberação de aldeído malônico (MDA) nas células (POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010), além de provocar a degradação de proteínas, alterações no DNA e provável morte celular (LEI, YINA *et al.*, 2006). Não obstante, sob condições de déficit hídrico, as plantas apresentam algumas alterações metabólicas como: diminuição da concentração dos pigmentos fotossintéticos (EAMUS E PRIOR, 2001; CHAVES, 2002; POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010; Arcoverde, Rodrigues *et al.*, 2011); alteração do pool de carboidratos (CHIMENTI, PEARSON *et al.*, 2002), aumento no pool de carotenóides (EAMUS E PRIOR, 2001; CHAVES, 2002; POMPELLI, BARATA-LUÍS *et al.*, 2010), além de danos às membranas dos tilacóides (ALEXIEVA, SERGIEV *et al.*, 2001).

Isótopos de carbono e nitrogênio

Além dos mecanismos de adaptação à seca descritos anteriormente, EHLERINGER, LIN *et al.*, (1987), afirmam que o conteúdo de nutrientes no solo afeta diretamente a capacidade fotossintética, e essa relação se dá de maneira mais forte com o nitrogênio do que com os demais nutrientes da planta, talvez pela sua grande participação dentro da célula, na forma de proteínas e aminoácidos ou mesmo como integrante da molécula da clorofila (~6%). Não é de hoje que o nitrogênio é considerado como um elemento crucial no processo de aclimação, tanto em plantas sujeitas ao déficit hídrico (SINGH, PALEG *et al.*, 1973; DAMATTA, LOOS *et al.*, 2002; SANEOKA, MOGHAIEB *et al.*, 2004; Funk, Jones *et al.*, 2007; LIU, ZHOU *et al.*, 2008), a estresses luminosos (FAHL, CARELLI *et al.*, 1994a; 1994b; RAMALHO, PONS *et al.*, 1997; RAMALHO, CAMPOS *et al.*, 1998; BUNGARD, RUBAN *et al.*, 1999; RAMALHO, CAMPOS *et al.*, 1999; RAMALHO, PONS *et al.*, 2000; EVANS e POORTER, 2001; POMPELLI, MARTINS *et al.*, 2010), aliados ou não aos efeitos de frio (LARCHER e NEUNER, 1989; RAMALHO, QUARTIN *et al.*, 2003; BRAVO, SAAVEDRA-MELLA *et al.*, 2007; POMPELLI, MARTINS *et al.*, 2010). O teor de nitrogênio foliar há muito tempo é usado como indicador do status nutricional da planta (NARDOTO, OMETTO *et al.*, 2008). Geralmente em ambientes mais sombreados, quando o solo se encontra mais protegido do efeito de lixiviação ocasionado pelas chuvas, o conteúdo de nitrogênio do solo, principalmente nas camadas mais

superficiais, é maior do que o de áreas mais expostas (Rasmussen, 1998). Conseqüentemente o teor de nitrogênio foliar nas plantas dessa área tende a ser maior (WARREN e ADAMS, 2004).

A maneira pela qual o nitrogênio se torna disponível para as plantas, pode ser facilmente estudada através do ciclo do nitrogênio, ou mesmo após análise de isótopos de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) (NARDOTO, OMETTO *et al.*, 2008). Através do padrão de $\delta^{15}\text{N}$, pode-se inferir sobre a dinâmica do nitrogênio na planta (HOBBIE E COLPAERT, 2002). É conhecido que a eficiência do uso de nitrogênio é de difícil mensuração (EHLERINGER, LIN *et al.*, 1987), porém se o valor médio da concentração de CO_2 intercelular for conhecida, poder-se-ia prover uma comparação mais adequada entre a eficiência do uso do nitrogênio e a eficiência do uso da água (EHLERINGER, LIN *et al.*, 1987). Neste sentido, o estudo dos isótopos de carbono e nitrogênio poderia fornecer ferramentas para essa comparação.

Inicialmente, a razão isotópica de carbono foi utilizada para se estudar as diferentes vias fotossintéticas; entretanto, esses estudos têm abordado a eficiência do uso da água, principalmente em plantas C_3 (FARQUHAR, EHLERINGER *et al.*, 1989). Além disso, a relação entre os isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) fornece meios para elucidar as vias fotossintéticas entre diferentes espécies, além de verificar as relações entre essas vias fotossintéticas com o ambiente (EHLERINGER, LIN *et al.*, 1987). A composição isotópica do carbono pode fornecer, ainda, informações sobre o ciclo do carbono e fornecer avaliações sobre o papel das limitações estomáticas e não estomáticas na atividade fotossintética (EHLERINGER, PHILLIPS *et al.*, 1992). A composição isotópica de carbono na folha é, pelo menos em parte, determinada pelas condições das vias fotossintéticas atreladas às restrições das trocas gasosas, isso associado com as condições ambientais, disponibilidade de nutrientes e até certo ponto, dependente da história de vida da planta (OMETTO, EHLERINGER *et al.*, 2006). Mesmo que a discriminação isotópica do carbono possa ser aferida de maneira indireta, através da razão C_i/C_a , a medição direta torna-se mais vantajosa porque a partir dela temos um indicador *over time* do metabolismo vegetal (EHLERINGER, WHITE *et al.*, 1990; SMEDLEY, DAWSON *et al.*, 1991).

A utilização da análise dos isótopos estáveis do material vegetal pode proporcionar importantes informações sobre a ecologia e dinâmica da população e sua interação com o ambiente circundante (OMETTO, EHLERINGER *et al.*, 2006). Comumente plantas localizadas em ambientes mais protegidos, *e.g.*, locais mais

sombreados, com o dossel da vegetação mais denso, tendem a apresentar uma menor $\delta^{13}\text{C}$, portanto valores mais negativos (OMETTO, EHLERINGER *et al.*, 2006). Uma maior $\delta^{13}\text{C}$, por outro lado, representa menor discriminação pela planta dos isótopos de carbono, o que sugere que a planta deve ter fechado seus estômatos para reduzir a perda de água, evitando assim a desidratação dos seus tecidos; conseqüentemente menos carbono foi incorporado fotossinteticamente (FARQUHAR, EHLERINGER *et al.*, 1989). Tal fato é mais comumente reportado em plantas de ambientes mais expostos ao sol e submetidos a déficit hídrico (EHLERINGER, PHILLIPS *et al.*, 1992).

2.3. *Croton blanchetianus* Bail

O gênero *Croton*, o segundo maior da família *Euphorbiaceae*, inclui aproximadamente 1000 espécies, das quais algumas são conhecidas como fonte de diterpenos (Brito, 2010); biossintetizados nos plastídios, com grande função biológica (Gershenzon e Engelberth, 2010); *e.g.*, taxol, utilizado no tratamento do câncer de mama (Tran, Gillet *et al.*, 2009), o esteviosídeo (Lemus-Mondaca, Vega-Gálvez *et al.*, 2012), utilizado como edulcorante, além de fontes de vitamina E e vitamina K (Samuelsson e Bohlin, 2010). *Croton blanchetianus* Bail popularmente conhecida como marmeleiro preto, é um arbusto muito comum na região nordeste do Brasil, sendo uma espécie amplamente dispersa, formando densas populações. Adaptada as variáveis condições climáticas da região, é uma espécie que desempenha importante papel no equilíbrio ecológico do sistema (Mcchesney, Clark *et al.*, 1991). Cresce de forma silvestre do Piauí até Minas Gerais, ocupando áreas desmatadas e formando grandes conjuntos relativamente homogêneos na Caatinga. Como espécie nativa, está entre as mais distribuídas no semiárido nordestino (Mcchesney, Clark *et al.*, 1991). Originalmente, apresenta-se como um arbusto de porte variável com até 6 m de altura, ramoso, com folhas simples, elíptico-ovaladas, pilosas, com aroma que lembra o óleo de pinho, providas de estípulas grandes, especialmente nos ramos jovens. As flores são pequenas, esbranquiçadas, em espigas terminais. O fruto apresenta cápsula de deiscência explosiva, com sementes oleaginosas e brilhantes. É amplamente conhecida pelo sertanejo, que a utiliza especialmente para produção de lenha e construção de pequenos cercados para abrigar animais (Santana, 2009).

C. blanchetianus Bail é comumente considerado como uma espécie invasora de Caatingas antropizadas, pois produz grande quantidade de sementes, de forma que sua

dispersão se dá de forma fácil, tanto no momento da deiscência dos frutos, quanto posteriormente, através de vetores biológicos (Pereira, Andrade *et al.*, 2001). Dados agronômicos indicam que *C. blanchetianus* por invadir pastagens e lavouras abandonadas, pode se tornar uma planta “praga”, devido ao seu grande poder reprodutivo e baixo potencial para forrageio (Carvalho, Araújo Filho *et al.*, 1998); entretanto, esse conceito não é compartilhado pelos ecologistas em geral, uma vez que raramente é encontrada em condições de Caatinga protegida, *i.e.*, não antropizada (Santana, 2009). Tais características da espécie são muito importantes em termos de recuperação de áreas degradadas, já que ela pode ocupar nichos mais inóspitos, proporcionando assim melhorias nas condições do solo e permitindo a continuidade da sucessão ecológica do ecossistema onde ocorre (Santana, 2009).

REFERÊNCIAS

ACKERLY, D. D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecol Monogr**, v. 74, n. 1, p. 25-44, 2004.

ADAMS, C. As roças e o manejo da mata atlântica pelos caiçaras: uma revisão. **Interciencia**, v. 25, n. 3, p. 143-150, 2000.

ALEXIEVA, V. et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant Cell Environ**, v. 24, p. 1337-1344, 2001.

ANDRADE-LIMA, D. **Plantas das caatingas**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1989.

ANDRADE LIMA, D. Estudos fitogeográficos de pernambuco. **An Acad Pern Cien Agron**, v. 4, n. 1, p. 243-274, 2007.

ARCOVERDE, G. B. et al. Water relations and some aspects of leaf metabolism of *Jatropha curcas* young plants under two water deficit levels and recovery. **Braz J Plant Physiol**, v. 23, p. 123-130, 2011.

BRASIL. **Programa de Ação Nacional de Combate à Desertificação**. AMBIENTE, M. D. M.: Ministério do meio ambiente 2006.

BRAVO, L. A. et al. Effect of cold acclimation on the photosynthetic performance of two ecotypes of *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. **J Exp Bot**, v. 58, n. 13, p. 3581-3590, 2007.

BRITO, I. C. A. **Alelopatia de espécies arbóreas da Caatinga na germinação e vigor de sementes de feijão macaçar e de milho**. 2010. 54 (Master Scientiae). Mestrado em Zootecnia, Universidade Federal de Campina Grande, Campina Grande.

BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

BUNGARD, R. A. et al. Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophyll cycle in plants. **Proc Nat Acad Sci USA**, v. 96, p. 1135-1139, 1999.

CAMPOS, M. L. O. et al. Photosynthesis and antioxidant activity mechanisms in *Jatropha curcas* L. under salt stress. **Braz J Plant Physiol**, v. 24, n. 1, p. 55-67, 2012.

CÂNDIDO, M. J. D.; ARAÚJO, G. G. L.; CAVALCANTE, M. A. B. Pastagens no ecossistema semi-árido brasileiro: atualização e perspectivas futuras. XLII Reunião anual da sociedade brasileira de zootecnia, 2005. Goiânia, GO. Sociedade Brasileira de zootecnia. p.85-94.

CARVALHO, F. C. et al. Flutuações dos níveis dos carboidratos de reserva disponíveis nas raízes e no caule do marmeleiro (*Croton sonderianus* Muell. Arg.). **R Bras Zootec**, v. 27, p. 670-675, 1998.

CHAGAS, M. G. S.; GALVÍNCIO, J. D.; PIMENTEL, R. M. M. Avaliação da dinâmica espectral da vegetação de Caatinga em Arcoverde, Pernambuco. . **Revista de Geografia**, v. 25, n. 2 p. 45-60 2008.

CHAVES, M.; OLIVEIRA, M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **J Exp Bot**, v. 55, n. 407, p. 2365-2384, 2004.

CHAVES, M. M. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2-3, p. 907-916, 2002.

CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **J Exp Bot**, v. 55, n. 407, p. 2365-2384, 2004.

CHIMENTI, C. A.; PEARSON, J.; HALL, A. J. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. **Field Crop Res**, v. 75, p. 235-246, 2002.

CRAVEN, D. et al. Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. **For Ecol Man**, v. 261, n. 10, p. 1643-1653, 2011.

CRUZ, J. P. et al. Modelos de crescimento e produção para plantios comerciais jovens de *Tecnona grandis* em Tangará da Serra, Mato Grosso. **R Árvore**, v. 32, p. 821-828, 2008.

DAMATTA, F. M. Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical tree crops. In: HEMANTARANJAN, A. (Ed.). **Advances in Plant Physiology** 5. Jodhpur: Scientific Publishers, 2003. p.227-265.

DAMATTA, F. M. et al. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. **J Plant Physiol**, v. 159, n. 9, p. 975-981, 2002.

DAY, M. Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*). **Tree Physiol**, v. 20, n. 1, p. 57-63, 2000.

EAMUS, D.; PRIOR, L. D. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. **Adv Ecol Res**, London, Uk, v. 32, n. 1, p. 113-197, 2001.

EHLERINGER, J. R. et al. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. **Oecologia**, v. 72, n. 1, p. 109-114, 1987.

EHLERINGER, J. R.; PHILLIPS, S. L.; COMSTOCK, J. P. Seasonal variation in the carbon isotopic composition of desert plants. **Funct Ecol**, v. 6, n. 4, p. 396-404, 1992.

EHLERINGER, J. R. et al. Carbon isotope discrimination, photosynthetic gas exchange, and transpiration efficiency in beans and range grasses. **Acta Oecol**, v. 11, n.

4, p. 611-625, 1990.

EL-SHARKAWY, M. A. Physiological characteristics of cassava tolerance to prolonged drought in the tropics: Implications for breeding cultivars adapted to seasonally dry and semiarid environments. **Braz J Plant Physiol**, v. 19, n. 4, p. 257-286, 2007.

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant Cell Environ**, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001.

FAHL, J. I. et al. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). **J. Hortic. Sci.**, v. 69, p. 61-169, 1994a.

_____. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). **J Hort Sci**, v. 69, p. 161-169, 1994b.

FARQUHAR, G. D.; EHLERINGER, J. R.; HUBICK, K. T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annu Rev Plant Phys**, v. 40, n. 1, p. 503-537, 1989.

FILHO, J. A. A.; CRISPIM, S. M. A. Pastoreio combinado de bovinos, caprinos e ovinos em áreas de caatinga no nordeste do Brasil. In: CONTESTADO, E. P. U. O., I Conferência Virtual Global sobre Produção Orgânica de Bovinos de Corte, 2002. Corumbá, Mato Grosso do Sul. 1^a: Embrapa Pantanal.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G.; . NEW PHYTOLOGIST. V. 146, P.-., 2000. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. **New Phytol**, v. 146, n. 3, p. 359-388, 2000.

FUNK, J. L.; JONES, C. G.; LERDAU, M. T. Leaf-and shoot-level plasticity in response to different nutrient and water availabilities. **Tree Physiol**, v. 27, n. 12, p. 1731-1739, 2007.

GERSHENZON, J.; ENGELBERTH, J. E. Secondary metabolites and plant defense. In: TAIZ, L. e ZEIGER, E. (Ed.). **Plant Physiology**, 5th edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2010. p.369-400.

GUERFEL, M. et al. Photosynthesis parameters and activities of enzymes of oxidative stress in two young ‘Chemlali’ and ‘Chetoui’ olive trees under water deficit. **Photosynthetica**, v. 47, n. 3, p. 340-346, 2009.

HOBBIE, E. A.; COLPAERT, J. V. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants. **New Phytol**, v. 157, n. 1, p. 115-126, 2002.

