

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL – PPGBV

ANA CAROLINA BASTOS DE PINHO PESSOA

**Influência da sazonalidade nos mecanismos de fotossíntese e fotoproteção em plantas
adultas de *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz (Catingueira)**

Recife

2014

ANA CAROLINA BASTOS DE PINHO PESSOA

**Influência da sazonalidade nos mecanismos de fotossíntese e fotoproteção em plantas
adultas de *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz (Catingueira)**

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.

Orientador: Prof. Marcelo Francisco Pompelli

Coorientador: André Luiz Alves de Lima

Recife

2014

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Pessoa, Ana Carolina Bastos de Pinho

Influência da sazonalidade nos mecanismos de fotossíntese e fotoproteção em plantas adultas de *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz (Catingueira). / Recife: O Autor, 2014.

69 folhas: fig., tab.

Orientador: Marcelo Francisco Pompelli

Coorientador: André Luiz Alves de Lima

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal, Recife, 2014.

Inclui referências e anexo

1. Caesalpinia 2. Estresse oxidativo 3. Caatinga I. Pompelli, Marcelo Francisco (orient.) II. Lima, André Luiz Alves de (coorient.) III. Título

583.749

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2017- 521

ANA CAROLINA BASTOS DE PINHO PESSOA

“INFLUENCIA DA SAZONALIDADE NOS MECANISMOS DE FOTOSSÍNTESE E
FOTOPROTEÇÃO EM PLANTAS ADULTAS DE *Poincianella pyramidalis* (Tul) L.
P. QUEIROZ (CATINGUEIRA)”

APROVADO EM 19/02/2014

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Marcelo Francisco Pompelli (Orientador) – UFPE

Dr. Werner Camargos Antunes – UEM

Dra. Keila Rêgo Mendes - UFPE

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao CNPq pela manutenção da bolsa de mestrado, à CAPES e FACEPE por auxílios financeiros para a pesquisa.

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 para a realização do trabalho de campo desenvolvido nesse estudo.

Ao programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal.

Ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal (UFPE) pelo espaço concedido para a realização das atividades de laboratório.

Ao professor Marcelo Francisco Pompelli pela excelente orientação.

Ao professor André Luiz Alves de Lima pela Co-orientação e auxílio no que foi necessário em campo no município de Serra Talhada.

Ao “Seu Bonzinho” proprietário da Fazenda Buenos Aires, aonde a pesquisa de campo foi realizada.

À Marlene Barbosa, curadora do Herbário Geraldo Mariz (UFP) pelo auxílio na identificação do material botânico.

A todos os amigos do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal pela ajuda no desenvolvimento da pesquisa em campo e em laboratório. Sem eles esse trabalho não teria sido realizado de maneira nenhuma. Eles foram e sempre serão uma grande família para mim.

A minha família e amigos de Fortaleza pelo total apoio durante o período do mestrado. A Marcela Tomaz e Isabelle Albuquerque pela paciência e apoio e amizade nesses dois anos de morada conjunta.

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi analisar as modificações morfofisiológicas de *Poincianella pyramidalis* em dois anos consultivos: um ano seco e outro chuvoso, em condições naturais de campo num ambiente de Caatinga. O experimento foi realizado com plantas adultas, nas quais foram feitas medidas de potencial hídrico foliar (Ψ_w), trocas gasosas, temperatura foliar, análises bioquímicas do metabolismo primário vegetal, como proteínas, aminoácidos e carboidratos, além de prolina, aldeído malônico e peróxido de hidrogênio, área foliar específica (AFE) e área do folíolo (AF). No ano seco os valores de Ψ_w foram extremamente negativos afetando de forma negativa a capacidade da planta de realizar trocas gasosas. Os valores de fotossíntese líquida (AL) foram maiores durante o ano chuvoso, quando comparado às médias avaliadas no ano seco, onde não se verificou nenhuma diferença significativa entre os diferentes parâmetros relacionados às trocas gasosas ao longo dos horários do dia. Por outro lado, no ano chuvoso, as médias de AL foram maiores no início do dia, com queda a partir das 12:00 h. Esse comportamento foi semelhante para a transpiração (E). Independente do ano avaliado, o padrão de acúmulo dos metabólitos celulares também variou bastante no decorrer dos meses. Os resultados, como menores teores de clorofilas totais, sugerem que a espécie *P. pyramidalis* poderia suportar grandes períodos de seca sem que houvesse comprometimento celular e ainda que ela possui plasticidade fenotípica altamente regulada. Essa plasticidade possibilitaria que a planta sobrevivesse mesmo com as adversidades inerentes ao ecossistema da Caatinga e que ela se encontra adaptada a esse tipo de ecossistema.

Palavras-chave: Estresse hídrico. Estresse oxidativo. ROS.

ABSTRACT

The aim of this work was to analyze the physical and physiological changes in *Poincianella pyramidalis* in two years: a dry one and another wet, under natural field conditions in a Caatinga environment. The experiment was conducted with adult plants, in which were made measurements of leaf water potential (Ψ_w), gas exchange, leaf temperature, biochemical analyzes of the primary plant metabolism, such as proteins, amino acids and carbohydrates. We also made measurements of the amount of free proline, malonic aldehyde and hydrogen peroxide in the leaf. The specific leaf area (SLA) and the leaf area (LA) were made to analyze the drought effect on leaf morphology. In the dry year, Ψ_w values were extremely negative, affecting the ability of the plant to realize the gas exchange. The values of net photosynthesis (PN) were higher during the rainy year, when compared to the dry year, where there was no significant difference between the different parameters related to gas exchange over the through the schedules of the day. On the other hand, in the rainy year, mean AL were higher earlier in the day, dropping from 12:00. This behavior was similar to transpiration (E). Regardless of the reporting year, the pattern of accumulation of cellular metabolites also varied greatly over the months. The results, as lower levels of total chlorophyll, suggest that the species *P. pyramidalis* could withstand long periods of drought without any cell damage and that it has a high phenotypic plasticity. This plasticity would enable the plant to survive even with all the adversity inherent in the Caatinga ecosystem.

Keywords: Water stress. Oxidative stress. ROS.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AF	Área do foliólulo
AL	Assimilação líquida
CAT	Catalase
CO ₂	Dióxido de carbono
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa
DPV	Déficit de pressão de vapor
E	Taxa de transpiração
EROs	Espécies reativas de Oxigênio
EUA	Eficiência do uso da água
<i>gs</i>	Condutância estomática
H ₂ O ₂	Peróxido de hidrogênio
IRGA	Analizador de gases por infravermelho
MDA	Aldeído Malônico
MS	Massa seca
O ₂	Oxigênio
SOD	Superóxido dismutase
TF	Temperatura foliar
Ψ_w	Potencial hídrico

SUMÁRIO

1 APRESENTAÇÃO	9
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	11
2.1 Aquecimento global e mudanças climáticas	11
2.2 A Caatinga	12
2.3 Mecanismos de tolerância à seca	14
2.3.1 Morfofisiologia foliar	15
2.3.2 Potencial hídrico e trocas gasosas	17
2.3.3 Ajustamento osmótico	18
2.3.4 EROs e o metabolismo antioxidativo	18
2.4 <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	22
3 Influência da sazonalidade nos mecanismos de fotossíntese e fotoproteção em plantas adultas de <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz (Catingueira)	30
RESUMO	30
INTRODUÇÃO	31
MATERIAL E MÉTODOS	33
Descrição da área de estudo e delineamento experimental	33
Medidas de potencial hídrico foliar	33
Medidas de trocas gasosas	34
Avaliações bioquímicas	34
Análises estatísticas	35
RESULTADOS	35
Dados ambientais	35
Área foliar específica e área do foliólulo	35
Potencial hídrico foliar (Ψ_w)	36
Trocas gasosas	36
Avaliações bioquímicas do metabolismo	37
DISCUSSÃO	38
CONCLUSÃO	42
AGRADECIMENTOS	42
4 CONCLUSÃO	57
ANEXO - A	58

1 APRESENTAÇÃO

As plantas, de um modo geral, são influenciadas pelos mais diversos fatores ambientais, como luminosidade, temperatura e umidade relativa do ar. Todavia, o fator mais determinante para sua sobrevivência é a disponibilidade hídrica do solo. Sem água, as plantas perdem a turgidez celular o que compromete sua capacidade de realizar as trocas gasosas e, por sua vez os processos fotossintéticos. Entretanto, mesmo que a condição ótima de disponibilidade hídrica seja um fator determinante para o estabelecimento e desenvolvimento dos vegetais, muitos ambientes áridos distribuídos pelo planeta são plenamente colonizados por inúmeras espécies. Esses ambientes são, na maioria das vezes, marcados por uma profunda sazonalidade do regime de precipitação, onde a água se encontra disponível em apenas alguns meses do ano. Dessa forma, a sobrevivência das plantas nestes ecossistemas gera diversos tipos de questionamentos. Os principais deles são: como as plantas que colonizam ambientes áridos conseguem sobreviver com essa intensa restrição hídrica durante grande parte do ano? E quais são os mecanismos que elas adotam para minimizar os efeitos danosos causados pela restrição hídrica?

Diversos estudos, nas mais diversas áreas da botânica (*e.g.*, morfologia, anatomia e fisiologia) foram e vêm sendo realizados na tentativa de entender algumas das respostas para essas perguntas. São conhecidas diversas estratégias adotadas pelas plantas que vivem em ambientes áridos e semiáridos; muitas delas aparecendo de maneira similar em grupos vegetais não relacionados filogeneticamente. Como é o caso da convergência adaptativa encontrada na morfologia de algumas espécies das famílias Cactaceae e Euphorbiaceae. Elas apresentam folhas modificadas em espinhos e caules suculentos que assumem funções fotossintéticas. Isso ilustra como as pressões ambientais exercidas pela restrição hídrica em plantas, das mais diversas famílias, podem culminar em um denominador morfológico comum.