IZANLOO, A. et al. Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. **J Exp Bot**, v. 59, n. 12, p. 3327–3346, 2008.

- KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants soils**. San Diego: 1995. 495
- KRAMER, P. J.; KOSLOWSKI, T. **Physiology of wood plants**. New York: Academic Press, 1989. 811
- LARCHER, W.; NEUNER, G. Cold-induced sudden reversible lowering of in vivo chlorophyll fluorescence after saturating light pulses. **Plant Physiol**, v. 89, n. 3, p. 740-742, 1989.
- LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: UFPE, 2003. 806
- LEI, Y.; YINA, C.; LIC, C. Divergences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. **Physiol Plant**, v. 127, n. 2, p. 182-191, 2006.
- LEMUS-MONDACA, R. et al. *Stevia rebaudiana* Bentoni, source of high-potency natural sweetener. A comprehensive review on the biochemical, nutritional and functional aspects **Food Chem**, v. 132, n. 3, p. 1121-1132, 2012.
- LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **J Arid Environ**, v. 74, p. 1363-1373, 2010.
- LIMA, D. U. et al. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*HEVEABRAZILIENSIS* Mull. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **R Árvore**, v. 26, n. 3, p. 377-383, 2002.
- LINS, R. C. **As áreas de exceção do agreste de Pernambuco**. Recife: 1989. 402
- LIU, R.-X. et al. Effects of N fertilization on root development and activity of water-stressed cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plants. **Agr Water Manage**, v. 95, n. 11, p. 1261-1270, 2008.
- LU, P. et al. Photosynthesis and stomatal conductance of five mango cultivars in the seasonally wet-dry tropics of northern Australia. **Sci Hortic-Amsterdam**, v. 138, n. 1, p. 108-119, 2012.
- MACHADO, I. C.; LOPES, A. V.; SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Ann Bot**, v. 97, p. 277-287, 2006.
- MACHADO, R. L. et al. Análise da erosividade das chuvas associada aos padrões de precipitação pluvial na região de Ribeirão das Lajes (RJ). **R Bras Ci Solo**, v. 32, n. 5, p. 2113-2123, 2008.
- MANSUR, R. J. C. N.; BARBOSA, D. C. A. Comportamento fisiológico em plantas jovens de quatro espécies lenhosas da caatinga submetidas a dois ciclos de estresse hídrico. **Phyton**, v. 68, n. 1, p. 97-106, 2000.
- MCCHESENEY, J. D.; CLARK, A. M.; SILVEIRA, E. R. Antimicrobial diterpenes of

Croton sonderianus, 1. Hardwickic and 3,4-secotrachylobanoic acids. **J Nat Prod**, v. 54, p. 1625-1633, 1991.

MONTEIRO, J. M. et al. The effects of seasonal climate changes in the Caatinga on tannin levels in *Myracrodruon urundeuva* (Engl.) Fr. All. And *Anadenanthera colubrina* (Vell.). **Braz J Pharmacogn**, v. 16, n. 3, p. 338-344, 2006.

MOREIRA, A. R. P. et al. Composição florística e análise fitossociológica arbustivo-arbóreo no município de Caraúbas-RN. **Rev Ver Agroec**, v. 2, n. 1, p. 113-126, 2007.

MOYA, R. *Gmelina arborea* en Costa Rica. **Bois et Forêt des Tropique**, v. 279, p. 47-57, 2004.

NARDOTO, G. B. et al. Understanding the influences of spatial patterns on N availability within the Brazilian Amazon forest. **Ecosystems**, v. 11, n. 8, p. 1234-1246, 2008.

NIINEMETS, U.; KULL, O.; TENHUNEN, J. D. Variability in leaf morphology and chemical composition as a function of canopy light environment in coexisting deciduous trees. **Int J Plant Sci**, v. 160, n. 5, p. 837-848, 2005.

OMETTO, J. P. H. B.; EHLERINGER, J. R.; DOMINGUES, T. F. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry**, v. 79, n. 1-2, p. 251-274, 2006.

PEREIRA, I. M. et al. Regeneração natural em um remanescente de Caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste Paraibano. **Acta Bot Bras**, v. 15, p. 413-426, 2001.

POMPELLI, M. F. et al. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. **Biomass Bioenerg**, v. 34, n. 8, p. 1207-1215, 2010.

_____. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. **J Plant Physiol**, v. 167, n. 13, p. 1052-1060, 2010.

PRAXEDES, S. C. et al. Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. kouillou) leaves **Environ Exp Bot**, v. 56, n. 3, p. 263-273, 2005.

_____. Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. kouillou) leaves. **Environ Exp Bot**, v. 56, n. 3, p. 263-273, 2006.

RAMALHO, J. C. et al. High irradiance impairments on photosynthetic electron transport, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and N assimilation as a function of N availability in *Coffea arabica* L. plants. **J Plant Physiol**, v. 154, p. 319-326, 1999.

_____. Nitrogen dependent changes in antioxidant system and in fatty acid composition of chloroplast membranes from *Coffea arabica* L. plants submitted to high irradiance **Plant Sci**, v. 135, p. 115-124, 1998.

_____. Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. **Aust J Plant Physiol**, v. 27, n. 1, p. 43-51, 2000.

_____. Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability. **Physiol Plant**, v. 101, n. 1, p. 229-239, 1997.

_____. Cold acclimation ability and photosynthesis among species of the tropical *Coffea* genus. **Plant Biol**, v. 5, n. 6, p. 631-641, 2003.

RASMUSSEN, L. Effects of afforestation and deforestation on the deposition, cycling and leaching of elements. **Agric Ecos Environ**, v. 67, n. 2-3, p. 153-159, 1998.

SÁ, I. B.; RICHÉ, G. R.; FOTIUS, G. A. **As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino**. Brasília: MMA, 2004. 17-36

SAMPAIO, E. V. S. B. et al. Regeneração da vegetação de Caatinga após corte e queima em Serra Talhada, PE. **Pesq Agropec Bras**, v. 5, p. 621-632, 1998.

SAMPAIO, E. V. S. B.; ARAÚJO, M. S. B.; SAMPAIO, Y., S.B. Impactos ambientais da agricultura no processo de desertificação no nordeste do Brasil. XXX Congresso Brasileiro de Ciências do Solo, 2005. Ribeirão Preto, SP. Sociedade brasileira de ciências do solo.

SAMUELSSON, G.; BOHLIN, L. **Drugs of natural origin a treatise of pharmacognosy 6th edition**. Stockholm: Swedish Pharmaceutical Press, 2010. 776

SANEOKA, H. et al. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds. **Environ Exp Bot**, v. 52, n. 2, p. 131-138, 2004.

SANTANA, J. A. S. Padrão de distribuição e estrutura diamétrica de *Croton sonderianus* Muell. Arg. (marmeleiro) na Caatinga da estação ecológica de Seridó. **Revista Verde**, v. 4, p. 85-90, 2009.

SANTOS, C. M. et al. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subjected to water stress. **Ind Crops Prod**, v. 41, n. 1, p. 203-213, 2013.

SANTOS, J. P.; E.L., A.; ALBUQUERQUE, U. P. Richness and distribution of useful woody plants in the semi-arid region of northeastern Brazil. **J Arid Environ**, v. 72, p. 652-663, 2008.

SANTOS, M. G. et al. The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. **Plant Sci**, v. 170, n. 3, p. 659-664, 2006.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. **Rev Bras Eng Agr Amb**, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

SCHULZE, E. D. et al. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. II. The significance of leaf water status and internal carbon dioxide concentration. **Oecologia**, v. 18, n. 3, p. 219-233, 1975.

SILVA, E. A. et al. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of arabica coffee trees. **Field Crops Res**, v. 89, n. 2-3, p. 349-357, 2004.

SINGH, T.; PALEG, L.; ASPINALL, D. Stress metabolism. I. Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water-stress. **Aust J Biol Sci**, v. 26, p. 45-56, 1973.

SMEDLEY, M. P. et al. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. **Oecologia**, v. 85, n. 3, p. 314-320, 1991.

SOUSA, B. F. S. et al. Avaliação de classificadores baseados em aprendizado de máquina para a classificação do uso e cobertura da terra no bioma caatinga. **Rev Bras Cartogr**, v. 62, n. 2, 2010.

SOUSA, R. F. et al. Estudo da degradação das terras do município de Boa Vista - Paraíba. **Eng Amb**, v. 4, p. 5-13, 2007.

SOUZA, E. S. et al. Efeito do encrostamento superficial nas propriedades hidráulicas de um solo cultivado. **Rev Bras Cien Agr**, v. 2, n. 1, p. 69-74, 2007.

SOUZA, T. C. et al. Leaf plasticity in successive selection cycles of 'Saracura' maize in response to periodic soil flooding. **Pesqui Agropecu Bras**, v. 45, n. 1, p. 16-24 2010.

TRAN, T. A. et al. Non-anti-mitotic concentrations of taxol reduce breast cancer cell invasiveness. **Biochem Bioph Res Co**, v. 379, n. 2, p. 304-308, 2009.

UZILDAY, B. et al. Comparison of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynandra* (C4) and *Cleome spinosa* (C3) under drought stress. **Plant Sci**, v. 182, n. 1, p. 59-70, 2012.

WARREN, C. R.; ADAMS, M. A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. **Trends Plant Sci**, v. 9, n. 6, p. 270-274, 2004.

Manuscrito a ser submetido a Environmental and Experimental Botany como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal

ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DO MARMELEIRO EM CONDIÇÕES DE SEMIÁRIDO PERNAMBUCANO

João A. A. Granja^a, Bety S. Hsie^a, Maria C. Alves^b, Jean P. Ometo^c, Antonio C. D. Antonino^d, Rômulo S. C. Menezes^d, Marcelo F. Pompelli^{a,*}

^a Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, CCB, Recife, PE, Brasil, 50670-901

^b Laboratório de Florística e Ecossistemas Costeiros, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Recife, Pernambuco, Brasil

^c Instituto Brasileiro de Pesquisas Espaciais, Divisão de Sensoriamento Remoto, São José dos Campos, SP, Brasil

^d Departamento de Engenharia Nuclear, Universidade Federal de Pernambuco, PE, Brasil

* Autor para correspondência: Tel.: +55 81 2126 8844; Fax +55 81 2126 7803. E-mail: mpompelli@yahoo.com.br

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi analisar as modificações morfofisiológicas de *C. blanchetianus* cultivadas em ambiente natural na Caatinga pernambucana sob duas condições de luminosidade. O experimento foi realizado com plantas cultivadas a pleno sol e sob sombreamento natural (<70%), dentro de um fragmento de Caatinga com diferentes graus de antropização, procurando-se, assim, verificar o grau de acoplamento da espécie em estudo com o ambiente. Foram realizadas medidas de trocas gasosas [taxa líquida de assimilação de CO₂ (P_N), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e razão entre a concentração interna e ambiente de CO₂ (C_i/C_a)], análises bioquímicas do tecido vegetal, análise de isótopos de carbono e nitrogênio ($\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$), conteúdo total de nitrogênio foliar e área foliar unitária e específica. Os valores de P_N foram maiores durante a estação chuvosa, alcançando os maiores valores no mês de maio. g_s e E mostraram picos significativos na estação chuvosa e na intersecção entre a estação chuvosa e seca. Os compostos bioquímicos de maneira geral apresentaram maiores valores na estação chuvosa, com decréscimo na estação seca, com exceção de prolina, H₂O₂ e MDA (aldeído malônico), que se apresentaram em maior quantidade na estação seca. O teor de nitrogênio foliar seguiu o mesmo padrão da maioria dos compostos bioquímicos, com maiores valores durante a estação chuvosa. As clorofilas totais seguiram esse mesmo padrão, enquanto os carotenóides totais apresentaram um perfil inverso, com maiores valores na estação seca. A área foliar unitária foi maior durante a estação chuvosa, devido, principalmente a maior cobertura vegetal, fato evidenciado

pela maior área foliar nas plantas sombreadas em relação aquelas a pleno sol. A área foliar específica, como uma razão entre a área foliar e sua massa, foi maior durante a estação chuvosa, porém com fortes decréscimos durante a estação seca.

Palavras-chave: Caatinga, *Croton blanchetianus* Bail., isótopos de carbono e nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), sazonalidade, trocas gasosas

ABSTRACT

The aim of this study was measure the morphophysiological modifications of *C. blanchetianus* grown in natural environment, under two light conditions. The experiment was conducted with plants grown in full sun and under natural shade (<70%) within a fragment Caatinga with different levels of anthropization, looking up, so check the degree of coupling of this species to the environment. The experiment was conducted from April 2011 to March 2012 at the Fazenda Riacho do Papagaio, Garanhuns, Pernambuco, Northeastern Brasil. Measurements were made of gas exchange [net CO_2 assimilation (P_N), stomatal conductance (g_s), transpiration (E) and the internal-to-ambient CO_2 concentration (C_i/C_a)], biochemical analyzes of plant tissue: carbon and nitrogen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), total nitrogen, as well as, leaf area and specific leaf area. P_N were higher during the rainy season, reaching the highest values in May. g_s and E showed significant peaks in the rainy season and the intersection between the rainy and dry season. The biochemical compounds usually showed higher values in the rainy season, with a decrease in the dry season, with the exception of proline, H_2O_2 and MDA (malondialdehyde), which is presented in greater concentrations in the dry season. The leaf N content followed the same pattern of most biochemical compounds, with higher values during the rainy season. The total chlorophyll followed this same pattern, while total carotenoids showed an opposite profile, with higher values in the dry season. The leaf area was higher during the rainy season, mainly due to higher foliage, as evidenced by the greater leaf area for shade plants over those in full sun. Specific leaf area, as a ratio of leaf area to its mass, was higher during the rainy season, but with strong declines during the dry season.

Key-words: Caatinga, carbon and nitrogen isotope ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), *Croton blanchetianus* Bail., gas exchange, seasonal variations

INTRODUÇÃO

Os ecossistemas localizados nas regiões semiáridas do mundo encontram-se alterados de maneira significativa (Silva et al., 2004). As queimadas e o desmatamento continuam sendo práticas corriqueiras no preparo da terra para a agropecuária, prática que além de destruir a cobertura vegetal, prejudica a manutenção de populações da fauna silvestre, a qualidade da água e o equilíbrio do clima e do solo (Sampaio et al., 1998). Cerca de 80% dos ecossistemas originais brasileiros se encontram atualmente degradados ou em processo de degradação (Moreira et al., 2007). A utilização das terras para o cultivo de pastagens, prática muito comum nessas regiões, com intuito de aumentar a disponibilidade de alimentos para os animais, causa diversos prejuízos ambientais como o desmatamento e a substituição da vegetação nativa por outra cultivada (Sampaio et al., 2005). Esses impactos antrópicos geralmente levam a degradação da vegetação nativa e dos recursos naturais, podendo causar sérios danos a estes ecossistemas e acarretando ou agravando a desertificação desses ambientes (Sousa et al., 2010). O Nordeste brasileiro é uma região caracterizada em sua maior parte como semiárida, com grande variabilidade espacial e temporal das precipitações e elevada taxa de evapotranspiração (Sampaio, 1995; Sampaio et al., 1995). Diversos estudos recentes sugerem que as ações antrópicas e as mudanças climáticas globais agem, conjuntamente, para levar o sistema climático a um estado de equilíbrio mais seco que o atual (IPCC, 2007; Marengo et al., 2012; Roland et al., 2012), com efeitos sérios no balanço hidrológico e de nutrientes em ambientes naturais (Oyama and Nobre, 2004).