Estudos de ecofisiologia vegetal têm sido realizados com intenção de buscar padrões de respostas fisiológicas e metabólicas que permitam avaliar o comportamento das plantas quando submetidas a uma restrição hídrica. Além disso, com o fenômeno do aquecimento global, diversas previsões mostram que os ambientes áridos tendem a se tornar mais áridos, fato principalmente devido às elevadas temperaturas previstas. As consequências do aquecimento global sobre a Caatinga – um ecossistema que ocupa quase 10% do território nacional – podem afetar uma grande parcela da população, além de trazer prejuízos econômicos imprevisíveis. Dessa forma, estudos ecofisiológicos em

espécies representativas para o ecossistema Caatinga são de extrema importância para o país. Dentre estas espécies, encontra-se a *Poincianella pyramidalis*, conhecida popularmente como Catingueira. Com ampla distribuição em toda região Nordeste do Brasil, a espécie é encontrada de forma mais densa em áreas degradadas e em sucessão primária. É uma espécie caducifólia como a grande maioria das espécies encontradas na região.

Dessa forma, o objetivo desse trabalho é verificar como a Catingueira se comporta frente à sazonalidade do clima em ambiente de Caatinga e verificar quão rápida são estas respostas de forma que nos permita inferir se a espécie pode ser considerada ou não como uma boa espécie-modelo nos estudos ecofisiológicos na Caatinga.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Aquecimento global e mudanças climáticas

O aquecimento global caracteriza-se pelo aumento crescente da temperatura média global em decorrência do aumento do CO₂ atmosférico (SHERWOOD; BONY; DUFRESNE, 2014). De acordo com o Intergovernmental panel on climate change (2007), órgão criado em 1988 pela OMM (Organização Meteorológica Mundial) e pela UNEP (United Nations Environment Programme) houve um aumento de 0,65°C na temperatura média do planeta, sendo este aumento mais pronunciado durante a década de 1990. Por outro lado, a precipitação teve um aumento de apenas 0,2% a 0,3% nas regiões tropicais do globo. Previsões têm mostrado que pode haver um novo aumento de até 1,4°C a 5,8°C na temperatura média global até o final do século XXI (ASSAD et al., 2005). As causas dessas variações podem ser de ordem natural ou antropogênica, ou uma soma das duas (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2007), mas com o advento da revolução industrial, o aumento da emissão de CO₂ na atmosfera, faz da ação antrópica a causa mais provável (SHERWOOD; BONY; DUFRESNE, 2014). Uma das principais evidências apontadas, que reforçam essa hipótese, é que a concentração de CO₂ atmosférico, o qual está presente em grandes quantidades apenas em emissões vulcânicas e geotérmicas, e quase inexistentes em combustíveis fósseis e vegetação formada no passado, diminuiu no mesmo período. Ou seja, há mais CO₂ de origem fóssil sendo liberada na atmosfera.

Previsões têm apontado que um dos principais efeitos do aquecimento global é a diminuição da precipitação nas áreas mais áridas do planeta, além do aumento da temperatura (BUCHMANN, 2002). Essas mudanças no clima e os riscos gerados por essas mudanças têm causado recentes preocupações por parte dos círculos científicos, políticos, acadêmicos e também na população em geral (MARENGO, 2008). Com o aumento da frequência dos eventos de seca extrema, os ecossistemas semiáridos do planeta correm sérios riscos, pois estas alterações podem trazer prejuízos severos para a fauna e flora, quanto para as populações humanas que nestes ecossistemas habitam. Com o aumento da temperatura média global, a região Nordeste do Brasil tende a apresentar uma condição ambiental ainda mais seca com efeitos sérios ao balanço hidrológico e de nutrientes (OYAMA; NOBRE, 2004; MARENGO, 2008).

2.2 A Caatinga

As regiões semiáridas brasileiras abrangem cerca de 20 grandes unidades de paisagem, as quais englobam ainda 170 unidades geoambientais (SÁ; RICHÉ; FOTIUS, 2003). Dentre elas encontra-se a Caatinga, ecossistema que ocupa cerca de 54,55% da região Nordeste no Brasil. Por muitos anos se acreditou que esse ecossistema fosse pobre em número de espécies e endemismos, ainda que se tratasse de um ecossistema conservado, ou levemente alterado (SILVA; TABARELLI; FONSECA, 2004). Atualmente, sabe-se que esse ecossistema encontra-se bastante degradado, e poucos são os estudos e os projetos de conservação desenvolvidos para a sua proteção (SILVA; TABARELLI; FONSECA, 2004).

A Caatinga é um dos ecossistemas brasileiros menos conhecido botanicamente em todo território nacional (GIULIETTI et al., 2002; GIULIETTI et al., 2004), com raros e fragmentados levantamentos biológicos disponíveis (MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997). A riqueza da flora da Caatinga foi primeiramente reconhecida por Andrade-Lima (1981), que descreveu que a Caatinga possuía grande número de espécies e de gêneros, bem como muitas espécies endêmicas. A maior listagem de espécies já feita para a região mostrou que a flora possui 12 gêneros divididos em 183 espécies (PRADO, 2003), sendo a família Fabaceae sua maior representante com 80 espécies diferentes. Vale ressaltar, ainda que a família Fabaceae é ainda o grupo mais representativo da Caatinga (GIULIETTI et al., 2002; QUEIROZ, 2006). Em geral, as plantas encontradas na Caatinga são de espécies caducifólias, com caules curtos e retorcidos, muitas vezes espinhentos. A natureza xerofítica de região fica evidente pelo grande número de espécies de Cactáceas e Bromeliáceas que compõem a vegetação, sendo Cactaceae a família com maior número de endemismos (GIULIETTI et al., 2004).

O clima da região é caracterizado como semiárido, com precipitação fortemente sazonal durante o ano, onde os maiores volumes de chuva se concentram nos meses de verão, entre janeiro e maio (Figura 1) (ANDRADE-LIMA, 1981; PRADO, 2003). A temperatura da região é relativamente constante e elevada durante o ano todo, o que faz com que se elevem de forma acentuada as taxas de evapotranspiração, principalmente durante os meses de estiagem (POMPELLI MF, manuscrito em preparação). Assim, percebe-se que não é apenas a sazonalidade na precipitação que provoca o déficit hídrico,

mas também, a associação a outros fatores característicos da região, tais como as altas temperaturas juntamente com a alta intensidade luminosa (KLAR, 1984; TROVÃO et al., 2007).

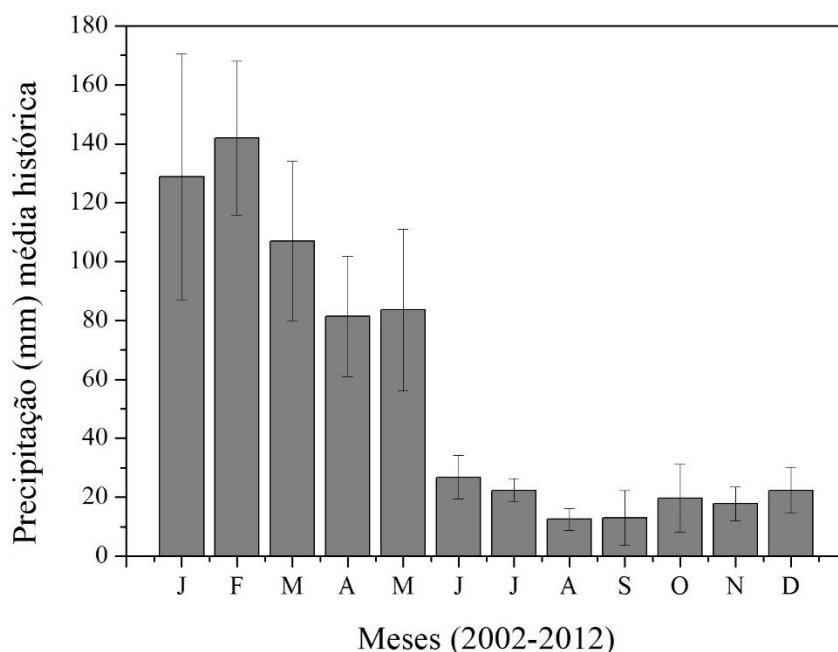


Figura 1: Precipitação mensal média dos últimos 10 anos no município de Serra Talhada. As barras representam a média ($\pm$ DP). Dados processados conforme disponibilizados em <http://www.cptec.inpe.br/proclima>.

A Caatinga se encontra sob influência meteorológica direta da Zona de Convergência Intertropical, principal causadora de grandes volumes de chuvas nas zonas tropicais do mundo (ANDRADE-LIMA, 1981). Ademais, a Caatinga está fora da zona dos Trópicos, onde estão localizadas as principais áreas desérticas e semiáridas do mundo, como o deserto do Saara e do Atacama, por exemplo. Essa particular localização geográfica faz da Caatinga um ecossistema único em todo o planeta, caracterizado por precipitações abaixo da média nacional, com chuvas, concentradas em três ou quatro meses do ano (ANDRADE-LIMA, 1960; SAMPAIO, 1995). Eventos de seca extrema ocorrem esporadicamente na região. Para exemplificar, devemos lembrar da seca de 1777, conhecida popularmente como a “Seca dos três setes” que chegou a durar três anos e matou milhares de pessoas, além de ter dizimado cerca de 85% das cabeças de gado da região. Não obstante, o solo da região é, com poucas exceções, pouco desenvolvido,

mineralmente rico, pedregoso, pouco espesso e com fraca capacidade de retenção de água (ALVES, 2007), o que dificulta o cultivo de vegetais de importância econômica.