Naturalmente as plantas são expostas continuamente a diversas variações do ambiente ao longo das estações, fenômeno descrito como sazonalidade, que consiste em mudanças nos fatores ambientais, tais como precipitação, incidência luminosa, temperatura, entre outros (Lima et al., 2002; Machado et al., 2008; Santos et al., 2008). É conhecido que as variações sazonais alteram o metabolismo vegetal, alterando as vias biossintéticas de compostos necessários a sua sobrevivência (Monteiro et al., 2006). Esse fenômeno pode ser bem observado nas regiões de clima semiárido, onde se nota uma razoável variação nas variáveis ambientais de precipitação, por vezes, evidenciando duas grandes estações, *e.g.* seca e chuvosa.

Em geral, plantas aclimatadas às condições de clima semiárido, apresentam estratégias peculiares, como caducifolia na época seca e algumas adaptações a nível anatômico e morfológico (Souza et al., 2007). As plantas quando se defrontam com a escassez de água, podem lançar mão de complexas estratégias, *e.g.*, mecanismos de

“escape da seca”, como ciclo de vida rápido, mecanismos de “evitação da seca”, com a redução das taxas de transpiração e condutância estomática, bem como os mecanismos de tolerância à seca, com a manutenção do turgor dos tecidos através do ajustamento osmótico (Izanloo et al., 2008).

Dentre os processos mais influenciados pela seca, destaca-se a taxa líquida de assimilação de CO_2 (P_N). Alterações neste complexo mecanismo podem desregular outras tantas funções biológicas na planta, de modo a promover ou retardar a tolerância da planta a esse fenômeno (Silva et al., 2010a). Uma alta sensibilidade estomática as variações ambientais é uma das primeiras estratégias adotadas pelas plantas para o desenvolvimento de uma alta eficiência do uso da água, uma das principais características para a sobrevivência em ambientes com disponibilidade hídrica restrita (Kramer and Boyer, 1995). Utilizando-se desse mecanismo, ocorre uma redução da transpiração e a planta, evitando ou retardando, dessa maneira, a desidratação dos tecidos vegetais (Chaves, 2002).

As vias pelas quais a fotossíntese se molda à seca podem ser elucidadas pelas análises da relação dos isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), técnica que inicialmente era utilizada para elucidar as vias fotossintéticas e que atualmente têm abordado a eficiência do uso da água, principalmente em plantas C_3 (Ehleringer and Dawson, 2007).. Neste sentido, valores mais altos de $\delta^{13}\text{C}$, denotam que a planta está discriminando menos o carbono ^{13}C , ou seja, deve ter havido uma menor disponibilidade hídrica no ambiente, que dificultou ou retardou a abertura estomática e um consequente aumento do fluxo de carbono para a atividade fotossintética. Nessas condições, a planta utiliza tanto o ^{12}C quanto o ^{13}C . Em geral, a discriminação do ^{13}C se dá tanto pela sua menor mobilidade através do mesófilo, bem como pela natureza da rubisco que discrimina contra o ^{13}C em até -30‰ nas plantas C_3 (Farquhar et al., 1989). Em condições de baixa disponibilidade hídrica, o estômato se encontra, geralmente, parcial ou totalmente fechado e o fluxo de CO_2 para a fotossíntese é reduzido, o que leva a planta a utilizar todo o carbono disponível no espaço intercelular; inclusive o CO_2 advindo da respiração mitocondrial (Ghashghaie et al., 2003; Stemberg et al., 1989), mais enriquecido em ^{13}C , devido a não distinção entre ^{12}C e ^{13}C pelas enzimas respiratórias.

Croton blanchetianus Bail. popularmente conhecida como marmeleiro preto, é um arbusto muito comum na região nordeste, sendo uma espécie amplamente dispersa, onde desempenha importante papel no equilíbrio do sistema ecológico (McChesney et al., 1991). É considerada uma espécie colonizadora de Caatingas antropizadas (Pereira

et al., 2001), sendo, então, muito visada em termos de recuperação de áreas degradadas, já que pode ocupar nichos mais inóspitos para as demais espécies, proporcionando assim melhorias nas condições do solo e permitindo a continuidade da sucessão ecológica do ecossistema onde ocorre (Santana, 2009). Nesse contexto, o objetivo do presente trabalho foi analisar as adaptações morfofisiológicas de *C. blanchetianus* no ambiente de Caatinga pernambucana, sob duas condições de antropização, procurando assim verificar o grau de acoplamento da espécie em estudo com o ambiente em se encerra.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Descrição da área de estudo e desenho experimental

O presente trabalho foi realizado na Fazenda Riacho do Papagaio, 8°48'S e 36°24'W, 681 m. asl, município de Garanhuns, PE, Brasil. O clima na microrregião é mesotérmico, com temperatura média de 20°C e precipitação pluviométrica de aproximadamente 700 mm anuais, sendo os meses mais chuvosos maio e junho (Agritempo, 2012). O solo da área é classificado como Neossolo regolítico (Santos et al. 2012), com baixa capacidade de campo e alta drenagem.

O estudo foi realizado em condições de campo, no período de abril de 2011 a março de 2012. Em março de 2011 procedeu-se a escolha de 20 indivíduos de *C. blanchetianus*, sendo 10 em ambientes totalmente expostos à luz, aqui denominados de plantas a pleno sol e 10 em ambientes mais protegidos, com menor incidência luminosos (inferior a 70% de transmitância solar), aqui denominados apenas de sob sombreamento natural.

2.2. Medidas de trocas gasosas

Das mesmas plantas descritas no item anterior, foram mensurados os parâmetros de trocas gasosas [*i.e.* taxa líquida de assimilação de CO₂ (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), eficiência do uso da água (EUA), razão entre a concentração interna e a ambiente de CO₂ (C_i/C_a), déficit de pressão de vapor entre a folha e atmosfera (δ_e) além da temperatura foliar (T_F). As análises foram processadas em uma folha por indivíduo, sendo ela completamente expandida, sem indício de ataque de fitopatógenos por meio de um analisador de gases a infravermelho (IRGA) modelo Licor 6400 (LiCOR, Lincoln, NE, USA) de acordo com (Pompelli et al., 2010a). Todas as medidas foram realizadas entre 08:00-09:00 h.

2.3. Avaliações bioquímicas

A cada dois meses, uma folha totalmente expandida, sem indícios de ataque de fitopatógenos, foi escolhida, da qual fragmentos foliares foram coletados, prontamente congelados em nitrogênio líquido e encaminhados, sob refrigeração, até o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco, onde foram processadas e analisadas. Desses fragmentos foliares foram determinados: carboidratos solúveis totais (Dubois et al., 1956), proteínas solúveis totais (Bradford, 1976), aminoácidos livres totais (Moore and Stein, 1954) e clorofilas *a* e *b* (Lichtenthaler, 1987). Todas as análises foram determinadas com espectrofotômetro de duplo feixe ajustado ao comprimento de onda específico para cada composto orgânico. O teor de prolina dos fragmentos foliares foi determinado conforme método descrito por Bates et al., 1973 e calculados com base na massa de matéria fresca. A atividade da enzima glutamina sintetase foi determinada de acordo com o método descrito por Pompelli et al., 2010a.

2.4. Determinação dos isótopos de carbono

Folhas completamente expandidas foram coletadas *in situ*, por volta das 9:00 horas e encaminhadas para o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, onde foram secas a 70°C em estufa por 72 horas. Amostras foliares foram, então, pulverizadas a um pó fino e peneirados com peneira de 40 mesh. Subamostras com cerca de 1,5 mg foram processadas para análise de isótopos de carbono e de nitrogênio utilizando um espectrômetro de massa (ThermoFinnigan Delta XL Stable Isotope Mass Spectrometer, Thermo Scientific, Bremen, Alemanha) acoplado a um analisador de gases (Costech Analytical Technologies). A razão isotópica do carbono foi expressa como $\delta^{13}\text{C}$ e

calculado como: $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} - 1 \right) * 1000$, em que R_{amostra} é a razão entre $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

da amostra foliar analisada e $R_{\text{padrão}}$ é a razão entre $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ no padrão Vienna Pee Dee Belemnite. Para a determinação da razão isotópica do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), utilizou-se como padrão o perfil de Nitrogênio atmosférico. A partir destas análises foram obtidas tanto razão isotópica de carbono quanto de nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$) e o teor elementar de nitrogênio (%N). A partir da determinação do teor elementar de nitrogênio, obteve-se o teor de proteínas totais, que foi estimada tomando-se por base o valor de %N que foi

multiplicado por 6,25, conforme preconiza Silva and Queiroz (2006)

2.5. Área foliar unitária e área foliar específica

Folhas de pelo menos 50 indivíduos foram aleatoriamente coletadas nos diferentes ambientes, perfazendo no mínimo 200 folhas em cada tratamento em cada uma das datas amostradas. As folhas foram cuidadosamente embaladas em sacos de papel e encaminhadas ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, onde foram, então, digitalizadas com o auxílio de um scanner (Hp Photosmart 3110; 1200 x 1200 dpi) e as imagens especulares foram analisadas por meio do software Image-Pro[®] Plus (versão 4.5, Media Cybernetics, Silver Spring, USA) conforme descrito em detalhes em Pompelli *et al.* 2012. Parte desse material foi subsequentemente seco em estufa a 70°C por 72 horas e então pesado para determinação da área foliar específica (AFE). De modo a permitir a comparação entre os parâmetros foliares nas diferentes estações do ano, os procedimentos acima foram repetidos quatro vezes: (i) na época de transição entre a estação chuvosa e a seca - agosto/2011; (ii) na estação seca - novembro/2011; (iii) na transição entre a estação seca e a chuvosa - fevereiro/2012 e (iv) na época chuvosa - julho/2012.

2.6. Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à ANOVA, dois fatores e as médias contrastadas pelo teste de Student Newman Keuls a 5% de probabilidade. As análises de correlação foram feitas com o software Statistica versão 7.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

3. RESULTADOS

Dados ambientais

Dentro do período estudado, verificou-se a existência de duas estações climatológicas bem definidas, *i.e.*, uma estação chuvosa (de abril a setembro de 2011) e outra seca (de outubro de 2011 a março de 2012), caracterizando assim o fenômeno da sazonalidade (Figura 1a). Os extremos de precipitação foram verificados entre os meses de maio e dezembro de 2011, sendo o mês de maio o mais chuvoso (119 mm) e o mês de dezembro o mais seco (0,3 mm). A temperatura do ar variou significativamente ao longo do ano de estudo, variando entre 19,4 (julho/2011) e 25,9°C (março/2012). A

radiação global média variou ao longo do ano, num perfil semelhante àquele da precipitação, onde nos meses mais chuvosos (maio e julho) houve menor radiação global interceptada ($12,9 \pm 0,5$ e $12,5 \pm 0,6 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Figura 1b). Dentre os meses secos, dezembro foi aquele no qual as maiores intercepções da radiação média global ($22,4 \pm 0,5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) foram verificadas. Estes valores são, em média, 2x maior do que os valores registrados no mês de julho/2011. Em consequência da menor precipitação e da maior radiação global recebida, a evapotranspiração potencial, bem como o armazenamento de água no solo alcançaram seus menores valores; e dentre estes o mês de dezembro foi aquele no qual foram registradas a maior taxa de evapotranspiração ($4,8 \pm 0,1 \text{ mm}$) e o menor índice de acúmulo de água no solo ($3,9 \pm 0,7 \text{ mm}$) (Figura 1). A evapotranspiração registrada no mês de dezembro foi em média 2x maior àquela registrada em julho. Por outro lado, o acúmulo de água no solo em julho foi 43x maior em comparação aos dados registros no mês de dezembro (Figura 1d).

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi maior nas plantas expostas a pleno sol (Figura 2), sendo que as plantas sob sombreamento natural apresentaram em média 60% da incidência luminosa recebida pelas plantas expostas a pleno sol, corroborando assim a diferença de luminosidade entre as duas áreas estudadas no presente trabalho. Entretanto o mês de novembro apresentou um padrão inverso ao esperado, com as plantas sob sombreamento natural apresentando maiores valores do que as plantas a pleno sol.

Trocas gasosas

Os valores de P_N foram maiores nos meses de abril a julho, alcançando os maiores valores no mês de maio (Figura 2b). Nos meses de abril, maio e julho foram verificadas diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre as plantas desenvolvidas a pleno sol e sob sombreamento natural, e dentre estes, o mês de maio foi aquele onde as maiores P_N foram registradas, sendo de $15,6 \pm 1,3 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e de $19,29 \pm 1,9 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para as plantas desenvolvidas a pleno sol e sob sombreamento natural, respectivamente. A partir do mês de agosto foi verificada uma queda acentuada em P_N , com uma média de $4,0 \pm 0,41 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas a pleno sol e $4,6 \pm 0,33 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas sob sombreamento natural; valores que permaneceram sem grandes alterações até o final do período amostrado. É digno de nota que os P_N foi fortemente e positivamente correlacionados com a precipitação ($r^2 = 0,70$; $p \leq 0,05$). A condutância estomática (g_s), mostrou picos nos meses de abril e

agosto/2011 bem como em março/2012 (Figura 2c). No entanto, só foram verificadas diferenças significativas ($p \leq 0,001$) entre os tratamentos de luz nos meses de abril, julho e agosto de 2011 e março/2012, com plantas desenvolvidas a pleno sol apresentando os maiores valores nos meses de abril de 2011 e março de 2012 e um padrão inverso em julho e agosto de 2011. No mês de abril, a g_s das plantas expostas a pleno sol e das plantas sob sombreamento natural foi de aproximadamente $183 \pm 6,4$ e $130 \pm 15,9$ $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Comportamento semelhante foi observado no mês de março de 2012, entretanto, neste último, as diferenças foram ainda maiores. Durante o período amostrado, os menores valores de g_s foram observados no mês de novembro/2011 (32 e 31 $\text{mmol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas expostas a pleno sol e ou sob sombreamento natural, respectivamente). Como consequência da menor disponibilidade de carbono na folha, as taxas fotossintéticas foram diminuídas, por consequência, durante a estação seca; parte desta relação é evidenciada pela direta e significativa correlação entre P_N e g_s ($r^2 = 0,20$, $p \leq 0,05$).

Os maiores valores de EUA foram observados no mês de julho de 2011 ($19,4$ $\text{mmol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ para plantas a pleno sol e $12,3$ $\text{mmol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ para plantas sob sombreamento natural). O mês de setembro de 2011 foi aquele onde foram observados os menores valores para EUA ($1,15 \pm 0,09$ $\text{mmol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ para plantas a pleno sol e de $1,28 \pm 0,07$ $\text{mmol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ para plantas sob sombreamento natural). Estes últimos valores são cerca de 7% dos maiores quando comparados aqueles registrados no mês de julho.

A razão C_i/C_a , como resultado direto da abertura estomática e da atividade bioquímica, teve um comportamento distinto da P_N (Figura 2d) onde os maiores valores foram verificados nos meses com menor P_N , evidenciado pela correlação negativa entre estes dois parâmetros ($r^2 = -0,64$, $p \leq 0,05$). Os menores valores de C_i/C_a foram registradas no mês de julho de 2011 ($0,11$ e $0,22$ para plantas expostas a pleno sol e sob sombreamento natural, respectivamente), apresentando diferença significativa ($p \leq 0,001$) entre os diferentes ambientes de luz. Este mês está inserido na estação chuvosa. Por outro lado, os maiores valores foram observados na estação seca, com destaques para os meses de setembro 2011, outubro 2011 e março 2012, sendo este último o que apresentou os maiores valores ($0,85$ e $0,83$ para plantas expostas a pleno sol e sob sombreamento respectivamente).

O déficit de pressão de vapor (DPV) teve um perfil de aumento na estação seca, atingindo os seus maiores valores no mês de novembro 2011 ($3,35$ MPa e $3,90$ MPa

para plantas a pleno sol e sombreadas, respectivamente), devendo ser ressaltado que neste mês e no mês de março 2012, foram os únicos meses do período estudado no qual as plantas sob sombreamento natural apresentaram os maiores valores ($p \leq 0,05$) quando em comparação às plantas expostas a pleno sol. Os menores valores de todo período analisado no trabalho foram observados no mês de março 2012 (1,3 MPa para plantas a pleno sol e 1,7 para plantas sob sombreamento natural).