A pecuária e o extrativismo vegetal são as principais atividades realizadas na Caatinga (ANDRADE-LIMA, 1981; SAMPAIO et al., 1998; ALBUQUERQUE et al., 2012). Na maioria dos casos, essa atividade é acompanhada de desmatamentos indiscriminados que, associados à fragilidade natural desse ecossistema, trazem sérias consequências para o ambiente, como o comprometimento dos recursos hídricos, erosão, salinização e compactação dos solos, além da redução da diversidade biológica e da produção primária (ALVES, 2007; ALVES; ARAÚJO; NASCIMENTO, 2009; ALBUQUERQUE et al., 2012). Dessa forma, a ação antrópica e o mau uso da terra, com o exercício de extensas áreas de monocultura, bem como a queimada da vegetação para a limpeza do terreno, fazem com que os solos se tornem ainda mais pobres do que já são, impossibilitando o estabelecimento de novas culturas, além de destruir a cobertura vegetal nativa e prejudicar populações da fauna (SAMPALIO, 1995)

Práticas como aquelas descritas anteriormente fazem com que grandes áreas da Caatinga se encontrem atualmente em processo irreversível de desertificação (ALVES; ARAÚJO; NASCIMENTO, 2009). Nessas áreas a erosão ocorre de maneira mais intensa, havendo uma alta lixiviação dos solos, que acabam por se tornar mais finos e pobres. Estima-se que cerca de 80% do ecossistema Caatinga atualmente se encontre degradado ou em acelerado processo de degradação (ALVES; ARAÚJO; NASCIMENTO, 2009). Nesse contexto, não há dúvida que o risco de degradação é eminente no ecossistema da Caatinga. Neste sentido, o estudo das plantas pioneiras se torna fundamental, pois podem auxiliar a entender como as mudanças climáticas afetam as plantas e qual a capacidade destas de se adaptar às mudanças do ambiente e reiniciar um novo processo de colonização.

2.3 Mecanismos de tolerância à seca

Os vegetais ocupam quase todos os ambientes terrestres, de forma que grande parte das suas características morfológicas, fisiológicas e fenológicas possuem papel adaptativo (RYERSON; DENGLER, 1994; BATANOUNY, 2001; VALLADARES; SANCHEZ-GOMEZ; ZAVALA, 2006). A adaptação pode ser conceituada como um conjunto de modificações morfofisiológicas inerentes ao indivíduo que lhes

proporcionam melhorar sua habilidade de sobrevivência ou de reprodução num determinado ambiente (TURNER; KRAMER, 1980). Essas características são resultado da relação entre os vegetais e as pressões seletivas exercidas pelo ambiente durante um grande período de tempo (FAHN; CUTLER, 1992). Adaptações geradas a partir de pressões ambientais podem ser observadas de maneira marcante em diversas populações vegetais que habitam ambientes semiáridos (EHLERINGER; PHILLIPS; COMSTOCK, 1992; BULLOCK; MOONEY; MEDINA, 1995; HOLBROOK, 2009).

Sabe-se que fatores ambientais, como a disponibilidade hídrica, podem variar de maneira sazonal e essa variação pode afetar diretamente o crescimento vegetal, (CHAVES et al., 2002; MAROCO et al., 2002; CHAVES; OLIVEIRA, 2004; MOYA, 2004; CRUZ et al., 2008; POMPELLI et al., 2010). Dessa forma, plantas que vivem nesses ambientes, marcados por uma intensa sazonalidade do regime de chuvas, devem apresentar certas adaptações que as permitem sobreviver ao período de estiagem (FAHN; CUTLER, 1992; LIMA et al., 2002; SANTOS; ARAÚJO; ALBUQUERQUE, 2008). Essas variações sazonais alteram o metabolismo vegetal e as vias biossintéticas de compostos necessários para a sua sobrevivência (CHAVES et al., 2002; MONTEIRO et al., 2006; CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009; POMPELLI et al., 2010).

A indisponibilidade de água no solo pode desencadear eventos que em conjunto podem caracterizar um estresse hídrico aos vegetais. Os efeitos diretos disso sobre a morfofisiologia da planta podem ter resultados catastróficos, caso ocorram por um período de tempo prolongado (SAPETA et al., 2013). Um exemplo bem característico disso, ocorre no semiárido nordestino, onde as severas condições abióticas costumam provocar um alto grau de estresse nas plantas, podendo gerar fortes impactos sobre o metabolismo vegetal (TURNER; KRAMER, 1980; KRAMER; KOSLOWSKI, 1989). Neste sentido, as espécies vegetais podem apresentar diferentes estratégias relacionadas com a fuga, a evitação ou a tolerância ao estresse hídrico e a altas temperaturas (GRACE, 1997; SINGH; KUSHWAHA, 2005). Essas estratégias podem ser de natureza fenológica, morfológica ou fisiológica e muitas destas características evoluíram de forma convergente com as espécies não relacionadas filogeneticamente que habitam estas regiões.

2.3.1 Morfofisiologia foliar

A folha é, sem dúvida, o órgão mais plástico das plantas (SULTAN, 2000; VALLADARES et al., 2002). Sabe-se que os vegetais podem sincronizar a produção de novas folhas, flores e frutos de acordo com o período de maior disponibilidade de água no ambiente (BONDADA et al., 1996). Esses padrões fenológicos observados em plantas de regiões áridas ou semiáridas são fundamentais para a sobrevivência frente às variações sazonais da disponibilidade de recursos. A fenologia foliar é uma das variações com maior valor adaptativo à sobrevivência em climas áridos (SAMPAIO, 1995); sendo, por vezes determinada pelas variações da precipitação num determinado espaço de tempo (REICH; BORCHERT, 1984). A alteração na fenologia foliar tem como principal função minimizar a perda de água através dos estômatos durante o período de estiagem (MOONEY; EHLERINGER, 1997; SCHWINNING; EHLERINGER, 2001), principalmente quando atrelado à abscisão foliar (THOMAS; STODDART, 1980; FUNK; JONES; LERDAU, 2007). Em consequência disso, frequentemente é verificada uma diminuição drástica da produção de carboidratos produzidos através da fotossíntese de forma sincronizada com a alteração na fenologia e abscisão foliar (TURNER; KRAMER, 1980).

Em geral, o potencial hídrico da atmosfera é tão baixo quanto -100 MPa (NOBEL, 1999), porém esse valor comumente é mais elevado quanto maior for umidade relativa do ar. Estudos mostram que quanto maior for a superfície de troca com o ambiente, maior vai ser a superfície evapotranspirante, o que se traduz com uma maior perda de água para a atmosfera, especialmente em ambientes com elevados déficits de pressão de vapor (DPV), *i.e.*, com uma alta demanda evaporativa (FORDHAM et al., 2001; EINHORN; CASPARI, 2003; CHANG; LIN, 2007; PASSOS; PRADO; ARAGAO, 2009; BATISTA et al., 2012). Assim, sob DPVs muito elevados há uma forte tendência da folha em perder água para a atmosfera, de forma que quanto menor for a lâmina foliar, menor será a superfície de contato entre a folha e a atmosfera e, portanto, menor será a perda de água potencial (SHAO et al., 2008). Como a morfologia foliar pode variar de acordo com as condições ambientais (*i.e.* DPV, luminosidade) (SHAO et al., 2008), pode-se recomendar que medições da área foliar total e da área foliar específica (AFE), como uma razão entre a massa (kg) e área (m²), serão importantes parâmetros a serem avaliados em plantas submetidas a eventos de déficit hídrico. Como o déficit hídrico costuma alterar a pressão de turgor necessária para que haja a expansão celular, plantas quando submetidas ao déficit hídrico costumam apresentar células de menores diâmetros e em maior número (DRAKE; FROEND; FRANKS, 2013; FANOURAKIS; HEUVELINK; CARVALHO,

2013). Assim, uma menor área foliar total e unitária em decorrência do estresse hídrico pode advir da redução do número de folhas, devido à queda das folhas por senescência, mas também da diminuição do alongamento celular causado pelo déficit hídrico (SHAO et al., 2008), de forma que haja uma maior massa numa determinada área foliar. Ademais, em condições de déficit hídrico, pode haver, ainda um aumento da massa seca e uma diminuição do conteúdo hídrico foliar; acarretando, por consequência, um aumento da área foliar específica (SHAO et al., 2008).

2.3.2 Potencial hídrico e trocas gasosas

Sabe-se que as trocas gasosas são fortemente reguladas pelos fatores ambientais como a seca e as altas temperaturas. Com a queda do potencial hídrico do solo, a planta é induzida a diminuir a perda de água para a atmosfera para que possa manter seu status hídrico. Dessa forma, a planta fecha seus estômatos, diminuindo, portanto, sua condutância estomática (g_s). O fechamento dos estômatos, por sua vez, não só atenua as perdas de água para a atmosfera, mas também limita a captação de CO_2 atmosférico, fato que leva a uma menor quantidade de fotoassimilados produzidos via fotossíntese (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1996). Como as reações fotoquímicas costumam se manter intactas, mesmo sob estresse hídrico moderado, há um transiente acúmulo de moléculas reduzidas no sistema (*e.g.*, ferredoxina e NADPH). Com o reduzido turnover de $NADP^+$, a cadeia transportadora de elétrons tilacoidal torna-se altamente reduzida e potencialmente danosa (KRAUSE; WEIS, 1991; BAKER, 2008). Neste sentido, uma espécie adaptada ou em processo de adaptação deve apresentar 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 positivas sobre a fotossíntese (DAMATTA, 2003). Entretanto, o déficit hídrico pode também levar a uma queda na transpiração (E), com diminuição significativa na perda de calor latente de evaporação, fato que eleva a temperatura foliar (CAMPOS et al., 2012). Com isso, esperam-se significativas variações no metabolismo vegetal em detrimento da alteração dos fatores ambientais e da sazonalidade (CHAVES et al., 2002).

2.3.3 Ajustamento osmótico

Muitas espécies de plantas realizam ajustamento osmótico quando sob condições de déficit hídrico. Tal ajustamento consiste em aumentar o potencial osmótico celular para que haja uma maior eficiência na absorção de água do solo (CHIMENTI; PEARSON; HALL, 2002; HASSINE; LUTTS, 2010; SILVA et al., 2010), além de impedir que a água siga um fluxo inverso, *i.e.*, que as células da raiz percam água para as camadas mais superficiais do solo que estejam com potenciais hídricos mais negativos. Compostos quaternários de amônio, *e.g.* glicina betaína, são muito importantes no ajustamento osmótico (LARHER et al., 1996; MELONI et al., 2004; MOGHAIEB; SANEOKA; FUJITA, 2004; HASSINE; LUTTS, 2010). Por muito tempo pensou-se que a prolina era sintetizada pela planta com função de ajustamento osmótico (HASSINE; LUTTS, 2010). Contudo, a prolina é sintetizada como uma consequência do estresse, já que na sua síntese há gasto de moléculas redutoras (NADPH) que potencialmente poderiam gerar radicais livres (PERASSOLO et al., 2007; JORTZIK et al., 2010).

2.3.4 EROs e o metabolismo antioxidativo

Processos metabólicos como a fotossíntese e a respiração são responsáveis pela formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) intracelular nas plantas (BRAY; BAILEY-SERRES; WERETILNYK, 2000). Essas EROs podem causar danos severos ao aparato celular, além de causar danos oxidativos irreversíveis às proteínas, DNA e lipídios (APEL; HIRT, 2004). Com o fechamento estomático e a consequente diminuição da concentração intracelular de CO₂ causada pelo estresse, deve haver um menor turnover de produção de NADP⁺ pelo ciclo de Calvin-Benson (UZIDAY, 2012) o que leva a uma alta produção de EROs, uma vez que os elétrons que deveriam ser agregados ao NADP⁺ tem forte atração pelo oxigênio molecular. Como exemplo de EROs temos o superóxido (O₂⁻), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), e radical hidroxila (OH⁻) (FOYER; NOCTOR, 2000).

As propriedades citotóxicas das EROs fizeram com que as plantas evoluíssem uma complexa rede de mecanismos de desintoxicação enzimáticos e não enzimáticos para a proteção das estruturas celulares indispensáveis à sobrevivência da planta. Como a produção de EROs pode ocorrer em diferentes compartimentos celulares, sendo os

principais deles a mitocôndria, o peroxissomo e o cloroplasto (FOYER; NOCTOR, 2000) e em cada um desses compartimentos há um mecanismo de proteção enzimático contra o estresse oxidativo (ALSCHER; DONAHUE; CRAMER, 1997). Nestes casos, a atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD; EC 1.15.1.1), catalase (CAT; EC 1.11.1.6), glutamina sintetase (GS; EC 6.3.1.2), ascorbato peroxidase (APX; EC 1.11.1.11) e glutathione redutase (GR; EC 1.8.1.7) costumam se elevar, promovendo uma limpeza de espécies reativas de oxigênio, minimizando seu impacto negativo sobre as plantas (POLLE, 1997; APEL; HIRT, 2004; GILL; TUTEJA, 2010; POMPELLI et al., 2010; ARCOVERDE et al., 2011; CAMPOS et al., 2012; RIVAS; OLIVEIRA; SANTOS, 2013).

Além dos sistemas enzimáticos, é conhecido também outros mecanismos bioquímicos não-enzimáticos envolvidos na evitação da formação de EROs, como os carotenóides e as xantofilas que atuam de forma mais eficiente que as clorofilas na dissipação do excesso de energia (KRIEGER-LISZKAY; FUFUZAN; TREBST, 2008). De forma geral, estes pigmentos podem neutralizar as EROs em espécies químicas não danosas, como água e oxigênio molecular (APEL; HIRT, 2004).

A produção de EROs e a atividade de controle do metabolismo antioxidativo atuam de maneira equilibrada e bem regulada. Contudo, esse equilíbrio pode ser alterado por um grande número de efeitos ambientais adversos, sejam eles bióticos e abióticos, o que causa um aumento drástico da concentração de EROs intracelular (MALAN; GREYLING; GRESSEL, 1990; PRASAD et al., 1994; TSUGANE et al., 1999; APEL; HIRT, 2004). Esses compostos são extremamente danosos para o tecido vegetal, uma vez que podem causar a peroxidação dos fosfolipídeos de membrana (FOYER; NOCTOR, 2000; FOYER et al., 2002), mudando assim a sua fluidez e reduzindo ainda mais os dois principais processos vitais dos vegetais: fotossíntese e respiração celular. Como principal indicador de dano causado pelas espécies reativas de oxigênio às membranas celulares temos o aldeído malônico (MDA), que se acumula nas células de plantas estressadas (POMPELLI et al., 2010; CAMPOS et al., 2012), como é relatado por diversos estudos de estresse hídrico e salino (ARCOVERDE et al., 2011; CAMPOS et al., 2012; RIVAS; OLIVEIRA; SANTOS, 2013).

2.4 *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz

Poincianella pyramidalis (Tul.) L. P. Queiroz, conhecida popularmente como Catingueira, Pau-de-porco e Catinga-de-porco (BRAGA, 1976; QUEIROZ, 2009), é uma espécie considerada endêmica da Caatinga (MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997; MAIA, 2004; FABRICANTE et al., 2009b), sendo encontrada nos estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Bahia (MAIA, 2004). É uma das espécies mais comuns nas Caatingas ao leste da Bahia e uma das que mais contribuem para a fisionomia característica desse ecossistema (QUEIROZ, 2006). A espécie pode ser encontrada tanto em Caatinga densa quanto em Caatinga aberta (MAIA, 2004) e em diferentes estágios sucessionais (PEREIRA et al., 2001). Essas características fazem da Catingueira uma espécie indicada em programas de recomposição florestal de áreas degradadas (MAIA, 2004).

A árvore apresenta porte arbóreo (MONTEIRO et al., 2006), com troncos múltiplos de 1-6 m de altura, sua copa vai de densa a aberta e troncos que chegam a 35 cm de diâmetro. Suas folhas apresentam folíolos alternos, cartáceos a coriáceos, mais longos que grossos (QUEIROZ, 2006). Por estas razões, a espécie é utilizada pela população sertaneja como na alimentação do gado, na ornamentação das casas, como fonte de carvão e lenha, material para construção, e até mesmo em atos religiosos e culturais (QUEIROZ, 2006). Suas folhas podem ser usadas, ainda, em tratamentos de infecções catarrais e diarréicas (BRAGA, 1976). Quando secas, suas folhas apresentam alto valor nutritivo e servem de alimento para animais, como o gado, durante o período de estiagem (ALBUQUERQUE; ANDRADE, 2002; ALBUQUERQUE; ANDRADE; SILVA, 2005).

Por sua característica pioneira, a espécie se adapta bem às condições de aridez uma vez que é bastante comum em áreas degradadas, com sua frequência aumentando juntamente com o grau de perturbação da região (FABRICANTE et al., 2009a). A Catingueira é classificada como caducifólia, porém suas gemas rebrotam juntamente com as primeiras chuvas, sendo essa espécie considerada uma anunciadora do período de chuvas (MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBUQUERQUE, U. P.; ANDRADE, L. H. C. Conhecimento botânico tradicional e conservação em uma área de Caatinga no Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Acta Bot Bras**, v. 16, n. 3, p. 273-285, 2002.

ALBUQUERQUE, U. P.; ANDRADE, L. H. C.; SILVA, A. C. O. Use of plant resources in a seasonal dry forest (Northeastern Brazil). **Acta Bot Bras**, v. 19, n. 1, p. 27-38, 2005.
ALBUQUERQUE, U. P. et al. Caatinga revisited: Ecology and conservation of an important seasonal dry forest. **Sci World J**, v. Article ID 205182, p. 1-18, 2012.

ALSCHER, R. G.; DONAHUE, J. L.; CRAMER, C. L. Reactive oxygen species and antioxidantes: Relationships in green cells. **physiol Plant**, v. 100, n. 2, p. 224-233, 1997.
ALVES, J. J. A. Geoecologia da caatinga no semi-árido do nordeste brasileiro. **Climep**, v. 2, n. 1, p. 58-71, 2007.

ALVES, J. J. A.; ARAÚJO, M. A.; NASCIMENTO, S. S. Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Caatinga**, v. 22, n. 3, p. 126-135, 2009.

ANDRADE-LIMA, D. Estudos Fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco**, v. 5, p. 305-341, 1960._____. The caatingas dominium. **Rev Bras Bot**, v. 4, p. 149-153, 1981.

APEL, K.; HIRT, A. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annu Rev Plant Biol**, v. 55, n. 1, p. 373-399, 2004.

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, n. 2, p. 123-130, 2011.

ASSAD, E. D. et al. Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. **Pesq Agropec Bras**, v. 39, n. 11, p. 1057-1064, 2005.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annu Rev Plant Biol**, v. 59, n. 1, p. 89-113, 2008.

BATANOUNY, K. H. **Plants in the desert of the Middle East**. Cairo: Springer, 2001. 205.

BATISTA, K. D. et al. Photosynthetic limitations in coffee plants are chiefly governed by diffusive factors. **Trees**, v. 26, n. 2, p. 459-468, 2012.

BONDADA, B. R. et al. Effect of water stress on the epicuticular wax composition and ultrastructure of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf, bract, and boll. **Environ Exp Bot**, v. 36, n. 1, p. 61-69, 1996.

BRAGA, R. **Plantas do nordeste: especialmente do Ceará**. Natal: Fundação Guimarães Duque, 1976. 509.

BRAY, E.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stresses. In: BUCHANAN, B., *et al* (Ed.). **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. Rockville, Maryland, USA: American Society of Plant Physiologists, 2000. p.1158-1203.

BUCHMANN, N. Plant ecophysiology and forest response to global change. **Tree Physiol**, v. 22, n. 15-16, p. 1177-1184, 2002.

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

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.