A transpiração seguiu um padrão semelhante ao verificado em g_s , com os maiores valores sendo verificados em agosto 2011 e março 2012. Entretanto em relação aos tratamentos de luz, no mês de agosto, as plantas expostas a pleno sol apresentaram valores de E ~40% maiores do que as plantas sob sombreamento natural.

Os maiores valores de temperatura foliar foram observados no período caracterizado como estação seca, principalmente no mês de novembro 2011 (34°C e 32°C, respectivamente para plantas desenvolvidas a pleno sol ou sob sombreamento natural), apresentando diferença significativa ($p \leq 0,001$) entre os tratamentos. No mês de julho 2011 foram observados os menores valores de temperatura foliar (25°C e 24°C, respectivamente para plantas desenvolvidas a pleno sol ou sob sombreamento natural). Vale ressaltar que esse mês está inserido no que denominamos no presente estudo de estação chuvosa.

Avaliações bioquímicas

A concentração de açúcares solúveis totais flutuou ao longo do ano, com valores médios de 446 mmol kg⁻¹ MS, registrados em junho/2011 e de 219 mmol kg⁻¹ MS, registrados em agosto/2011 (Figura 3a). O padrão verificado foi de aumento de carboidratos solúveis totais durante os meses de abril e junho de 2011, com forte queda (cerca de 40%) no mês de agosto/2011, voltando a subir novamente no mês de outubro/2011. Independente do tratamento de luminosidade, os valores verificados em junho foram sempre superiores ($p \leq 0,05$) quando em comparação aos registrados nos demais meses. Diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre os ambientes de luz para esta característica foram verificados nos meses de abril e agosto de 2011, bem como em fevereiro de 2012. Em abril e agosto de 2011 a concentração de carboidratos solúveis totais nas plantas desenvolvidas sob sombreamento natural foi de 1,6 e 1,5x daquela registrada nas plantas cultivadas a pleno sol. Entretanto, esse perfil foi invertido em fevereiro de 2012, onde se registrou uma concentração de carboidratos solúveis totais 36% maior nas plantas desenvolvidas a pleno sol quando em comparação àquelas

desenvolvidas sob sombreamento natural (Figura 3a). Verifica-se que o acúmulo de carboidratos solúveis está diretamente envolvida com a fotossíntese, como pode-se evidenciar na correlação direta e positiva ($r^2 = 0,31$; $p \leq 0,05$) entre estas duas características.

Verifica-se que o maior acúmulo de amido foliar se deu durante a estação seca; valores estes significativamente maiores ($p \leq 0,001$) daqueles verificados durante a estação chuvosa ou mesmo na intersecção entre as estações (Figura 3b). Verifica-se que somente houve diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os ambientes de luz no mês de abril, no início da estação chuvosa.

A concentração de proteínas solúveis totais foi maior durante a estação chuvosa (abril e junho de 2011), porém com uma forte queda na intersecção entre a estação chuvosa e seca (agosto de 2011), valores que tenderam a uma elevação posterior. Neste sentido, o mês de abril de 2011 foi aquele que apresentou as maiores concentrações de proteínas solúveis totais ($33,9 \pm 2,5 \text{ g kg}^{-1} \text{ MS}$ e $24,6 \pm 4,1 \text{ g kg}^{-1} \text{ MS}$ para plantas a pleno sol e sob sombreamento natural respectivamente). Diferenças significativas ($p \leq 0,001$) entre os tratamentos de luz foram observadas apenas nos meses de abril e junho de 2011 e em ambos as plantas expostas a pleno sol apresentaram os maiores valores, cerca de 1,4 e 1,5 vezes maior do que as plantas cultivadas sob sombreamento natural (Figura 3c).

O perfil da concentração de aminoácidos livres totais seguiu aquele de proteínas, com maiores concentrações durante a estação chuvosa (Figura 3d). Durante a transição da estação chuvosa para a seca e durante toda a estação seca, o acúmulo de aminoácidos livres totais foi sempre inferior (~50%) quando comparados aqueles da estação chuvosa. Dentre os tratamentos de luz, verifica-se que houve diferenças significativas nos meses de abril, agosto e outubro de 2011, com plantas cultivadas sob sombreamento natural mostrando ~1,6 vezes mais aminoácidos livres totais quando comparadas aquelas cultivadas a pleno sol em agosto e outubro de 2011. Perfil distinto foi evidenciado em abril de 2011, onde as plantas cultivadas a pleno sol acumularam 77% mais aminoácidos que as plantas cultivadas sob sombreamento natural.

Nas plantas cultivadas sob sombreamento natural foram registradas as mais altas concentrações de clorofilas totais (Tabela 1). Como exemplo, temos que nos meses de junho, agosto e outubro a concentração de clorofila nas plantas sombreadas foi 26%, 51% e 55% maior quando comparadas às plantas cultivadas a pleno sol. Os níveis de clorofila a e b variam num mesmo perfil, tanto que não se evidenciou grande alteração

na razão clorofila a/b em praticamente nenhuma das análises. A concentração de carotenóides totais seguiu um perfil inverso com a precipitação ($r^2 = -0,25$, $p \leq 0,05$), onde os maiores valores foram registrados durante a estação seca ou na transição entre as estações seca e chuvosa. Com a concentração de clorofilas totais diminuindo com em paralelo ($r^2 = 0,55$, $p \leq 0,05$) com a chuva e os carotenóides aumentando, espera-se uma elevação da razão carotenóides / clorofilas nos meses de seca e médias mais elevadas nas plantas mais vulneráveis – *i.e.* aquelas cultivadas a pleno sol; entretanto, não se verificou diferença significativa ($p = 0,614$) entre os diferentes ambientes de luz em nenhuma das avaliações. Por outro lado, durante a estação chuvosa ou durante a transição entre a estação chuvosa e seca a razão clorofila *versus* N foi maior nas plantas cultivadas sob sombreamento natural ($p \leq 0,05$), quando em comparação àquelas plantas cultivadas a pleno sol.

Dentre as plantas sob sombreamento natural, os maiores valores para peróxido de hidrogênio (H_2O_2) foram observados nos meses de dezembro 2011 e fevereiro 2012, (figura 4a), meses enquadrados como estação seca, atingindo valores médios de $36 \pm 3 \text{ mmol kg}^{-1} \text{ MS}$, valores estes que foram cerca de 500% superiores ao mês que apresentou menor concentração de H_2O_2 . (junho 2011). Por outro lado, a variação na concentração de H_2O_2 nas plantas cultivadas a pleno sol foi bem inferior daquela registrada nas plantas sombreadas. Com exceção dos meses de dezembro de 2011 e fevereiro 2012, as plantas cultivadas a pleno sol sempre acumularam mais H_2O_2 . (~33%) que as plantas cultivadas sob sombreamento. O MDA seguiu um perfil semelhante aquele já descrito para o H_2O_2 , com as plantas cultivadas a pleno sol mostrando uma amplitude de $236,7 \pm 13,2 \text{ } \mu\text{mol kg}^{-1} \text{ MS}$ no mês de junho e $372 \pm 16,8 \text{ } \mu\text{mol kg}^{-1} \text{ MS}$ (ao final da estação seca). Nas plantas cultivadas sob sombreamento, dezembro foi o mês que mais no qual foi verificado os maiores valores de MDA ($423,6 \pm 22,6 \text{ } \mu\text{mol kg}^{-1} \text{ MS}$) e o mês em que foi verificado os menores teores de MDA foi junho ($94,7 \pm 10,8 \text{ } \mu\text{mol kg}^{-1} \text{ MS}$), respectivamente o mês mais seco e o mês mais úmido dos meses analisados. Diferentemente do que ocorreu com o H_2O_2 , nos meses chuvosos a síntese de MDA nas plantas cultivadas a pleno sol sobrepujou a síntese de MDA das plantas cultivadas sob sombreamento; fato que se inverteu nos meses secos (Figura 4b).

O acúmulo de prolina foi de 1,65 a 155 $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ MS}$, onde os meses mais secos apresentaram cerca de 25 vezes mais prolina quando comparados as demais coletas

(Figura 4c). Dentre os tratamentos de luz, verifica-se que apenas houve diferença significativa ($p \leq 0,001$) nos meses de dezembro e fevereiro (meses de seca), com plantas cultivadas sob sombreamento natural mostrando 2,3 vezes mais prolina quando comparadas aquelas cultivadas a pleno sol.

Independente do ambiente de luz, o mês de dezembro 2011 foi aquele onde a maior atividade da enzima glutamina sintase (GS) foi verificada (Figura 4). Com uma atividade média de $248 \pm 7,1 \mu\text{mol de } \gamma\text{-glutamylhidroxamato h}^{-1} \text{ kg}^{-1} \text{ MS}$ a atividade da GS em dezembro – no auge da estação seca – foi cerca de 3,6x maior daquela registrada no mês de junho. Em relação ao ambiente de luz, verifica-se que não houve diferença significativa ($p = 0,982$) entre os tratamentos.

Isótopos de carbono e nitrogênio e teor de carbono e nitrogênio

Dentre as plantas de *C. blanchetianus* que se encontrava sob sombreamento natural, o mês no qual foi evidenciada a maior discriminação de ^{13}C em relação ao ^{12}C foi junho 2011 -30‰, enquanto que o mês de fevereiro 2012 foi o mês que uma menor discriminação de ^{13}C (-26‰) (Figura 5a). Nos meses chuvosos a discriminação contra o ^{13}C foi sempre maior nas plantas sombreadas. Entretanto, no auge da estação seca, tais diferenças foram sobrepujadas pela menor discriminação contra o ^{13}C nas plantas de ambas as condições de luz.

O perfil dos isótopos de nitrogênio foi do tipo parabólico, com os menores valores sendo registrados em abril/2011 e fevereiro de 2012 (Figura 5b). Dezembro foi o único mês no qual diferenças significativas ($p \leq 0,001$) foram verificadas entre as médias das plantas cultivadas a pleno sol ($6,3 \pm 0,3\%$) ou sob sombreamento natural ($8,0 \pm 0,3\%$), com as últimas discriminando 30% mais ^{15}N em relação as plantas cultivadas a pleno sol.

Em relação ao conteúdo de nitrogênio foliar, no que diz respeito aos tratamentos de luz, houve diferença significativa ($p \leq 0,05$) apenas no mês de agosto 2011, com plantas sob sombreamento natural apresentando valores cerca de 1,6x maiores em relação as plantas a pleno sol (figura 5d). O teor de proteínas totais seguiu o mesmo perfil do conteúdo de nitrogênio foliar (figura 5c)

A concentração total de carbono mostrou diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos de luz apenas no mês de abril 2011 com as plantas expostas a pleno sol apresentando maiores valores (figura 5e). Ao longo do ano, o mês de junho foi o que apresentou os maiores valores ($4,3\% \pm 0,1$ e $3,9\% \pm 0,2$ para plantas sob sombreamento

natural e a pleno sol, respectivamente). Consequentemente, a relação C/N apresentou seus menores valores em junho 2011 (5f). Com exceção do mês de junho 2011, todos os demais meses avaliados no presente trabalho apresentaram diferenças estatísticas entre os tratamentos de luz ($p \leq 0,05$), com as plantas expostas a pleno sol sempre apresentando os maiores valores.

Área foliar e área foliar específica

Durante o período de estudo foi verificado dois padrões de crescimento em relação a área foliar unitária (Figura 6). Durante a estação chuvosa, as folhas de *C. blanchetianus* tiveram melhores condições de expansão foliar, de modo que a área foliar registrada em agosto foi ~4x maior ($15,5 \pm 0,7 \text{ cm}^2$) do que aquela registrada no mês de fevereiro ($3,9 \pm 0,3 \text{ cm}^2$) (Figura 7). Em geral, as folhas coletadas durante a estação seca (novembro 2011 e fevereiro 2012) e cultivadas a pleno sol evidenciaram uma área foliar média 34% e 42% inferior do que a área foliar verificada nos meses de agosto de 2011 e julho de 2012, respectivamente. Por outro lado, as folhas desenvolvidas durante a estação seca, não somente foram menores do que aquelas da estação chuvosa, como não se evidenciaram diferenças significativas entre os tratamentos de luz (Figura 7). A AFE foi outro parâmetro que caracterizou muito bem as estações seca e chuvosa. Independente das condições de luz, os maiores valores foram verificados durante a estação chuvosa – agosto/2011 ($17,2 \pm 2,0 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$) e no mês de maio/2012 ($21,9 \pm 1,7 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$) quando se re-iniciou um novo período de chuvas.

DISCUSSÃO

Os maiores valores de P_N nos meses de maio e junho podem ter sido consequência do período de floração e frutificação na espécie estudada, assim como também relatado em plantas de *Coffea arabica* cultivados com a razão fonte x dreno alteradas durante um ano de cultivo (DaMatta et al., 2008) ou mesmo em plantas de *Citrus sinensis* (Monerri et al., 2011) e *Helleborus niger* (Salopeki-Sondi et al., 2000). O declínio observado em P_N no mês de agosto, juntamente com um aumento na g_s e E deve ser um simples efeito de causa e efeito, onde uma diminuição na pluviosidade leva a uma diminuição da fotossíntese e uma elevação da perda de água por evapotranspiração, caso as temperaturas atmosféricas e o DPV sejam elevadas nesta época. Neste trabalho descrevemos que houve uma correlação positiva ($r^2 = 0,70$, $p \leq 0,05$) entre a P_N e a precipitação e uma correlação negativa ($r^2 = -0,47$; $p \leq 0,05$) entre

a P_N e o DPV. Mostramos ainda que houve uma correlação significativa entre P_N e g_s ($r^2 = 0,20$; $p \leq 0,05$), P_N e E ($r^2 = 0,10$; $p \leq 0,05$) e E e g_s ($r^2 = 0,25$; $p \leq 0,05$). Esse comportamento direto da precipitação com as taxas fotossintéticas geralmente são mostradas para espécies aclimatadas (Craven et al., 2011; Souza et al., 2010a). (Pompelli et al., 2010a), ao estudar o comportamento de plantas jovens de pinhão-manso cultivadas em casa de vegetação, mostrou que a condutância estomática das plantas cultivadas com privação de água era fortemente diminuída, alcançando valores próximos de zero; entretanto, a g_s era rapidamente e significativamente recuperada após 24 horas de re-hidratação do substrato.

Neste estudo, descrevemos uma forte elevação na razão C_i/C_a , o que provavelmente significa que o CO_2 que adentra pelo estômato não está sendo eficientemente utilizado, o que denota problemas na maquinaria enzimática do ciclo de Calvin (Araújo et al., 2008; Warren, 2004) ou então uma regulação por fatores não estomáticos, como por exemplo condutância mesofílica (Grassi and Magnani, 2005; Ni and Pallardy, 1992; Patakas et al., 2003). É digno de nota que a razão C_i/C_a demonstra o quanto de CO_2 há no espaço subestomático em relação a concentração de CO_2 atmosférico (Chaves, 2002).

Normalmente o conteúdo dos carboidratos solúveis está diretamente relacionado com a fotossíntese (Mohotti and Lawlor, 2002; Silva et al., 2010b). No presente estudo os maiores valores do teor de carboidratos foram encontrados na estação chuvosa, época na qual maiores valores de fotossíntese foram registrados. Entretanto o teor de amido seguiu um padrão inverso, apresentando maiores valores na estação seca. Esse fato pode ser devido a problemas na translocação de açúcares advindos da fotossíntese, uma vez que esse processo demanda água (Dunford, 2010), que é escassa neste período. É sabido, ainda, que grandes acúmulos de amido nas folhas pode ser prejudicial para a maquinaria fotossintética, pois os grãos de amido – estocados no estroma – bloqueiam a perfeita organização dos tilacóides e estes são comprimidos contra a membrana do cloroplasto podendo ocasionar a desnaturação das granas e levando a retroinibição da fotossíntese (Bondada and Syvertsen, 2005; Schaffer et al., 1986).