CHANG, J. C.; LIN, T. S. Gas exchange in litchi under controlled and field conditions. **Sci Hortic-Amsterdam**, v. 114, n. 4, p. 268-274, 2007.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. **Ann Bot**, v. 103, n. 4, p. 551-560, 2009.

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.

CHAVES, M. M. et al. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. **Ann Bot**, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

CHIMENTI, C. A.; PEARSON, J.; HALL, A. J. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. **Field Crop Res**, v. 75, n. 2-3, p. 235-246, 2002.

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, n. 5, 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.

DRAKE, P. L.; FROEND, R. H.; FRANKS, P. J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. **J Exp Bot**, v. 64, n. 2, p. 495-505, 2013.

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.

EINHORN, T.; CASPARI, H. Effects of multiple feedforward mechanisms on stomatal regulation for apple trees subjected to partial rootzone drying and deficit irrigation. **Hort Sci**, v. 38, n. 5, p. 712-713, 2003. 23

FABRICANTE, J. R. et al. Análise populacional de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Fabaceae Lindl.) na caatinga da região do Seridó nordestino **Rev Bras de Bioci**, v. 7, n. 3, p. 285-290, 2009a.

FABRICANTE, J. R. et al. Análise populacional de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Fabaceae Lindl.) na caatinga da região do Seridó nordestino. **Rev Bras Bioc**, v. 7, n. 3, p. 285-290, 2009b.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. 2. Berlin: Gebrüder 1992. 176.

FANOURAKIS, D.; HEUVELINK, E.; CARVALHO, S. M. P. A comprehensive analysis of the physiological and anatomical components involved in higher water loss rates after leaf development at high humidity. **J Plant Physiol**, v. 170, n. 10, p. 890-898, 2013.

FORDHAM, M. C. et al. Effects of leaf wetting and high humidity on stomatal function in leafy cuttings and intact plants of *Corylus maxima*. **Physiol Plant**, v. 113, n. 2, p. 233-240, 2001.

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

FOYER, C. H. et al. Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: review. **Plant Physiol Bioch**, v. 40, n. 6-8, p. 659-668, 2002.

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.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiol Bioch**, v. 48, n. 12, p. 909-930, 2010.

GIULIETTI, A. et al. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: SILVA, J., et al (Ed.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: MMA – Ministério do Meio Ambiente, 2004. p.47-90.

GIULIETTI, A. M. et al. Espécies endêmicas da caatinga. In: SAMPAIO, E. V. B., et al (Ed.). **Vegetação e Flora da Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste - APNE & Centro Nordestino de Informação sobre Plantas, 2002. p.103-118.

GRACE, J. Plant Water Relations. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). **Plant Ecology**. 2. New York: Blackwell Science, 1997. p.717.

HASSINE, A. B.; LUTTS, S. Differential responses of saltbush *Atriplex halimus* L. exposed to salinity and water stress in relation to senescing hormones abscisic acid and ethylene. **J Plant Physiol**, v. 167, n. 17, p. 1448-1456, 2010.

HOLBROOK, N. M. A água e as células vegetais. In: TAIZ, L. e ZEIGER, E. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. 4. São Paulo: Artmed, 2009. cap. 3, p.59-74.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, I. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment

Report of the IPCC. 11 nov 2011 2007. Disponível em: <
<http://www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-wg1.htm> >.

JORTZIK, E. et al. Redox regulation of *Plasmodium falciparum* ornithine d-aminotransferase. **J Mol Biol**, v. 402, n. 2, p. 445-459, 2010.

KLAR, A. **A água no sistema solo-planta-atmosfera**. São Paulo: Nobel, 1984. 408 p.
 KOZLOWSKI, T.; PALLARDY, S. Transpiration and plant water balance. In: KOZLOWSKI, T. e PALLARDY, S. (Ed.). **Physiology of woody plants, 2nd edition**. San Diego: Academic Press, 1996. p.269-308.

KRAMER, P. J.; KOSLOWSKI, T. **Physiology of wood plants**. New York: Academic Press, 1989. 811.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chrolophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics. 25

Annu Rev Plant Phys, v. 42, n. 1, p. 313-349, 1991.

KRIEGER-LISZKAY, A.; FUFUZAN, C.; TREBST, A. Singlet oxygen production in photosystem II and related protection mechanism. **Photosynth Res**, v. 98, p. 551-564, 2008.

LARHER, F. et al. The glycine betaine inhibitory effect on the osmoinduced proline response of rape leaf discs. **Plant Sci**, v. 113, n. 1, p. 21-31, 1996.

LIMA, A. et al. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environ Exp Bot**, v. 47, n. 3, p. 239-247, 2002.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. B. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades, 1ª edição**. São Paulo: D&Z Computação gráfica e Editora, 2004. 415.

MALAN, C.; GREYLING, M. M.; GRESSEL, J. Correlation between CuZn superoxide dismutase and glutathione reductase, and environmental and xenobiotic stress tolerance in maize inbreds. **plant Sci**, v. 69, n. 2, p. 157-166, 1990.

MARENGO, J. A. Água e mudanças climáticas. **Etud Av**, v. 22, n. 63, p. 83-96, 2008.

MAROCO, J. P. et al. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought-metabolic and modeling approaches. **Funct Plant Biol**, v. 29, p. 451-459, 2002.

MELONI, D. A. et al. The effects of salt stress on growth, nitrate reduction and proline and glycine betaine accumulation in *Prosopis alba*. **Rev Bras Fisiol Veg**, v. 16, n. 1, p. 39-46, 2004.

MOGHAIEB, R. E. A.; SANEOKA, H.; FUJITA, K. Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*. **Plant Sci**, v. 166, n. 5, p. 1345-1349, 2004.

MONTEIRO, J. M. et al. Use patterns and knowledge of medicinal species among two rural communities in Brazil's semi-arid northeastern region. **J Ethnopharmacol**, v. 105, p. 173-186, 2006.

MOONEY, H. A.; EHRLINGER, J. R. Photosynthesis. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). **Plant Ecology**. 2. New York: Blackwell Science, 1997. p.717.

MOYA, R. *Gmelina arborea* en Costa Rica. **Bois et Forêt des Tropique**, v. 279, n. 1, p. 47-57, 2004.

NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology, 2nd edition**. San Diego: Academic Press, 1999. 474.

OYAMA, M. D.; NOBRE, C. A. A simple potential vegetation model for coupling with the simple biosphere model (SIB). **Rev Bras Meteorologia**, v. 1, p. 203-216, 2004.

PASSOS, E. E. M.; PRADO, C.; ARAGAO, W. M. The influence of vapor pressure deficit on leaf water relations of *Cocos nucifera* in Northeast Brazil. **Exp Agr**, v. 45, n. 1, p. 93-106, 2009.

PERASSOLO, M. et al. Enhance of anthraquinone production by effect of proline and aminoindan-2-phosphonic acid in *Rubia tinctorum* suspension cultures. **Enzyme Microb Tech**, v. 41, n. 1-2, p. 181-185, 2007.

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, n. 3, p. 413-426, 2001.

POLLE, A. Defense against photooxidative damage in plants. In: SCANDALIOS, J. (Ed.). **Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defenses**. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. p.785-813. 27

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.

PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R., et al (Ed.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p.3-74.

PRASAD, T. K. et al. Evidence for Chilling-Induced Oxidative Stress in Maize Seedlings and a Regulatory Role for Hydrogen Peroxide. **Plant Cell**, v. 6, n. 1, p. 65-74, 1994.

QUEIROZ, F. A. Impactos da sojicultura de exportação sobre a biodiversidade do Cerrado. **Soc Nat**, v. 21, p. 193-209 2009.

QUEIROZ, L. P. The Brazilian Caatinga: Phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: PENNINGTON, R. T., et al (Ed.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography and conservation**. New York: CRC Press, 2006. p.121-157.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **J Ecol**, v. 72, n. 1, p. 61-74, 1984.

RIVAS, R.; OLIVEIRA, M. T.; SANTOS, M. G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance **Plant Physiol Bioch** v. 63, n. 1, p. 200-208, 2013.

RYERSON, D. E.; DENGLER, N. G. Light-induced phenotypic plasticity in plants. In: GOLDMAN, C. A. (Ed.). **Tested studies for laboratory teaching**. New York: Association for Biology Laboratory Education, v.15, 1994. p.259-276.

SÁ, I. B.; RICHÉ, G. R.; FOTIUS, G. A. As Paisagens E O Processo De Degradação Do Semi-Árido Nordeste. In: SILVA, J. M. C., *et al* (Ed.). **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente: Universidade Federal de Pernambuco, 2003. p.17-36.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian Caatinga. In: BULLOCK, S. H., *et al* (Ed.). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p.35-63.

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

SANTOS, J. P.; ARAÚJO, E. L.; ALBUQUERQUE, U. P. Richness and distribution of useful woody plants in the semi-arid region of northeastern Brazil. **J Arid Environ**, v. 72, n. 5, p. 652-663, 2008.

SAPETA, H. et al. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. **Environ Exp Bot**, v. 85, n. 1, p. 76-84, 2013.

SCHWINNING, S.; EHRLINGER, J. R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems **J Ecol**, v. 89, n. 1, p. 464-480, 2001.

SHAO, H. B. et al. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **C R Biol**, v. 331, n. 3, p. 215-225, 2008.

SHERWOOD, S. C.; BONY, S.; DUFRESNE, J. L. Spread in model climate sensitivity traced to atmospheric convective mixing. **Nature**, v. 505, n. 7481, p. 37-42, 2014.

SILVA, E. N. et al. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. **Environ Exp Bot**, v. 69, n. 3, p. 279-285, 2010.

SILVA, J.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade na Caatinga. In: SILVA, J., *et al* (Ed.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: MMA – Ministério do Meio Ambiente, v.. 2004. p.349-374.

SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Emerging paradigms of trees phenology in dry tropics. **Curr Sci India**, v. 89, n. 6, p. 964-975, 2005.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends Plant Sci**, v. 5, n. 12, p. 537-542, 2000.

THOMAS, H.; STODDART, J. Leaf senescence. **Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol**, v. 31, n. 1, p. 83-111, 1980.

TROVÃO, D. B. M. et al. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Rev Bras Eng Agríc Ambient**, v. 11, n. 3, p. 307–311, 2007.

TSUGANE, K. et al. A recessive Arabidopsis mutant that grows photoautotrophically under salt stress shows enhanced active oxygen detoxification. **Plant Cell**, v. 11, n. 7, p. 1195-1206, 1999.

TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: John Wiley & Sons, 1980. 482.

UZIDAY, B. Comparasion of ROS formation and oxidant enzymes in Cleome gynadra (C4) and Cleome spinose (C3) under drought stress. **Plant Sci**, v. 182, n. 1, p. 59-70, 2012.

VALLADARES, F. et al. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? **New Phytol**, v. 156, n. 3, p. 457-467, 2002.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **J Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1103-1116, 2006.

Manuscrito a ser submetido à revista Tree Physiology, como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal

3 Influência da sazonalidade nos mecanismos de fotossíntese e fotoproteção em plantas adultas de *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Querioz (Catingueira)

Ana C. B. Pinho-Pessoa¹, Lumena F. Duda¹, João A. Almeida-Granja¹, Maria C. Alves², André L. A. Lima³, Rômulo S. C. Menezes⁴, Jean P. Ometto⁵, Antonio C. D. Antonino⁴, Marcelo F. Pompelli^{1,6}

¹ Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, CCB, Recife, PE, Brasil, 50670-901; ² Laboratório de Florística e Ecossistemas Costeiros, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE; ³ Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Serra Talhada, PE; ⁴ Departamento de Energia Nuclear, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE; ⁵ Instituto Brasileiro de Pesquisas Espaciais, INPE, São José dos Campos, SP; ⁶Autor para correspondência: Tel.: +55 81 2126 8844; Fax +55 81 2126 7803. E-mail: mpompelli@yahoo.com.br

Palavras-chave: Caatinga, EROs, estresse hídrico, sistema antioxidativo, trocas gasosas

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi analisar as modificações morfofisiológicas de *Poincianella pyramidalis* em dois anos consultivos: um ano seco e outro chuvoso, em condições naturais de campo num ambiente de Caatinga. O experimento foi realizado com plantas adultas, nas quais foram feitas medidas de potencial hídrico foliar (Ψ_w), trocas gasosas, temperatura foliar, análises bioquímicas do metabolismo primário vegetal, como proteínas, aminoácidos e carboidratos, além de prolina, aldeído malônico e peróxido de hidrogênio, área foliar específica (AFE) e área do folíolo (AF). No ano seco os valores de Ψ_w foram extremamente negativos afetando de forma negativa a capacidade da planta de realizar trocas gasosas. Os valores de fotossíntese líquida (AL) foram maiores durante o ano chuvoso, quando comparado às médias avaliadas no ano seco, onde não se verificou nenhuma diferença significativa entre os diferentes parâmetros relacionados às trocas gasosas ao longo dos horários do dia. Por outro lado, no ano chuvoso, as médias de AL foram maiores no início do dia, com queda a partir das

12:00 h. Esse comportamento foi semelhante para a transpiração (E). Independente do ano avaliado, o padrão de acúmulo dos metabólitos celulares também variou bastante no decorrer dos meses. Os resultados, como menores teores de clorofilas totais, sugerem que a espécie *P. pyramidalis* poderia suportar grandes períodos de seca sem que houvesse comprometimento celular e ainda que ela possui plasticidade fenotípica altamente regulada. Essa plasticidade possibilitaria que a planta sobrevivesse mesmo com as adversidades inerentes ao ecossistema da Caatinga e que ela se encontra adaptada a esse tipo de ecossistema.

INTRODUÇÃO

O aquecimento global, causado principalmente pelo aumento do CO₂ atmosférico e dos gases de efeito estufa em todo o mundo vem alarmando especialistas nas mais diversas áreas (Marengo 2002; Marengo 2008; Sherwood et al. 2014). Previsões mostram um aumento de 1,4°C a 5,8°C na temperatura nos próximos anos (Assad et al. 2005); além da diminuição dos níveis de precipitação nas áreas mais secas do planeta (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007). No que diz respeito à agricultura e à produção vegetal, o aumento da temperatura, atrelado a uma queda nos volumes de precipitação, trazem intensa discussão sobre como a restrição hídrica poderia afetar as diferentes culturas e as populações vegetais naturais, uma vez que a disponibilidade de água é o fator que mais afeta o crescimento e desenvolvimento das plantas (Chaves et al. 2002; Flexas et al. 2004; Pompelli et al. 2010).

O déficit hídrico nas plantas pode causar diversos tipos de alterações fisiológicas, como alterações nas vias biossintéticas de compostos necessários a sua sobrevivência, *i.e.* fotoassimilados (Chaves et al. 2002; Hassine and Lutts 2010; Monteiro et al. 2006). Isso ocorre porque a resposta fisiológica mais imediata apresentada por plantas submetidas a uma restrição hídrica é o fechamento estomático (Bacelar et al. 2007; Chaves et al. 2009; Chaves et al. 2002; Sapeta et al. 2013). Esse processo causa a diminuição da condutância estomática, diminuindo drasticamente a assimilação líquida de CO₂ (AL) (Bacelar et al. 2007; Pompelli et al. 2010; Rivas et al. 2013; Sapeta et al. 2013). Alterações nesse complexo mecanismo são as principais características que podem desregular outras funções biológicas na planta a fim de promover ou retardar a tolerância à seca (Chaves et al. 2003; Chaves et al. 2002; Silva et al. 2010; Wilkinson and Davies 2010). Além disso,

um alto controle estomático é de extrema importância, pois a rápida resposta a um alto déficit de pressão de vapor (DPV), juntamente com a condição de escassez de água pode ser determinante para a sobrevivência do vegetal (Hassine and Lutts 2010; Kramer and Boyer 1995; Pompelli et al. 2010; Sapeta et al. 2013; Tyree and Sperry 1988). Dessa forma, plantas que submetidas a ciclos sazonais de déficit hídrico devem apresentar adaptações que as possibilitem sobreviver nesse tipo de ambiente (Fahn and Cutler 1992; Reich and Borchert 1984; Reich et al. 1992; Shao et al. 2008).

Normalmente as adaptações estão relacionadas com a fuga, a evitação e a tolerância ao período de déficit hídrico (Chaves et al. 2002; Fahn and Cutler 1992; Machado et al. 1997). Muitas espécies apresentam mecanismos para evitar os danos inerentes a seca. Essas mudanças incluem abscisão foliar, de forma a evitar a perda excessiva de água para a atmosfera nos períodos mais críticos do déficit hídrico (Hassine and Lutts 2010; Reich and Borchert 1984; Souza et al. 2007). Contudo, mesmo plantas que possuem a capacidade de ‘evitar’ a seca podem sofrer com os efeitos do déficit hídrico, já que a queda das folhas é o evento mais drástico na proteção da planta contra a perda de água (Chaves et al. 2002; Hassine and Lutts 2010).

Plantas que vivem em ambientes naturalmente áridos, frequentemente enfrentam ciclos sazonais de chuvas em grande parte do ano (Eamus 1999; Eamus and Cole 1997; El-Sharkawy 2007; Lu et al. 2012). No Brasil, a Caatinga é o principal ecossistema semiárido. Este ecossistema se caracteriza por ser uma floresta tropical sazonal seca, com grande quantidade de espécies caducifólias, com predominância de espécies da família Fabaceae, seguida por Euphorbiaceae (Prado 2003; Queiroz 2006). Estudos mostram que a Caatinga apresenta regime de chuvas irregular, podendo apresentar anos de extrema seca, e anos com alta precipitação (Lima and Rodal 2010). Dessa forma, mesmo dentre aquelas espécies que apresentam os mecanismos de tolerância, evitação e fuga, a alta plasticidade fenotípica é muito frequente (Valladares and Pugnaire 1999; Valladares et al. 2006; Valladares et al. 2000).

Poicianella pyramidalis, pertencente à família Fabaceae, é uma espécie nativa e muito frequente no ecossistema da Caatinga (Maia 2004). Possui porte arbóreo e é caducifólia, perdendo suas folhas no período mais seco do ano (Machado et al. 1997). É encontrada em abundância em áreas degradadas sendo considerada uma espécie pioneira (Maia 2004) e com grande capacidade de adaptação ao déficit hídrico.

Sendo assim, o objetivo do presente trabalho foi analisar as adaptações morfofisiológicas de *P. pyramidalis* em dois anos consecutivos com distintos regimes

hídricos em um ambiente de Caatinga pernambucana. Como hipótese central da pesquisa temos que a Catingueira apresenta adaptações ecofisiológicas e bioquímicas importantes, que lhe permitam sobreviver durante os períodos mais críticos da restrição hídrica; com forte aumento das taxas metabólicas durante o período de chuvas.

MATERIAL E MÉTODOS

Descrição da área de estudo e delineamento experimental

O estudo foi realizado na Fazenda Buenos Aires (07°57'45,6''S; 38°23'02,3'' W; 472 m asl.), localizada no município de Serra Talhada, Estado de Pernambuco, Brasil. A região de Caatinga é caracterizada por possuir forte sazonalidade no regime de chuvas, com período chuvoso se concentrando entre os meses de Janeiro a Maio e o período seco entre Junho a Dezembro. As coletas foram feitas em condições de campo nos anos de 2012 e 2013, durante a estação chuvosa (maio) e seca (agosto). De todo modo, foram marcados 10 indivíduos adultos de *P. pyramidalis* nos quais foram realizadas as análises. Para confirmar a identidade da espécie, réplicas do material botânico com flor e fruto foram enviadas para confirmação da identidade da espécie. Réplicas desse material foram então depositadas tanto no Herbário UFP - Geraldo Mariz, pertencente à Universidade Federal de Pernambuco (UFP-74.070) como também no Herbário do Instituto Agrônômico de Pernambuco (IPA-88.494).