Os teores de proteínas solúveis e proteínas totais seguiram o padrão de maiores valores na estação chuvosa, com quedas significativas na estação seca, fato esse que pode ter ocorrido devido a hidrólise protéica, originando aminoácidos com função de ajustamento osmótico, por exemplo, ou então para a síntese de novas proteínas, como aquelas funcionais durante o estresse hídrico (Campos et al., 2012). O conteúdo de

aminoácidos seguiu um padrão semelhante ao de proteínas, apresentando redução no período mais seco, possivelmente porque esses aminoácidos foram mobilizados para a construção de moléculas estruturais, auxiliando assim na adaptação da planta a seca (Chimenti et al., 2002) ou mesmo aquelas funcionais durante o estresse hídrico (Campos et al., 2012). A perda de proteínas e aminoácidos pode estar associada a senescência foliar, fenômeno este característico da estação seca (Beltrano et al., 2006; Nooden et al., 1997).

A clorofila é uma das primeiras moléculas a serem afetadas de forma negativa pelo estresse hídrico (Pompelli et al., 2010a; Silva et al., 2010a). No presente trabalho foi relatado um decréscimo o conteúdo de clorofilas totais, principalmente durante os meses secos (outubro de 2011 a fevereiro de 2012). Essa diminuição, em parte, pode ser atribuída a fotoproteção do fotossistema II (Pompelli et al., 2010a), uma vez que uma diminuição da concentração da clorofila diminui a pressão sobre os fotossistemas e isso é muito importante principalmente em condições de déficit hídrico e sob altas irradiâncias (Pompelli et al., 2010c), características típicas da estação seca (Thomas and Stoddart, 1980). Esse decréscimo pode ser atribuído ao aumento da atividade da enzima clorofilase (Sudhakar et al., 1997) que é fortemente estimulada em consequência do estresse hídrico (Gholami et al., 2012; Mihailović et al., 1997)..

A clorofila *b* (Chl *b*) tem considerável importância na adaptação da planta a luminosidade reduzida (Carelli et al., 2006; Fahl et al., 1994). Isso se deve ao efeito amplificador de absorção de luz, *i.e.*, capacidade de captar a luz em comprimentos de onda maiores e transferência desta para o centro de reação, composto basicamente por clorofila *a* (Chl *a*) (Blankenship, 2010). No completo LHCII, do fotossistema II, há em torno de 14 moléculas de clorofilas por molécula de proteína LHC, sendo 8 moléculas de Chl *a* e 6 moléculas de Chl *b*, numa razão Chl *a* / Chl *b* de 1,3 (Kühlbrandt et al., 1994). No entanto, um típica folha de sombra, por exemplo, apresenta em geral, uma razão Chl *a* / Chl *b* de 1,6 a 2,2 (Porra, 2002), isso por que em regiões sombreadas, a luz incide de maneira difusa através do dossel, de forma que a Chl *b* auxilia na captação dessa luz, com comprimentos de onda levemente maiores. Entretanto, verifica-se, neste trabalho que a razão Chl *a* / Chl *b* foi aproximadamente constante nas plantas cultivadas a pleno sol, mas com uma forte elevação desta razão nas plantas cultivadas sob sombra durante os meses secos (Tabela 1). Tal fato pode ter sido causado pela abscisão foliar das plantas vizinhas, o que expôs as plantas de *C. blanchetianus* que antes estavam cultivadas sob sombreamento a uma exposição foliar mais elevada em consequência do

déficit hídrico.

Os carotenóides são moléculas fotoprotetoras atuando na dissipação do excesso de energia e na prevenção da formação das espécies reativas de oxigênio (Beltrano et al., 2006; Nooden et al., 1997). O aumento de carotenóides em períodos mais secos pode ser atribuído ao déficit hídrico e altas irradiâncias. Como é típico desses períodos, mais luz é captada, portanto há uma maior carga de elétrons que não é dissipada, pois geralmente há uma redução considerável na fotossíntese, resultando no que é frequentemente descrito como excesso de energia de excitação (Müller et al., 2001). Essa carga não dissipada na forma fotoquímica, deve ser dissipada por processos não fotoquímicos, *e.g.*, ressonância, fluorescência e calor. Acontece que um aumento do poder redutor não dissipado, leva a formação de clorofila tripleto (Shepanski et al., 1984) o que acaba levando a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) e oxidação de pigmentos e proteínas, especialmente a proteína D1, subunidade do centro de reação do fotossistema II (Asada, 1999). Neste sentido os carotenóides, principalmente a zeaxantina tem uma capacidade ímpar de dissipar o excesso de energia na forma de calor (Chen and Cheng, 2003; Demmig-Adams et al., 1988; Havaux and Niyogi, 1999; Ruban et al., 1993), de forma segura, tal que não prejudica os fotossistemas. Esse processo é chamado de ciclo das xantofilas, no qual após uma série de reações de de-epoxidação, dissipa o excesso de energia de excitação antes que ele atinja o fotossistema II (Demmig-Adams and Adams III, 2006; Müller et al., 2001). Assim uma maior concentração de clorofila nos meses chuvosos e uma maior concentração de carotenóides nos meses mais secos é em geral verificada em plantas com grande capacidade de aclimação (Arcoverde et al., 2011; Campos et al., 2012; Loggini et al., 1999; Pompelli et al., 2010a; Pompelli et al., 2010c; Souza et al., 2010a; Souza et al., 2010b). Isso pode ser reforçado pelo aumento na razão Car/Chl totais na estação seca (Tabela 1).

Plantas com metabolismo fotossintético do tipo C_3 , discriminam mais intensamente o ^{13}C (Farquhar et al., 1989) e por isso apresentam variações na abundância isotópica de $\delta^{13}C$ que variam de -20 a -34‰ (Alves et al., 2006). Entretanto, adaptações que levam a maiores relações $^{13}C/^{12}C$ parecem ser uma resposta da vida sob condições mais limitantes, como sob os ambientes xéricos (Ehleringer, 1991; Ehleringer and Cooper, 1988; Ehleringer et al., 1992). Em períodos mais secos, com a diminuição da g_s pode haver uma elevação da razão C_i/C_a , fato que pode levar a uma menor discriminação contra o ^{13}C em relação ao ^{12}C , mostrando valores menos negativos de

$\delta^{13}\text{C}$ (Pate, 2001). Os dados apresentados, neste estudo, então, corroboram os anteriormente descritos para outras plantas com metabolismo C_3 (Pate, 2001).

Depois da disponibilidade de água, o nitrogênio é o fator que mais limita a produtividade (Parron et al., 2004). O nitrogênio é considerado um dos macronutrientes mais importantes para o crescimento vegetal. Isso ocorre devido as muitas formas químicas e os diferentes níveis de oxidação a que pode ser submetido esse elemento, além de sofrer várias transformações tanto de âmbito químico como de âmbito biológico (Rasmussen, 1998). Os solos, em relação a atmosfera, é em geral enriquecido de ^{15}N (Parron et al., 2004). Assim, o teor de ^{15}N foliar pode refletir a dinâmica desse nutriente no ecossistema assim como elucidar de que maneira a vegetação está utilizando esse nutriente, através da fixação e a remobilização (Ometto et al., 2006). Esse mesmo autor em seu trabalho na região amazônica encontrou valores de $\delta^{15}\text{N}$ na ordem de 5,3, considerados pelo autor como muito elevados. Neste estudo temos que os menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foram observados no mês de abril ($6,6 \pm 0,3$ e $6,5 \pm 0,2$ para plantas sombreadas e a pleno sol, respectivamente). Estes valores, podem, então, indicar que no solo da região estudada há uma certa abundância de ^{15}N (Ometto et al., 2006), fato que pode ter contribuído nos maiores valores de ^{15}N foliar. Além disso, maiores valores de ^{15}N foliar, durante a estação seca, pode refletir um consumo incompleto de nitrato através do processo de desnitrificação (Houlton et al., 2006). Não obstante, em regiões ou períodos chuvosos, as variações de $\delta^{15}\text{N}$ podem ser maiores, uma vez que, neste sistema há uma maior perda de nitrogênio na forma gasosa (Houlton et al., 2006), diminuindo, portanto o acúmulo de ^{15}N no solo e, por consequência, nos sistemas vivos (Nardoto et al., 2008). Pode-se, verificar, ainda que as plantas sombreadas, virtualmente mais protegidas, acumularam mais nitrogênio total em suas folhas, uma evidência circunstancial da menor perda de nitrogênio através da lixiviação. Outros trabalhos também verificaram esse fenômeno (An et al., 2008; Lemenih et al., 2005; Mainville et al., 2004; Rasmussen, 1998); e descreveram uma maior abundância de ^{15}N nestes sistemas (An et al., 2008).

O estresse hídrico, assim como outros estresses abióticos, pode levar a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), o que levaria ao estresse oxidativo, o que pode causar danos na estrutura de proteínas, lipídios, ácidos nucleicos (Mittler and Zilinskas, 1994). Um maior acúmulo de MDA pode ser um indicativo de estresse oxidativo, pois essa molécula é o produto da peroxidação de lipídios de membrana (Foyer et al., 2000; Noctor et al., 2002; Pompelli et al., 2010a) o que poderia explicar o fato do aumento de

MDA estar correlacionado com o aumento de H_2O_2 , ($r^2= 0,44$; $p \leq 0,05$).

O acúmulo de prolina durante os meses de déficit hídrico pode ser refletido como uma estratégia da planta na tentativa de reduzir o potencial osmótico e contribuir para o ajustamento osmótico (Verbruggen and Hermans, 2008). Entretanto o acúmulo de prolina traz consigo diversas vantagens além da ferramenta de ajuste osmótico. Essa molécula pode evitar danos a membranas plasmáticas e desnaturação de proteínas através da evitação da formação de alguns tipos de EROs, principalmente de radicais hidroxilas (Verbruggen and Hermans, 2008)). Isso se dá devido ao fato de que durante a síntese de prolina há gasto de NADPH (Jortzik et al., 2010; Perassolo et al., 2007), o que reduz a pressão sobre os fotossistemas, quando o ciclo de Calvin está sobreexcitado. Neste sentido a síntese de prolina, através da enzima P5C-sintetase NAD(P)H-dependente (P5CS), pode ser uma resposta adaptativa em que a regeneração de $NAD(P)^+$ poderia explicar o efeito de fotoproteção (Delauney and Verma, 1993; Hasegawa et al., 2000; HongBo et al., 2006);. Há indícios de que o estresse hídrico leve a síntese de prolina como uma resposta adaptativa da planta, uma vez que a prolina pode funcionar como um osmólito não tóxico dos componentes citosólicos (Delauney and Verma, 1993). No entanto, há evidências de que o acúmulo de prolina seja um sinal de stress induzido por perturbações metabólicas, em vez de estar envolvido, necessariamente na sua evitação (Silveira et al., 2009; Viégas and Silveira, 1999).

É notório que os maiores valores de área foliar das plantas sombreadas podem ser explicados através da menor disponibilidade de luz (Fahn, 1990; Pompelli et al., 2010b). Entretanto, folhas com maiores áreas foliares unitárias, têm certa dificuldade de liberar calor sensível e o mecanismo de resfriamento da folha se dá, quase que exclusivamente, via liberação de calor latente de evaporação, o qual promove um resfriamento da folha às custas de perda de vapor d'água (Green, 1993; Hall et al., 1998; Wang et al., 2006). É bem conhecido que espécies pioneiras crescem e se desenvolvem melhor quando a pleno sol do que a sombra (Goodale et al., 2012). Entretanto, como o processo de expansão foliar é dependente de água, uma maior área foliar unitária, nas plantas desenvolvidas a pleno sol, não pôde ser verificada durante os meses de seca, fato distinto do que ocorreu nos meses chuvosos. Tal comportamento se deve, possivelmente, porque nesta época muitas das plantas adjacentes a *C. blachetianus* perdem suas folhas, o que eleva significativamente a incidência de luz no interior da mata, fazendo com que as folhas das plantas sombreadas se comportem semelhantemente aquelas expostas a pleno sol. Essa capacidade de alterar a estrutura da

folha em resposta as variações de luminosidade caracteriza um atributo comum das espécies que apresentam amplo potencial de aclimatação, fenômeno bem descrito na literatura como plasticidade fenotípica (Ryerson and Dengler, 1994; Strauss-DeBenedetti and Bazzaz, 1991; Terashima et al., 2006; Valladares et al., 2006; Valladares et al., 2000). Mesmo que o estudo da plasticidade fenotípica não tenha sido o objetivo deste trabalho, pode-se evidenciar que *C. blanchetianus* é uma espécie bastante plástica, visto sua alta capacidade de aclimatação.

A área foliar específica, como uma razão entre a área e a massa da folha, é uma das características foliares que melhor caracteriza o funcionamento das plantas (Garnier et al., 2001). A área foliar específica reflete um “trade-off” fundamental no funcionamento de plantas entre uma rápida produção de biomassa e uma eficiente conservação de nutrientes (Araújo and Haridasan, 2007) Esse parâmetro, no presente trabalho, diminuiu ao longo do período de análise, apresentando maiores valores no período chuvoso (abril 2011 e junho 2011). A diminuição desses valores na estação seca, pode ser um reflexo da diminuição dos recursos no ambiente ou mesmo ao déficit hídrico, como anteriormente relatado em diversas espécies de plantas (Poorter et al., 1999).

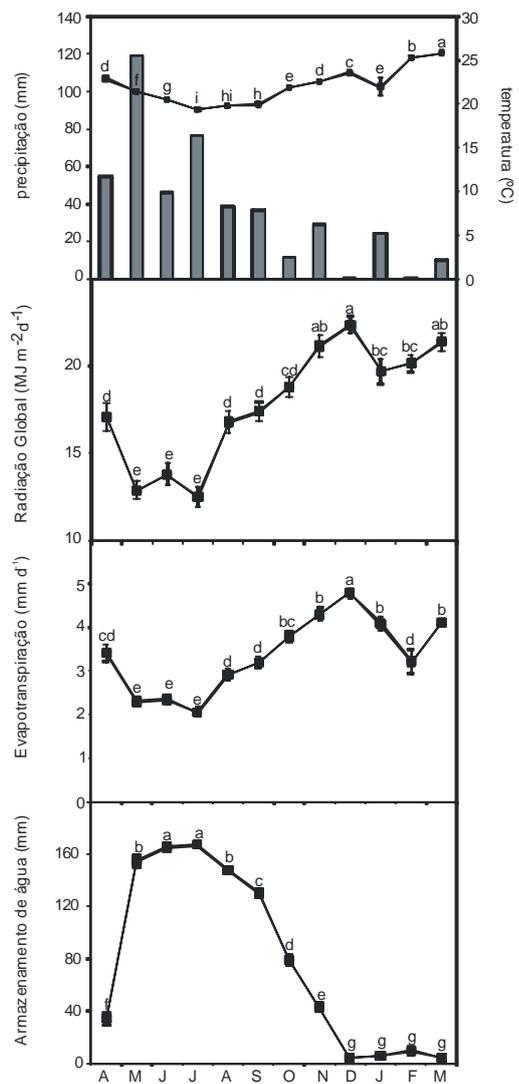


Figura 1

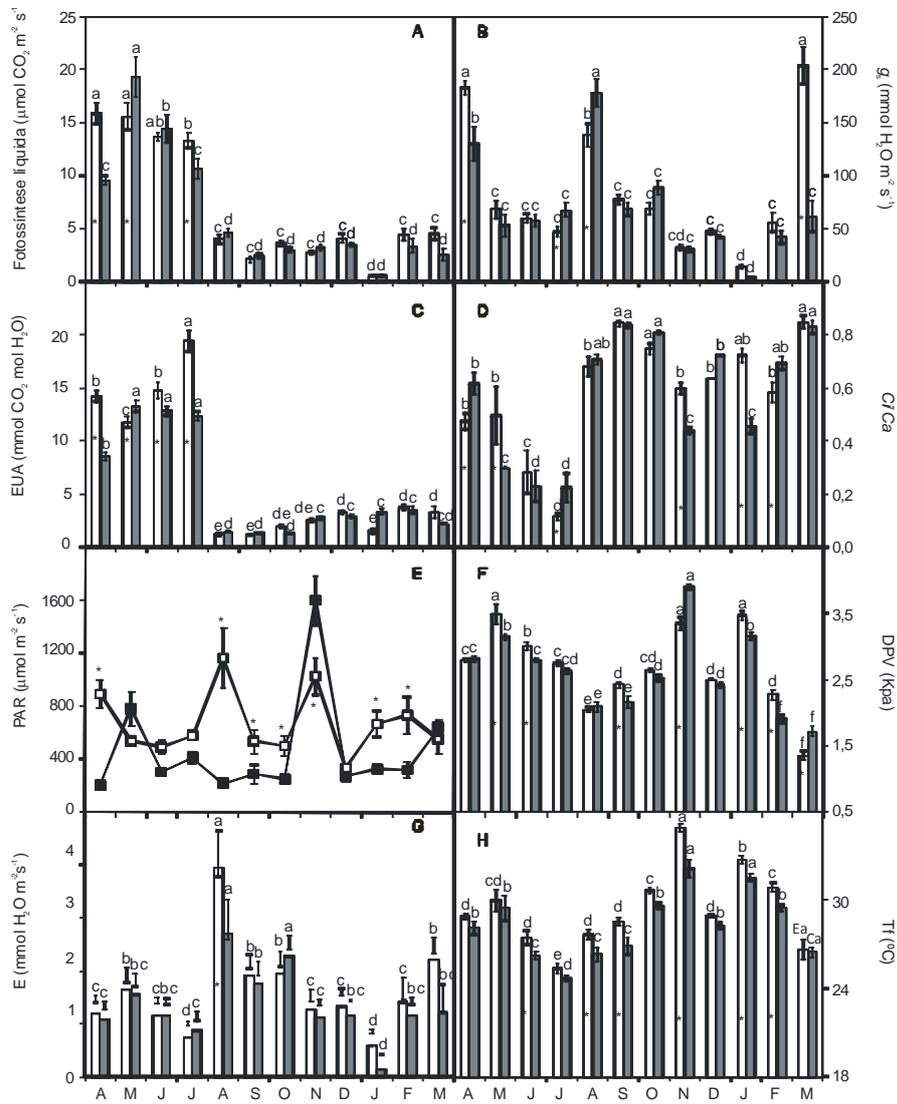


Figure 2

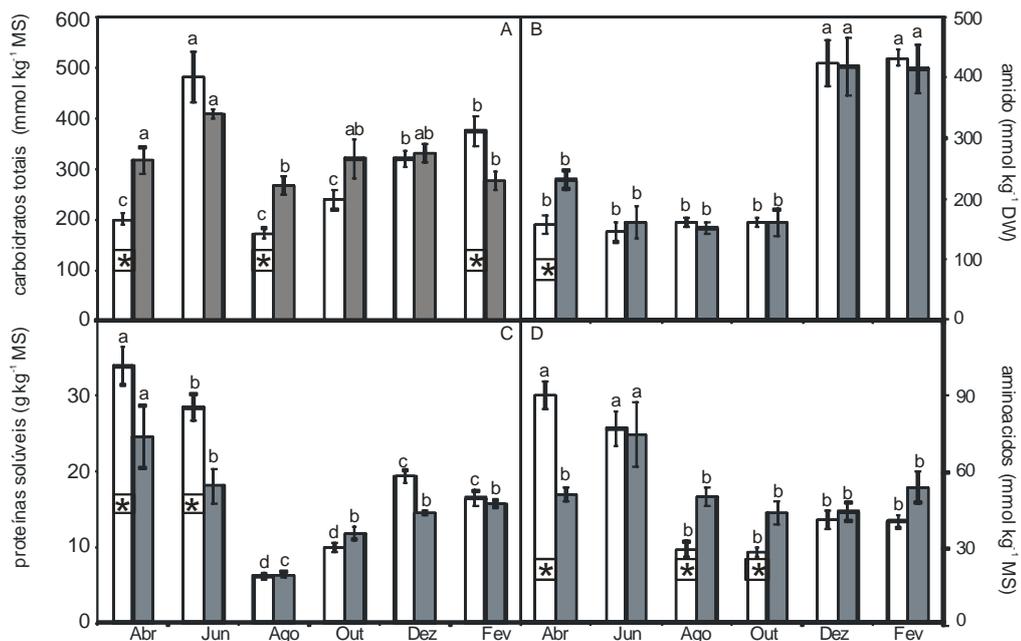


Figura 3

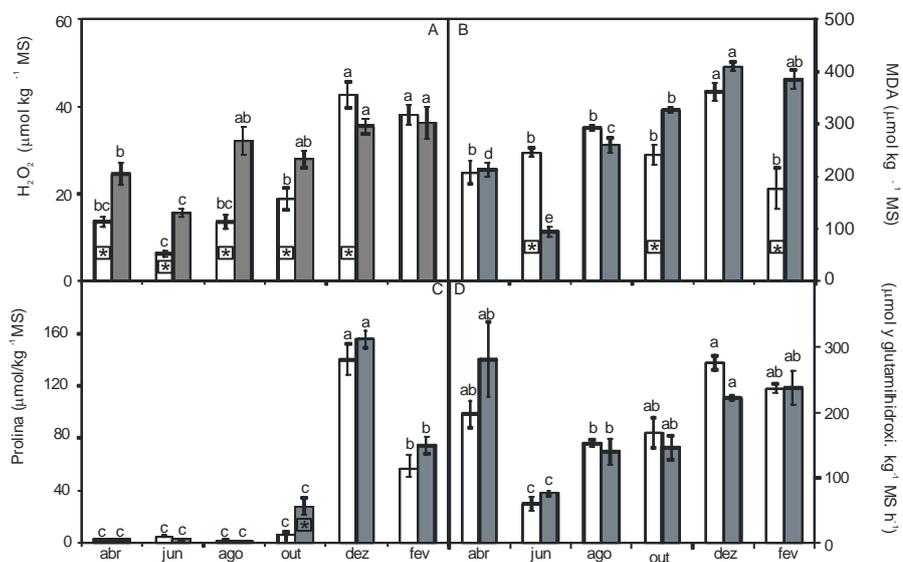


Figura 4

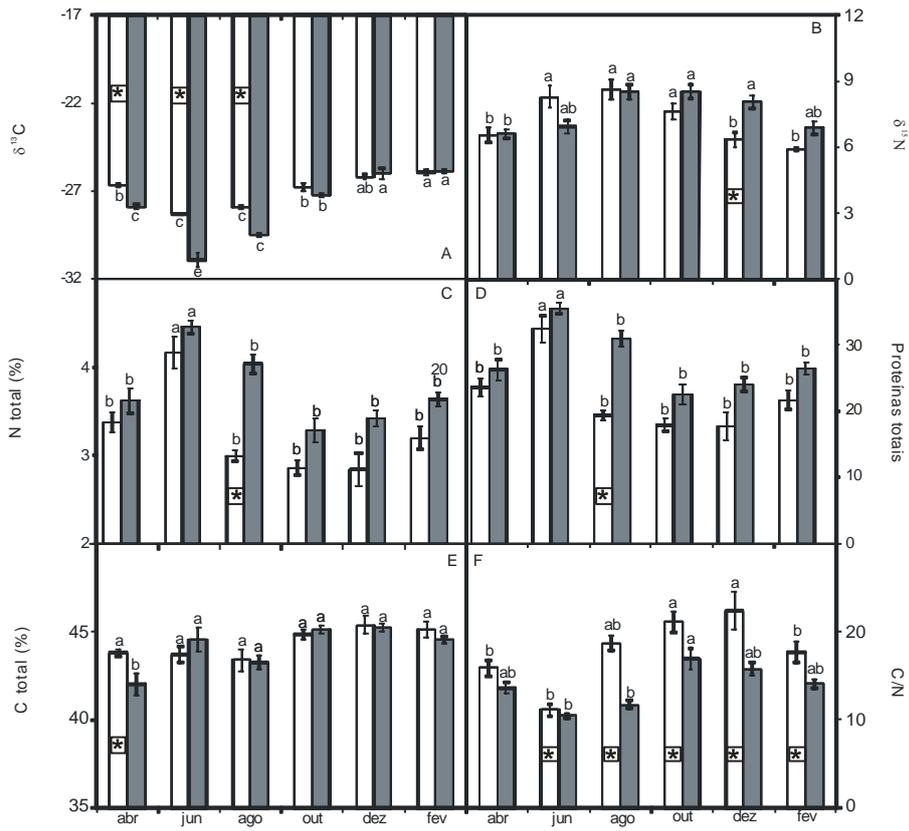


Figura 5

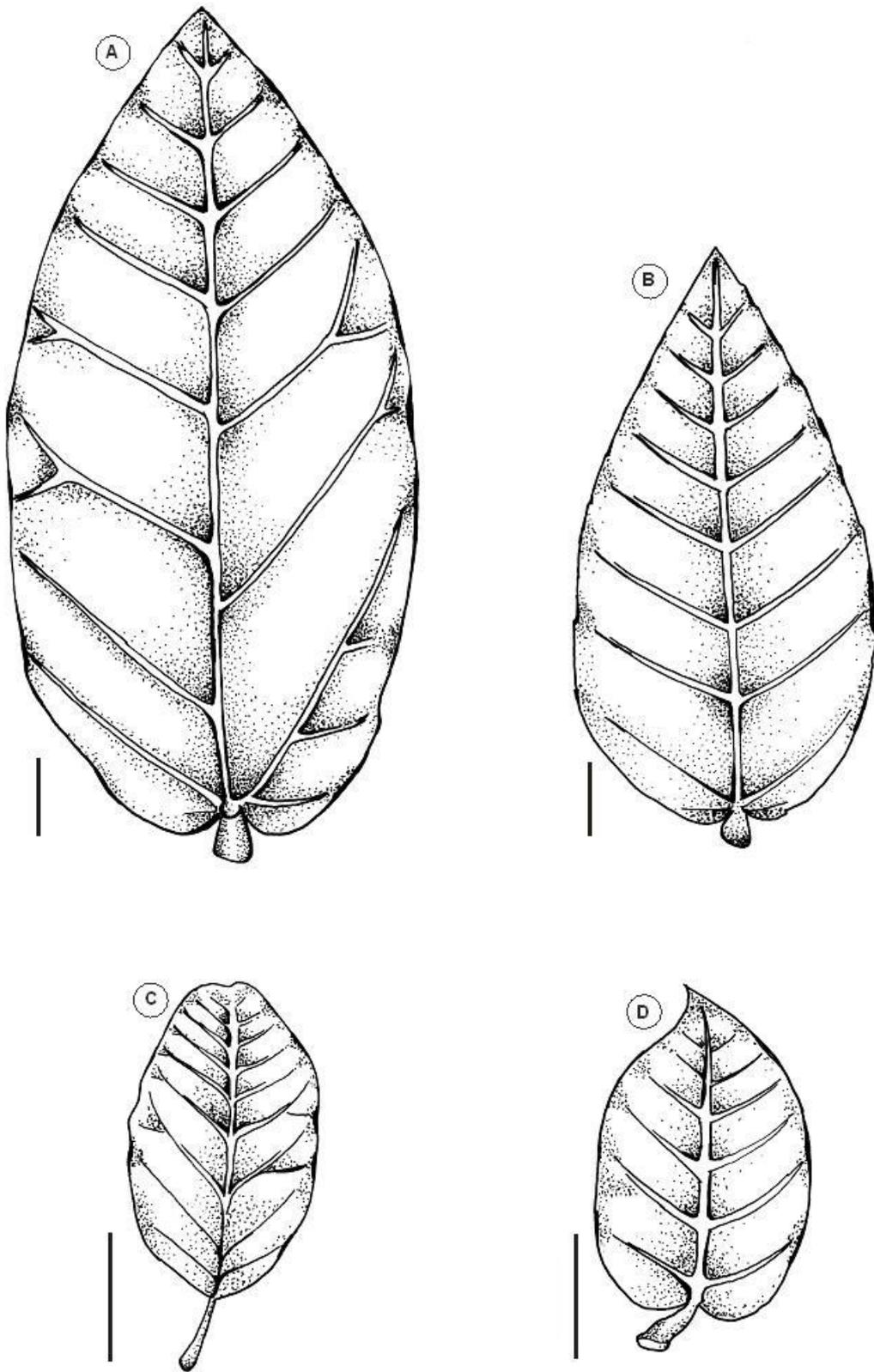


Figura 6

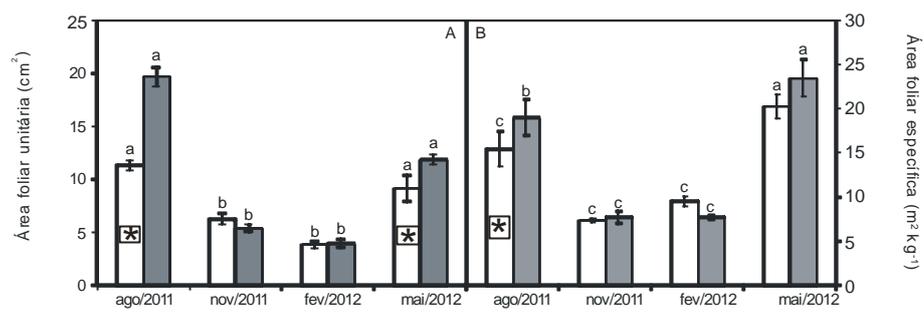


Figura 7

Lista de figuras

Figura 1: Características climáticas. Precipitação total e temperaturas médias mensais (A); radiação global na superfície da planta (B); taxa atual de evapotranspiração (C); balanço hídrico do solo (D) de abril de 2011 a março de 2012. Diferenças significativas entre os meses são representados através de letras minúsculas ($P \leq 0,01$, teste de Newman Keuls) Os valores representam a média (\pm SD). Fonte: Agritempo (2012).

Figura 2: Fotossíntese líquida, P_N (A), condutância estomática, g_s (B) eficiência do uso da água EUA (C), razão C_i/C_a (D), radiação fotossinteticamente ativa PAR (E), déficit de pressão de vapor DPV (F), transpiração E (G) e temperatura foliar Tf (H) medidas em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail. crescidas em campo, expostas a condições de plena incidência luminosa (barras brancas) e sombreamento natural (barras pretas). Essas medidas foram realizadas entre 08:00 e 09:00 h de abril de 2011 a março de 2012. Diferenças significativas entre os meses são representados através de diferentes letras minúsculas ($P \leq 0,01$, teste Newman – Keuls) e diferenças significativas entre condições de luminosidade entre os mesmos meses são representados através de asteriscos (*) (teste t; $p \leq 0,05$). Os valores representam a média (\pm SE), $n = 10$).

Figura 3: Carboidratos totais (A), amido (B) proteínas solúveis (C) e aminoácidos (D) medidos em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail. crescidas em campo submetidas a pleno sol (Barras brancas) sombreamento natural (Barras pretas). Essas medidas foram feitas entre 08:00 e 09:00 h em seis diferentes meses. Os valores representam a média (\pm SE). $N=10$. Para mais detalhes ver Fig. 2.

Figura 4 – Peróxido de Hidrogênio H_2O_2 (A), Aldeído Malônico MDA (B), Prolina (C) e Glutamina sintetase GS (D) medidos em folhas de *Cróton blanchetianus* Bail, crescidas a pleno sol (Barras brancas) ou sob sombreamento natural (Barras pretas). Essas medidas foram realizadas entre 08:00 e 09:00h em seis diferentes meses. Os valores representam a média (\pm SE) $n = 10$. Para mais detalhes ver Figura 2.