Medidas de potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar foi mensurado em dois diferentes horários, *i.e.*, 5:00 h e 12:00 h, utilizando-se de uma câmara de pressão (Scholander et al. 1965). Os valores foram então convertidos para MPa. Para tanto, utilizou-se uma folha de cada um dos 10 indivíduos marcados para este estudo.

Área foliar específica e área do foliólulo

Cinquenta folhas completamente expandidas foram cuidadosamente coletadas, embaladas individualmente 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 analisadas por meio do software Image-Pro® Plus (versão 4.5, Media Cybernetics, Silver Spring, USA) conforme descrito em Pompelli et al. (2012). Na sequência, as folhas foram secas em estufa a 70°C por 72 horas e então pesadas para determinação da massa seca. A área foliar específica (AFE) foi obtida a partir da relação entre massa seca (kg) e a área (m²). Também foi avaliada a área individual do foliólulo. Para tanto foram utilizadas 250 foliólulos escolhidos aleatoriamente entre aqueles que foram escaneados para a determinação da AFE em cada uma das coletas.

Medidas de trocas gasosas

Em uma folha completamente expandida e sem sintomas visuais de ataque por fitopatógenos, foram mensurados os parâmetros de trocas gasosas [*i.e.* taxa líquida de assimilação de CO₂ (AL), transpiração (*E*), condutância estomática (*gs*). As análises foram feitas por meio de um analisador de gases a infravermelho (IRGA) modelo LCPro+ (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK), conforme descrito em detalhes em (Pompelli et al. 2010; Yin et al. 2006). A temperatura foliar (TF) foi medida por meio de um termômetro com leitura na faixa do infravermelho (ScanTemp, ST-600, Incoterm, Porto Alegre, Brasil). Com os dados tomados pelo IRGA e pelo sensor de temperatura calculou-se o déficit de pressão de vapor (DPV) e a eficiência do uso da água (EUA). Todas as medidas foram realizadas em cinco diferentes horários ao longo do dia *i.e.* 08:00, 10:00, 12:00, 14:00 e 16:00 horas.

Avaliações bioquímicas

Fragmentos foliares foram coletados, prontamente congelados em nitrogênio líquido e encaminhados, sob refrigeração, até o ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, onde foram processadas e analisadas. Desses fragmentos foram determinados: carboidratos solúveis totais (Dubois et al. 1956), proteínas solúveis totais (Armengaud et al. 2009; Bradford 1976), aminoácidos livres totais (Moore and Stein 1954) e clorofilas *a* e *b* (Pompelli et al. 2013). O teor de prolina foi determinado conforme método descrito por Bates et al. (1973) e calculados com base na massa de matéria seca. Determinou-se também o acúmulo de MDA e peróxido de

hidrogênio (H₂O₂) [para mais detalhes, ver Campos et al. (2012)]. Todas as análises foram determinadas com espectrofotômetro *dual beam* ajustado ao comprimento de onda específico para cada composto orgânico. 39

Análises estatísticas

Os dados foram normalizados pelo teste de Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk 1965) e o teste de Brown-Forsyth usado para igualar as variâncias (Brown and Forsyth 1974). Na sequência os dados foram submetidos a uma análise de variância (ANOVA) e as médias foram contrastadas pelo teste de Student Newman Keul's ou teste T com nível de significância de 5%. As análises estatísticas foram feitas a partir do software Statistica versão 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

RESULTADOS

Dados ambientais

Os dados de precipitação e temperatura obtidos nos mostram que o ano de 2012 apresentou precipitações significativamente inferior às registradas em 2013, caracterizando-se como um ano muito seco (Figura 1). O mês de maio, que historicamente é o mês mais chuvoso, apresentou em 2012 uma precipitação de apenas 3,8 mm. Por outro lado, o mesmo mês em 2013 apresentou uma precipitação cerca de 26 vezes maior (100 mm). O mês de agosto, por outro lado, caracterizado historicamente como um mês seco, teve uma precipitação de 1,5 mm em 2012 e em 2013 apresentou uma precipitação de 4,6 mm. Verifica-se que a temperatura do ar foi bem mais estável do que a precipitação, mesmo no ano mais seco, com valores entre 25,2°C e 30,5°C em todo o período estudado (Figura 1).

Área foliar específica e área do foliólulo

Verifica-se que não há diferenças significativas na AFE de *P. pyramidalis*, avaliadas em maio e agosto de 2012. Entretanto, em 2013, houve uma queda significativa

($P < 0,01$) de 9% na AFE no mês de agosto. (Tabela 1). Por outro lado, a área individual do foliólulo foi maior nos meses de maio, independente do ano avaliado; uma redução de 26% em 2012 e de 29,3% 2013, quando comparados às médias de maio e agosto, respectivamente (Tabela 1).

Potencial hídrico foliar (Ψ_w)

O Ψ_w avaliado no *pre-down* (5:00 h) foi significativamente superior ($P < 0,01$) aquele avaliado ao meio dia (12:00 h), independente do mês e ano avaliado. Entretanto, o ano de 2013, como ano chuvoso, caracterizou-se por apresentar Ψ_w mais elevados que em 2012. Numa análise métrica, pode-se verificar que o mês de maio de 2013 apresentou um Ψ_w , avaliado no *pre-down* 61% maior do que no ano de 2012. Valores medidos no mês de agosto de 2013 seguiram o mesmo padrão descrito acima, entretanto com menores amplitudes (Figura 2).

Trocas gasosas

Os dados das trocas gasosas são mostrados na Figura 3. Verifica-se que o padrão da AL seguiu o mesmo da E, com valores significativamente mais elevados em 2013, em relação àqueles mostrados em 2012, que não variaram significativamente. O padrão de *gs* seguiu o mesmo daquele mostrado para os outros dois parâmetros (dados não mostrados). No ano chuvoso (2013), independente do mês avaliado as médias de AL foram sempre mais elevadas no início da manhã com quedas ao longo do dia. Exceção a este perfil pode ser visto em agosto de 2013 quanto houve um pico de AL as 10:00 ($13,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$). Para exemplificar o efeito sazonal entre os dois anos, temos que a AL foi em média 7,3 vezes maior em 2013 em relação a 2012, independente do horário e mês avaliado. Padrão semelhante foi observado no mês de agosto de 2013, onde a AL foi cerca de 6,6 vezes mais elevada do que o mesmo mês no ano anterior. A transpiração (E) foi baixa e constante em 2012, sendo os valores de E em 2013 maiores do que 2012, independente do horário avaliado ($P < 0,01$). No ano chuvoso, houve diferenças entre os horários estudados sendo a E maior nos primeiros horários do dia (Figura 3 B). A EUA foi

significativamente mais elevada no ano de 2013 do que no ano de 2012 apenas as 10:00 da manhã ($P < 0,01$) (Figura 3 C).

A temperatura foliar (TL) (Figura 3 D) variou de maneira altamente sincronizada ($r = 0,97$; $P < 0,01$) com as variações do DPV em todos os meses e horários estudados, independente da variação da E.

Avaliações bioquímicas do metabolismo

As análises bioquímicas realizadas para a quantificação de alguns compostos do metabolismo primário mostraram que houve uma redução de 18,6% na concentração dos açúcares solúveis em maio de 2013, quando comparado com o mesmo mês de 2012 ($P < 0,05$) (Figura 4 A). Todos os demais meses não foram significativos entre si. Perfil semelhante foi verificado com os aminoácidos livres totais que também mostrou menores médias em maio de 2013 em relação aos demais meses avaliados. Diferentemente do que ocorreu em 2012, a concentração de aminoácidos em agosto de 2013 foi 15% maior em relação ao mês de maio (Figura 4 B). Verifica-se, ainda, que a concentração de proteínas solúveis totais variou de forma significativa ($P < 0,01$) ao longo dos meses avaliados, sendo o ano de 2013, o que mostrou as maiores médias. Verifica-se ainda, que o perfil de acúmulo de proteínas foi diferencial nos dois anos de análise, uma vez que em 2012 observou-se uma queda de 34% na concentração de proteínas solúveis totais em agosto em relação a maio do mesmo ano. Em 2013 o efeito foi diferente daquele observado em 2012, uma vez que a concentração de proteínas foi 36,3% maior no mês de agosto (Figura 4 C). Ao analisarmos os efeitos do estresse hídrico sobre o metabolismo fotoprotetor, verifica-se um significativo ($P < 0,01$) acúmulo de prolina no mês de agosto de 2013 em relação aos demais meses avaliados (Figura 5 A). No mês de maio de 2013 o nível de prolina foi inferior a 0,6 mmol kg-1MS, mesmo que em 2012 o mês de maio tenha apresentado valores bastante elevados (107,4 mmol kg-1MS) (Figura 4 D). Verifica-se, ainda que mesmo com um acúmulo bastante expressivo de prolina em agosto de 2013, o acúmulo de MDA nesse mesmo mês foi elevado (34,8 mmol kg-1MS), o qual foi 3,2 vezes mais elevado do que os valores mostrados em maio do mesmo ano, mesmo que este não seja significativamente distinto das médias observadas em 2012 (Figura 5 C). O acúmulo de H₂O₂, por outro lado, não sofreu grandes alterações ao longo dos meses avaliados; entretanto verificam-se valores inferiores em agosto de 2013 (Figura 5 B).