Figura 5: Taxa de isótopos de carbono $\delta^{13}C$ (A), isótopos de nitrogênio $\delta^{15}N$ (B), nitrogênio foliar total (C), proteínas totais (D), carbono foliar total (E), razão

carbono/nitrogênio (F) medidas em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail expostas a pleno sol (barras brancas) e sombreamento natural (barras pretas). Essas medidas foram feitas entre 08:00 e 09:00 em seis diferentes meses. Os valores representam a média (\pm SE). N=5. Para mais detalhes ver figura 2.

Figura 6: Diagrama ilustrado da morfologia foliar de *Croton blanchetianus* durante a estação chuvosa (A, B) ou durante a estação seca (C, D), em plantas cultivadas a pleno sol (A, C) ou sombreamento natural (< 70%). Verificar o desvio do padrão de nervação com a diminuição da área foliar. Barras 1 cm.

Figura 7: Área foliar unitária (A) e área foliar específica (B) medidas em folhas de plantas de *Croton blanchetianus* Bail expostas a pleno sol (barras brancas) e sombreamento natural (barras pretas). Folhas coletadas em quatro diferentes meses. Diferença entre os ambientes de luz estão representadas com (*).

Tabela 1: Composição de Clorofilas e Carotenóides medidas em folhas de *Croton blanchetianus* expostas a pleno sol e sob sombreamento em seis diferentes meses. Medidas foram realizadas entre 08:00 e 09:00. Na mesma coluna, diferenças entre os meses são representadas por letras minúsculas (Newman-Keuls test, at $P \leq 0.001$). Asteriscos denotam diferenças entre os tratamentos de luz, dentro do mesmo mês (Newman-Keuls test, at $P \leq 0.01$). Os valores representam a média (\pm SE) $n=10$.

| Parametros | Chl "a + b" (g kg ⁻¹ MS) | | | | Chl a : b ratio | | | | Total carotenoids | | | | Carotenoids / Chl | | | |
|------------|-------------------------------------|----|-------------|----|-----------------|---|-------------|---|-------------------|----|-------------|----|-------------------|---------------|-------------|---|
| | Pleno sol | | sombreado | | Pleno sol | | sombreado | | Pleno so | | sombreado | | Full sun | Natural shade | | |
| Abril | 2.20 ± 0.12 | b | 2.30 ± 0.32 | c | 2.42 ± 0.07 | a | 2.11 ± 0.14 | b | 0.39 ± 0.07 | ab | 0.41 ± 0.06 | b | 0.21 ± 0.02 | b | 0.19 ± 0.02 | b |
| Junho | 2.78 ± 0.13 | ab | 3.50 ± 0.18 | b* | 2.47 ± 0.10 | a | 1.97 ± 0.04 | b | 0.43 ± 0.06 | ab | 0.39 ± 0.02 | b | 0.15 ± 0.01 | c | 0.14 ± 0.01 | c |
| Agosto | 3.17 ± 0.24 | a | 4.80 ± 0.20 | a* | 2.47 ± 0.10 | a | 2.18 ± 0.05 | b | 0.44 ± 0.05 | ab | 0.70 ± 0.06 | a* | 0.13 ± 0.00 | c | 0.13 ± 0.01 | c |
| Outubro | 1.32 ± 0.09 | c | 2.04 ± 0.23 | c* | 2.61 ± 0.03 | a | 2.67 ± 0.05 | a | 0.30 ± 0.01 | b | 0.46 ± 0.05 | b* | 0.22 ± 0.01 | b | 0.21 ± 0.01 | b |
| Dezembro | 1.54 ± 0.21 | bc | 1.86 ± 0.14 | c | 2.88 ± 0.09 | a | 2.73 ± 0.17 | a | 0.59 ± 0.08 | a | 0.66 ± 0.04 | a | 0.30 ± 0.01 | a | 0.32 ± 0.02 | a |
| Fevereiro | 1.37 ± 0.14 | c | 1.95 ± 0.16 | c | 2.57 ± 0.15 | a | 2.45 ± 0.23 | a | 0.52 ± 0.03 | a | 0.54 ± 0.06 | ab | 0.31 ± 0.02 | a | 0.31 ± 0.02 | a |

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agritempo, 2012. Sistema de Monitoramento Agrometeorológico. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, São José dos Campos.
- Alves, B.J.R., Zotarelli, L., Jantalia, C.P., Boddey, R.M., Urquiaga, S., 2006. Emprego de isótopos estáveis para o estudo do carbono e do nitrogênio no sistema solo-planta, Processos biológicos no sistema solo-planta, 1 ed. Embrapa informação tecnológica, Brasília, p. 368.
- An, S., Zheng, F., Zhang, F., Van Pelt, S., Hamer, U., Makeschin, F., 2008. Soil quality degradation process along a deforestation chronosequence in the Ziwoiling area, China. *Catena* 75, 248-256.
- Araújo, J., Haridasan, M., 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasil. Bot.* 30, 533-542.
- Araújo, W.L., Dias, P.C., Moraes, G.A.B.K., Celin, E.F., Cunha, R.L., Barros, R.S., DaMatta, F.M., 2008. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiol Biochem* 46, 884-890.
- Arcoverde, G.B., Rodrigues, B.M., Pompelli, M.F., Santos, M.G., 2011. Water relations and some aspects of leaf metabolism of *Jatropha curcas* young plants under two water deficit levels and recovery. *Braz J Plant Physiol* 23, 123-130.
- Asada, K., 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Ann Rev Plant Phys* 50, 601-639.
- Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39, 205-207.
- Beltrano, J., Ronco, M.G., Arango, M.C., 2006. Soil drying and rewatering applied at three grain developmental stages affect differentially growth and grain protein deposition in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Braz J Plant Physiol* 18, 341-350.
- Blankenship, R.E., 2010. Photosynthesis: The light reactions, in: Taiz, L., Zeiger, E. (Eds.), *Plant Physiology* 5th edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts, pp 163-197.
- Bondada, B.R., Syvertsen, J.P., 2005. Concurrent changes in net CO₂ assimilation and chloroplast ultrastructure in nitrogen deficient citrus leaves. *Environ Exp Bot* 54, 41-48.

- Bradford, M., 1976. Rapid and quantitative method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Annual Biochem* 72, 284-252.
- Campos, M.L.O., Hsie, B.S., Granja, J.A.A., Correia, R.M., Silva, S.R.S., Almeida-Cortez, J.S., Pompelli, M.F., 2012. Photosynthesis and antioxidant activity mechanisms in *Jatropha curcas* L. under salt stress. *Braz J Plant Physiol* 24, 55-67.
- Carelli, M.L.C., Fahl, J.I., Ramalho, J.D.C., 2006. Aspects of nitrogen metabolism in coffee plants. *Braz J Plant Physiol* 18, 9-21.
- Chaves, M.M., 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth. Annals of Botany* 89, 907-916.
- Chen, L.-S., Cheng, L., 2003. Both xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and the antioxidant system are up-regulated in grape (*Vitis labrusca* L. cv. Concord) leaves in response to N limitation. *J Exp Bot* 54, 2165-2175.
- Chimenti, C.A., Pearson, J., Hall, A.J., 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crop Res* 75, 235-246.
- Craven, D., Dent, D., Braden, D., Ashton, M.S., Berlyn, G.P., Hall, J.S., 2011. Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *For Ecol Man* 261, 1643-1653.
- DaMatta, F.M., Cunha, R.L., Antunes, W.C., Martins, S.C.V., Araujo, W.L., Fernie, A.R., Moraes, G.A.B.K., 2008. In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytol* 178, 348-357.
- Delauney, A.J., Verma, D.P.S., 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J* 4, 215-223.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W., 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol* 172, 11-21.
- Demmig-Adams, B., Winter, K., Krüger, A., Czygan, F., 1988. Zeaxanthin and heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress. *Plant Physiol* 87, 17-24.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Reders, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal Chem* 28, 350-356.
- Dunford, S., 2010. Translocation in the Phloem, in: Taiz, L., Zeiger, E. (Eds.), *Plant Physiology*, 5th edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp 271-

303.

Ehleringer, J., Dawson, T.E., 2007. Stable isotopes record ecological change, but a simple network will be critical. *Terrestrial Ecology* 1, 19-24.

Ehleringer, J.R., 1991. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fractionation and its utility in terrestrial plant studies, in: Coleman, D.C., Fry, B. (Eds.), *Carbon isotope techniques*. Academic Press, New York, pp 187-200.

Ehleringer, J.R., Cooper, T.A., 1988. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia* 76, 562-566.

Ehleringer, J.R., Phillips, S.L., Comstock, J.P., 1992. Seasonal variation in the carbon isotopic composition of desert plants. *Funct Ecol* 6, 396-404.

EMBRAPA, 2000. Solos do nordeste, Recife.

Fahl, J.I., Carelli, M.L.C., Vega, J., Magalhães, A.C., 1994. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). *J Hort Sci* 69, 161-169.

Fahn, A., 1990. *Plant Anatomy*. 2nd edition, 2nd ed. Butterworth Heinemann, Oxford, USA.

Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Phys* 40, 503-537.

Foyer, C.H., Noctor, G., . *New Phytologist*. v. 146, p.-., 2000., 2000. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytol* 146, 359-388.

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., Navas, M.-L., 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol* 152, 69-83.

Ghashghaie, J., Badeck, F.-W., Lanigan, G., Nogués, S., Tcherkez, G., Deléens, E., Cornic, G., Griffiths, H., 2003. Carbon isotope fractionation during dark respiration and photorespiration in C_3 plants. *Phytochem Rev* 2, 145-161.

Gholami, M., Rahemi, M., Rastegar, S., 2012. Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (*Ficus carica* L.). *Sci Hort- Amsterdam* 143, 7-14.

Goodale, U.M., Ashton, M.S., Berlyn, G.P., Gregoire, T.G., Singhakumara, B.M.P., Tennakoon, K.U., 2012. Disturbance and tropical pioneer species: patterns of association across life history stages. *For Ecol Man* 277, 54-66.

Grassi, G., Magnani, F., 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak

- trees. *Plant Cell Environ* 28, 834-849.
- Green, S.R., 1993. Radiation balance, transpiration and photosynthesis of an isolated tree. *Agr Forest Meteorol* 64, 201-221.
- Hall, R.L., Allen, S.J., Rosier, P.T.W., Hopkins, R., 1998. Transpiration from coppiced poplar and willow measured using sap-flow methods. *Agr Forest Meteorol* 90, 275-290.
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.-K., Bohnert, H.J., 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 51, 463-499.
- Havaux, M., Niyogi, K.K., 1999. The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proc Nat Acad Sci USA* 96, 8762-8767.
- HongBo, S., ZongSuo, L., MingAn, S., 2006. Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits. *Colloids Surf B Biointerfaces* 47, 132-139.
- Houlton, B.Z., Sigman, D.M., Hedin, L.O., 2006. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforest. *Nat Acad Sci* 103.
- Intergovernmental Panel on Climate Change, I., 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC.
- Izanloo, A., Condon, A.G., Langridge, P., Tester, M., Schnurbusch, T., 59, 2008. Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. *J Exp Bot* 59, 3327-3346.
- Jortzik, E., Fritz-Wolf, K., Stum, N., Hipp, M., Rahlfs, S., Becker, K., 2010. Redox regulation of *Plasmodium falciparum* ornithine δ -aminotransferase. *J Mol Biol* 402, 445-459.
- Kramer, P.J., Boyer, J.S., 1995. Water relations of plants soils, San Diego.
- Kühlbrandt, W., Wang, D.N., Fujiyoshi, Y., 1994. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography. *Nature* 367, 614-621.
- Lemenih, M., Karlton, E., Olsson, M., 2005. Soil organic matter dynamics after deforestation along a farm field chronosequence in southern highlands of Ethiopia. *Agric Ecos Environ* 109, 9-19.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol* 148, 350-382.
- Lima, D.U., Oliveira, L.E.M., Soares, A., Filho, N.D., 2002. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira

(HEVEABRAZILIENSIS Mull. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. R Árvore 26, 377-383.

Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E., Navari-Izzo, F., 1999. Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. Plant Physiol 119, 1091-1099.

Machado, R.L., Carvalho, D.F., Costa, J.R., Oliveira, D.H., Pinto, M.F., 2008. Análise da erosividade das chuvas associada aos padrões de precipitação pluvial na região de Ribeirão das Lajes (RJ). R Bras Ci Solo 32, 2113-2123.

Mainville, N., Webb, J., Lucotte, M., Davidson, R., Betancourt, O., Cueva, E., Mergler, D., 2004. Decrease of soil fertility and release of mercury following deforestation in the Andean Amazon, Napo river valley, Ecuador. Sci Total Environment 368, 88-98.

Marengo, J.A., Chou, S.C., Kay, G., Alves, L.M., Pesquero, J.F., Soares, W.R., Santos, D.C., Lyra, A.A., Sueiro, G., Betts, R., Chagas, D.J., Gomes, J.L., Bustamante, J.F., Tavares, P., 2012. Development of regional future climate change scenarios in South America using the Eta CPTEC/HadCM3 climate change projections: climatology and regional analyses for the Amazon, São Francisco and the Paraná River basins. Clim Dynam 38, 1829-1848.

McChesney, J.D., Clark, A.M., Silveira, E.R., 1991. Antimicrobial diterpenes of *Croton sonderianus*, 1. Hardwickic and 3,4-secotrachylobanoic acids. J Nat Prod 54, 1625-1633.

Mihailović, N., Lazarević, M., Dželetović, Z., Vučković, M., Durdević, M., 1997. Chlorophyllase activity in wheat, *Triticum aestivum* L. leaves during drought and its dependence on the nitrogen ion form applied. Plant Sci 129, 141-146.

Mittler, R., Zilinskas, B., 1994. Regulation of pea cytosolic ascorbate peroxidase and other antioxidant enzymes during the progression of drought stress and following recovery from drought. Plant J 5, 397-405.

Mohotti, A.J., Lawlor, D.W., 2002. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. J Exp Bot 53, 313-322.

Monerri, C., Fortunato-Almeida, A., Molina, R.V., Nebauer, S.G., García-Luis, A., Guardiola, J.L., 2011. Relation of carbohydrate reserves with the forthcoming crop, flower formation and photosynthetic rate, in the alternate bearing ' Salustiana ' sweet orange (*Citrus sinensis* L.). Sci Hortic 129, 71-78.

Monteiro, J.M., Albuquerque, U.P., Neto, E.M.F.L., Albuquerque, M.M., Amorim,

- E.L.C., 2006., B.B.J.o.P.V.P.-. 2006. The effects of seasonal climate changes in the Caatinga on tannin levels in *Myracrodruon urundeuva* (Engl.) Fr. All. And *Anadenanthera colubrina* (Vell.). *Braz J Pharmacogn* 16, 338-344.
- Moore, S., Stein, W.H., 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *J Biol Chem* 221, 907-913.
- Moreira, A.R.P., Maracajá, P.B., Guerra, A., Siezenando Filho, F.A., Pereira, T.F.C., MOREIRA, A.R.P.M., P. B.; GUERRA, A. M. N. M.; SIZENANDO FILHO, F. A.; PEREIRA, T. F. C. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, Mo 2007. Composição florística e análise fitossociológica arbustivo-arbóreo no município de Caraúbas-RN. *Rev Ver Agroec* 2, 113-126.
- Müller, P., Xiao-Ping, L., Niyogi, K.K., 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol* 125, 1558-1566.
- Nardoto, G.B., Ometto, J.P.H.B., Ehleringer, J.R., Higuchi, N., Bustamante, M.M., Martinelli, L.A., 2008. Understanding the influences of spatial patterns on N availability within the Brazilian Amazon forest. *Ecosystems* 11, 1234-1246.
- Ni, B.-R., Pallardy, S.G., 1992. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiol* 99, 1502-1508.
- Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S., Foyer, C., 2002. Drought and oxidative load in wheat leaves. A predominant role for photorespiration? *Ann Botany* 89, 841-850.
- Nooden, L., Guiamét, J., John, I., 1997. Senescence mechanisms. *Physiol Plant* 101, 746-753.
- Ometto, J.P.H.B., Ehleringer, J.R., Domingues, T.F., 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. *Biogeochemistry* 79, 251-274.
- Oyama, M.D., Nobre, C.A., 2004. A simple potential vegetation model for coupling with the simple biosphere model (SIB). *Rev Bras Meteorologia* 1, 203-216.
- Parron, L.M., Bustamante, M.M., Camargo, P.B., 2004. Composição isotópica de carbono e nitrogênio em solos e plantas de ma mata de galeria: Efeiot do gradiente topográfico, in: Ministério da Agricultura, P.e.a. (Ed.). Embrapa, p. 24.
- Patakas, A., Kofidis, G., Bosabalidis, A.M., 2003. The relationships between CO₂ transfer mesophyll resistance and photosynthetic efficiency in grapevine cultivars. *Sci Hortic-Amsterdam* 97, 255-263.
- Pate, J.S., 2001. Carbon isotope discrimination and plant water-use efficiency: case scenarios for C₃ plants., *Stable isotope techniques in the study of biological process and*

- fuctioning of ecosystems. Plant Science and Biotechnology in Agriculture, Dordrecht.
- Perassolo, M., Quevedo, C., Busto, V., Ianone, F., Giulietti, A.M., Talou, J.R., 2007. Enhance of anthraquinone production by effect of proline and aminoindan-2-phosphonic acid in *Rubia tinctorum* suspension cultures. *Enzyme Microb Tech* 41, 181-185.
- Pereira, I.M., Andrade, L.A., Costa, J.R.M., Dias, J.M., 2001. Regeneração natural em um remanescente de Caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste Paraibano. *Acta Bot Bras* 15, 413-426.
- Pompelli, M.F., Barata-Luís, R.M., Vitorino, H.S., Gonçalves, E.R., Rolim, E.V., Santos, M.G., Almeida-Cortez, J.S., Endres, L., 2010a. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass Bioenerg* 34, 1207-1215.
- Pompelli, M.F., Martin, S.C., Celin, E.F., Ventrella, M.C., DaMatta, F.M., 2010b. What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf plasticity of coffee plants grown under full-sun and shady conditions? *Braz J Biol* 70, 1083-1088.
- Pompelli, M.F., Martins, S.C.V., Antunes, W.C., Chaves, A.R.M., DaMatta, F.M., 2010c. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *J Plant Physiol* 167, 1052-1060.
- Poorter, H., Garnier, E.,). 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components, in: Valladares, F.I.P.F. (Ed.), *In Handbook of Functional Plant Ecology* Marcel Dekker, New York, pp 81-120.
- Porra, R.J., 2002. The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*. *Photosynth Res* 73, 149-156.
- Rasmussen, L., 1998. Effects of afforestation and deforestation on the deposition, cycling and leaching of elements. *Agric Ecos Environ* 67, 153-159.
- Roland, F., Huszar, V.L.M., Farjalla, V.F., Amado, A.M., Ometto, J.P.H.B., 2012. Climate change in Brazil: perspective on the biogeochemistry of inland waters. *Braz J Biol* 72, 709-722.
- Ruban, A.V., Young, A.J., Horton, P., 1993. Induction of nonphotochemical energy dissipation and absorbance changes in leaves. *Plant Physiol* 102, 741-750.
- Ryerson, D.E., Dengler, N.G., 1994. Light-induced phenotypic plasticity in plants, in: Goldman, C.A. (Ed.), *Tested studies for laboratory teaching*. Association for Biology Laboratory Education, New York, pp 259-276.

- Salopeki-Sondi, B., Kovac, M., Ljubescic, N., Magnus, V., 2000. Fruit initiation in *Helleborus niger* L. triggers chloroplast formation and photosynthesis in the perianth. *J Plant Physiol* 157, 357-364.
- Sampaio, E.V.S.B., 1995. Overview of the Brazilian Caatinga, in: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 35-63.
- Sampaio, E.V.S.B., Araújo, M.S.B., Sampaio, Y., S.B, 2005. Impactos ambientais da agricultura no processo de desertificação no nordeste do brasil, XXX Congresso Brasileiro de Ciências do Solo. Sociedade brasileira de ciências do solo, Ribeirão Preto, SP.
- Sampaio, E.V.S.B., Salcedo, I.H., Silva, V.M., Alves, G.D., 1995. Capacidade de suprimento de N e resposta à fertilização de 20 solos de Pernambuco. *Rev Bras Ciênc Solo* 20, 269-279.
- Santana, J.A.S., 2009. Padrão de distribuição e estrutura diamétrica de *Croton sonderianus* Muell. Arg. (marmeleiro) na Caatinga da estação ecológica de Seridó. *Revista Verde* 4, 85-90.
- Santos, J.P., E.L., A., Albuquerque, U.P., 2008. Richness and distribution of useful woody plants in the semi-arid region of northeastern Brazil. *J Arid Environ* 72, 652-663.
- Schaffer, A.A., Liu, K.C., Goldshmidt, E.E., Boyer, C.D., Goren, R., 1986. Citrus leaf chlorosis induced by sink removal: starch, nitrogen and chloroplast ultrastructure. *J Plant Physiol* 124, 111-122.
- Shepanski, J.F., Williams, D.J., Kalisky, Y., 1984. The triplet exciton of chlorophyll *a* and carotenoid in solution and photosynthetic antenna proteins. *Biochim Biophys Acta* 766, 116-125.
- Silva, E.N., Ferreira-Silva, J.A.G., Fontenele, A.V., Ribeiro, R.V., Viégas, P.R.A., Silveira, J.A.G., 2010a. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stress in *Jatropha curcas* J. plants. *Plant Physiol* 167, 1157-1164.
- Silva, E.N., Ferreira-Silva, S.L., Fontenele, A.V., Ribeiro, R.V., Viégas, R.A., Silveira, J.A.G., 2010b. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *J Plant Physiol* 167, 1157-1164.
- Silva, J., Tabarelli, M., Fonseca, M., 2004. Áreas e ações prioritárias para a conservação

- da biodiversidade na Caatinga, in: Silva, J., Tabarelli, M., Fonseca, M., Lins, L. (Eds.), Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. MMA – Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp 349-374.
- Silveira, J.A.G., Araújo, S.A.M., Lima, J.P.M.S., Viégas, R.A., 2009. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. *Environ Exp Bot* 66, 1-8.
- Sousa, B.F.S., Teixeira, A.S., Silva, F.A.T.F., Andrade, E.M., Braga, A.P.S., . *Revista Brasileira de Cartografia No 62 EDIÇÃO ESPECIAL*, 2010. Avaliação de classificadores baseados em aprendizado de máquina para a classificação do uso e cobertura da terra no bioma caatinga. *Rev Bras Cartogr* 62.
- Souza, B.D., Meiado, M.V., Rodrigues, B.M., Santos, M.G., 2010a. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. *Acta Physiol Plant* 32, 235-244.
- Souza, B.D., Rodrigues, B.M., Endres, L., Santos, M.G., 2010b. Ecophysiology parameters of four Brazilian Atlantic Forest species under shade and drought stress. *Acta Physiol Plant* 32, 729-737.
- Souza, G.S., Castro, E.M., Pinto, J.E.B.P., Alves, E., Biagiotti, G., Deuner, S., 2007. Estrutura foliar e de cloroplastídeos em *Mikania laevigata* Shultz Bip. ex Baker em diferentes condições de qualidade de luz. *Rev Bras Bio Ciênc* 5, 78-80.
- Stenberg, L.S.L., Mulkey, S.S., Wright, S.J., 1989. Ecological interpretation of leaf isotopes ratio: influence of respirate carbon dioxide *Ecology* 70, 1317-1324.
- Strauss-Debenedetti, S., Bazzaz, F.A., 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87, 377-387.
- Sudhakar, C., Ramanjulu, S., Reddy, P.S., Veeranjanyulu, K., 1997. Response of some calvin cycle enzymes subjected to salinity shock in vitro. *Indian J Exp Bot* 35, 665-367.
- Terashima, I., Hanba, Y.T., Tazoe, Y., Vyas, P., Yano, S., 2006. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *J Exp Bot* 57, 343-354.
- Thomas, H., Stoddart, J., 1980. Leaf senescence. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 31, 83-111.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecology* 94, 1103-1116.
- Valladares, F., Wright, J.S., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R.W., 2000. Plastic

phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology* 81, 1925-1936.

Verbruggen, N., Hermans, C., 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids* 35, 753-759.

Viégas, R.A., Silveira, J.A.G., 1999. Ammonia assimilation and proline accumulation in cashew plants subjected to long term exposure to NaCl-salinity. *Braz J Plant Physiol* 11, 153-159.

Wang, J., Yu, Q., Li, J., Li, L.-H., Li, X.-G., Yu, G.-R., Sun, X.-M., 2006. Simulation of diurnal variations of CO₂, water and heat fluxes over winter wheat with a model coupled photosynthesis and transpiration. *Agr Forest Meteorol* 137, 194-219.

Warren, C.R., 2004. The photosynthetic limitation posed by internal conductance to CO₂ movement is increased by nutrient supply. *J Exp Bot* 55, 2313-2321.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O que chamamos de acoplamento de um ser vivo é a capacidade de alterar suas ações em decorrência de alterações no meio em que esse ser vive. Os vegetais são organismos sésseis e estão constantemente expostos à ação de diversos agentes, tanto bióticos quanto abióticos. Para esses seres sobreviverem e perpetuar sua geração, devem lançar mão de ferramentas ao seu alcance para tolerar e se acoplar a ação desses agentes

Espécies vegetais lançam mão principalmente de ferramentas a nível bioquímico, o que conseqüentemente reflete no status químico da planta e por vezes em aspectos anatômicos da mesma. Dessa maneira, em estudos, para nos certificarmos se existe esse acoplamento do ser vivo com seu ambiente, devemos nos atentar para a maioria dos aspectos possíveis, não só os macroscópicos. E isso torna os estudos mais interessantes. Dessa maneira temos uma visão menos estreita dessa interação e conseqüentemente temos um vislumbre do que pode ser chamado de evolução e adaptação. Com essas ferramentas podemos nos aproximar um pouco mais do que podemos chamar de realidade.

Dessa maneira, um ser vivo bem adaptado ao seu meio, ou seja, bem acoplado com o ambiente em que vive, deve responder as alterações do mesmo, respondendo a esse ambiente de maneira que possibilite a sua sobrevivência e reprodução.

Partindo de todos os dados analisados no presente estudo, as variações observadas nos parâmetros morfológicos e ecofisiológicos pela espécie em estudo ao longo de um ano, período esse que mostrou duas estações bem definidas (seca e chuva), mostra estratégias de adaptação e evolução com o ambiente na qual ela está inserida, nos permitindo dizer assim que *Croton blanchetianus* Bail. é uma espécie que está bem acoplada com o ambiente na qual está inserida

RESUMO

As plantas são frequentemente expostas as mais diversas variações do ambiente. Além da interferência antrópica no meio, as plantas se deparam com as variações naturais dos parâmetros ambientais, conhecida como sazonalidade, que consiste nas mudanças nos fatores ambientais ao longo das estações e pode ser bem observado nas regiões de climas semiáridos,. Além das variações naturais, essas regiões d clima semiárido apresentam um alto grau de antropização, que pode ser evidenciado pela presença de áreas com alto risco de desertificação.. Nesse contexto insere-se *Croton blanchetianus* Bail. Conhecida popularmente como marmeleiro preto, *C. blanchetianus* é um arbusto muito comum na região nordeste do Brasil, sendo uma espécie amplamente dispersa, formando densas populações. Por ser adaptada às condições drásticas do ambiente, essa espécie é vista como de extrema importância para a manutenção do balanço ecológico da região. Nesse contexto, O objetivo do presente trabalho foi analisar as adaptações morfofisiológicas de *C. blanchetianus* cultivadas em ambiente natural na Caatinga pernambucana sob duas condições de luminosidade. O experimento foi realizado com plantas cultivadas a pleno sol e sob sombreamento natural (<70%), dentro de um fragmento de Caatinga com diferentes graus de antropização,. durante o período de um ano. Foram realizadas medidas de trocas gasosas, análises bioquímicas do tecido vegetal, análise de isótopos de carbono e nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), conteúdo total de nitrogênio foliar e área foliar unitária e específica. Os valores de P_N foram maiores durante a estação chuvosa, alcançando os maiores valores no mês de maio. g_s e E mostraram picos significativos na estação chuvosa e na intersecção entre a estação chuvosa e seca. Os compostos bioquímicos de maneira geral apresentaram maiores valores na estação chuvosa, com decréscimo na estação seca, com exceção de prolina, H_2O_2 e MDA (aldeído malônico), que se apresentaram em maior quantidade na estação seca. O teor de nitrogênio foliar seguiu o mesmo padrão da maioria dos compostos bioquímicos, com maiores valores durante a estação chuvosa. As clorofilas totais seguiram esse mesmo padrão, enquanto os carotenóides totais apresentaram um perfil inverso, com maiores valores na estação seca. A área foliar unitária foi maior durante a estação chuvosa, devido, principalmente a maior cobertura vegetal, fato evidenciado

pela maior área foliar nas plantas sombreadas em relação aquelas a pleno sol. A área foliar específica, como uma razão entre a área foliar o sua massa, foi maior durante a estação chuvosa, porém com fortes decréscimos durante a estação seca

Palavras-chaves: Caatinga, *Croton blanchetianus* Bail, sazonalidade

ABSTRACT

The plants are often exposed to various environmental variations. Besides anthropogenic interference in the middle, the plants face the natural variations in environmental factors, known as seasonality, consisting of changes in environmental factors throughout the seasons and can be well observed in the regions of semiarid climates,. In addition to natural variations, these semi-arid climate regions show a high degree of human disturbance, which can be evidenced by the presence of areas with high risk of desertification .. In this context one *Croton blanchetianus* Bail. Popularly known as quince, black *C. blanchetianus* is a very common shrub in northeastern Brazil, a species widely dispersed, forming dense populations. For be adapted to drastic environmental conditions, this species is regarded as extremely important for maintaining the ecological balance of the area. In this context, the objective of this study was to analyze the morphological and physiological adaptations of *C. blanchetianus* grown in a natural environment in the Caatinga of Pernambuco under two light conditions. The experiment was conducted with plants grown in full sun and under natural shade (<70%) within a fragment Caatinga with different levels of human,. during the period of one year. Measurements were made of gas exchange, biochemical analyzes of plant tissue, analysis of carbon and nitrogen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), total nitrogen content and leaf area and specific leaf unit. P_{N} values were higher during the rainy season, reaching the highest values in May. g_s and E showed significant peaks in the rainy season and the intersection between the wet and dry season. The biochemical compounds generally showed higher values in the rainy season, with a decrease in the dry season, with the exception of proline, H_2O_2 and MDA (malondialdehyde), which is presented in greater quantities in the dry season. The leaf N content followed the same pattern of most biochemical compounds, with higher values during the rainy season. The total chlorophyll followed this same pattern, while total carotenoids showed an opposite profile, with higher values in the dry season. The unit leaf area was higher during the rainy season, mainly due to higher vegetation cover, as evidenced by the greater leaf area for shade plants over those in full sun. Specific leaf area, as a ratio of

leaf area to its mass, was higher during the rainy season, but with strong declines during the dry season.

Key - words: *Croton blanchetianus* Bail. Caatinga, seasonality