O teor de clorofilas variou significativamente ($P < 0,01$) nos dois anos de análise, com 2012 mostrando 3,6 vezes menos clorofila do que 2013 (Figura 5 A). Quando a análise se dá somente entre os meses dentro de 2013, verifica-se que o mês seco (agosto) apresentou 28,6% menos clorofila do que o mês chuvoso (maio). Comportamento semelhante aconteceu em 2012 com valores inferiores em agosto em relação a maio. O teor de carotenóides também variou entre os meses e entre os anos estudados ($P < 0,01$) (Figura 5 B); entretanto diferente do que se esperava, em 2013 as plantas sintetizaram 2,1 vezes mais carotenóides do que em 2012.

DISCUSSÃO

Verificou-se neste trabalho que em decorrência da sazonalidade e da irregularidade das chuvas, *Poincianella pyramidalis* apresentou Ψ_w muito negativos no ano de 2012, mesmo quando avaliados no *pre-down*. Dombroski et al. (2011), em seu trabalho com potenciais hídricos de plantas da Caatinga, classificou *P. pyramidalis* como uma espécie que já inicia o dia com potenciais hídricos bastante negativos na estação seca, os quais podem ficar ainda menores no decorrer do dia, corroborando com os resultados encontrados neste estudo. Entretanto, os Ψ_w descritos para a *P. pyramidalis* por Dombroski et al. (2011) se assemelham apenas aqueles mostrados no ano de 2013, cujos valores oscilam entre -2 e -4 MPa. No ano de 2012, ano caracterizado por apresentar precipitações muito distintas daquelas de 2013, os valores de Ψ_w atingiram, por vezes, os -7,5 MPa, com média de -7 MPa ao meio dia no mês de agosto. Potenciais tão negativos quanto os apresentados neste trabalho, também já foram observados em outras espécies lenhosas da região (Oliveira, M. 2014, manuscrito em preparação).

Apenas espécies de plantas plenamente adaptadas às condições semiáridas podem suportar pressões tão negativas em seus vasos condutores quanto aquelas mostradas neste trabalho (Fahn and Cutler 1992; Tyree and Sperry 1988). Para tanto, estes vasos devem apresentar espessamento de lignina de forma a evitar o colapso, ou o rompimento da coluna de água causando o fenômeno da cavitação (Franc and Michel 2005). Entretanto, este não foi o objetivo deste trabalho e, portanto, não foi investigado. De qualquer modo, essa maior lignificação dos vasos condutores, atrelada à falta de pressão de turgor para o alongamento celular (Shao et al. 2008) pode levar a um maior acúmulo de biomassa seca por unidade de área foliar nas plantas estressadas (Hassine and Lutts 2010; Shao et al. 2008). Se isso for verdadeiro, então deve haver uma queda na área foliar específica (AFE)

nos meses mais secos do ano. Dados como estes foram anteriormente relatados para *C. blanchetianus* (Almeida-Granja 2013) outra espécie nativa da Caatinga; valores estes que corroboram com encontrados nesse estudo.

Verifica-se que nos meses secos (agosto) os dados da AFE foram realmente inferiores àqueles mostrados nos meses chuvosos, mesmo que apenas em 2013 tenha havido significância ($P < 0,01$) entre as médias. Verifica-se ainda que nestes mesmos meses houve uma queda da AL, atrelada ao baixo potencial hídrico em decorrência da precipitação deficitária, fato que circunstancialmente pode ter afetado a produção de biomassa foliar. O acúmulo de biomassa seca em folhas que apresentam potenciais hídricos muito negativos tem efeitos ‘catastróficos’ (Tyree and Sperry 1988), uma vez que pode ocorrer colapso irreversível dos vasos condutores. Para evitar esse colapso a planta tende a produzir vasos condutores mais espessados (Franc and Michel 2005). Os resultados a cerca da área do foliólulo corroboram essa hipótese, pois a área do limbo caiu nestes mesmos meses. Essa hipótese também é suportada por outros trabalhos com plantas lenhosas (Almeida-Granja 2013; Sapeta et al. 2013; Shao et al. 2008).

Em campo, a condição de estresse pode ser causada por diversos fatores além do déficit hídrico (Chaves et al. 2002; Wilkinson and Davies 2010). Dentre eles a alta irradiância, bem como elevados DPVs, que podem causar danos irreversíveis aos mecanismos de trocas gasosas e do metabolismo do carbono (Chaves et al. 2002). Na ocorrência de restrição hídrica severa, como aconteceu nas plantas avaliadas em 2012, os estômatos tendem a diminuir o seu grau de abertura (Drake et al. 2013; Giday et al. 2013; Hsie et al. 2014), independente do DPV, embora seja agravado por este (Hsie et al. 2014). Estas estratégias podem auxiliar a planta na economia de água, evitando grandes quedas em AL e aumento em E (Pompelli et al. 2010; Rivas et al. 2013; Sapeta et al. 2013). Uma vez que foi restabelecida a condição de hidratação no ano chuvoso, as plantas apresentaram uma forte recuperação destes parâmetros. Esses resultados sugerem que em *P. pyramidalis* a fotossíntese é limitada mais fortemente pela condutância estomática do que por outros parâmetros. Dados comprovados pela análise de correlação entre estes fatores; $r = 0,830$ $P < 0.01$ para AL x gs; $r = 0,203$; $P = 0,03$ para AL x PAR; e $0,22$ $P < 0,01$ para AL x DPV. Resultados semelhantes aos descritos neste trabalho foram anteriormente descritos para diversas outras espécies lenhosas (Pompelli et al. 2010; Santos-Silva et al. 2013; Santos et al. 2013). Verifica-se que em 2013, uma queda em E (1,5 vezes em média) não levou a uma igual queda em AL nos mesmos meses e horários, fato que elevou a EUA nas plantas avaliadas em agosto de 2013. Diversos trabalhos

mostram que as espécies podem aumentar a EUA quando submetidas a um déficit hídrico (Arcoverde et al. 2011; Hassine and Lutts 2010; Rivas et al. 2013). Para tanto, a planta deve apresentar um eficiente controle estomático ou mesmo bioquímico (Arcoverde et al. 2011; Chaves et al. 2002; Maroco et al. 2002; Ribeiro et al. 2009).

É de se esperar que a concentração de açúcares solúveis totais e aminoácidos sejam mais elevados nos meses secos em detrimento daqueles mais úmidos (Figura 4). Os dados mostrados neste trabalho, portanto, são corroborados com diversos trabalhos que mostram que esse maior acúmulo pode auxiliar a planta no fino ajuste osmótico, importante no balanço entre a água perdida e as funções biológicas (Souza et al. 2004). Entretanto, o aumento da concentração dos açúcares solúveis nas folhas pode estar relacionado com o comprometimento do mecanismo fonte $\times$ dreno (Dunford 2010), uma vez que as folhas (especialmente aquelas avaliadas em 2012) encontram-se com baixo fluxo de seiva causado pelo baixo potencial hídrico (Nardini and Tyree 1999; Tyree and Sperry 1988). Contudo, estudos sugerem que o aumento na concentração de carboidratos solúveis está na verdade relacionado com o acúmulo de solutos para a manutenção do potencial osmótico, e consequentemente da turgidez celular (Hassine and Lutts 2010; Martínez et al. 2005). Além disso, açúcares como a sacarose possuem um importante papel na captura de elétrons livres e consequentemente na defesa contra os danos causados pelas espécies reativas de oxigênio (Apel and Hirt 2004).

Sabe-se que o déficit hídrico severo é responsável pela sinalização para a liberação de hormônios relacionados com a senescência foliar, como o ABA e o etileno (Ghanem et al. 2008). Além disso, folhas em processo de senescência costumam translocar parte dos seus compostos carbonados de volta para a planta antes que ocorra o processo da senescência *per se* (Hassine and Lutts 2010). Se isso for verdadeiro, então se espera uma menor concentração de proteínas e outros compostos orgânicos em anos de estresse hídrico severo, fato corroborado pelos nossos dados que mostram menores concentrações de proteínas em 2012 em relação a 2013, com valores ainda menores em agosto de 2012 em relação a maio de 2012. Ademais, com o agravamento da restrição hídrica, pode ocorrer hidrólise das proteínas (Pompelli et al. 2010), mesmo aquelas ligadas ao aparato antioxidativo (Anjum et al. 2012); proteínas estas que podem ser recicladas na construção de outras proteínas, especialmente àquelas ligadas à parede celular e proteção contra a desidratação. Diferentemente disso, verificou-se que as plantas avaliadas em agosto de 2013 (mês seco) tiveram um aumento significativo da concentração de proteínas solúveis totais. Potenciais hídricos elevados mesmo nas plantas avaliadas no mês seco pode ter

colaborado para que o pool de proteínas não tenha sido diminuindo em agosto de 2013. Rivas et al. (2013) sugere que plantas que são submetidas a ciclos de restrição hídrica tendem a apresentar respostas mais rápidas e mais eficazes quando expostas a um segundo ciclo de déficit hídrico, uma evidência circunstancial de que *P. pyramidalis* pode estar se “preparando” de maneira mais eficaz para um novo período de seca prolongada. Para tanto, a planta tende a elevar as taxas de fotossíntese e consequentemente de reservas na tentativa de melhorar os efeitos da restrição hídrica. Tal fato parece combinar com a queda dos teores de H₂O₂ nas células no mês de agosto de 2013, sugerindo que parte destas proteínas possam fazer parte do metabolismo antioxidativo que combatem as EROs, e.g. superóxido dismutase (SOD). Aminoácidos como a prolina também estão relacionados com a proteção contra as espécies reativas de oxigênio. Por muito tempo se pensou que a prolina estivesse relacionada com o ajustamento osmótico em plantas que sofrem o déficit hídrico. Muitos trabalhos recentes ainda defendem essa postura (Anjum et al. 2012; Hassine and Lutts 2010; Silva et al. 2004; Yoshida et al. 1997). Contudo, estudos mais recentes (Hasegawa et al. 2000; HongBo et al. 2006) mostram que a prolina, por dissipar poder redutor (e.g., NADPH, Fdred) participa mais diretamente na proteção contra espécies reativas de oxigênio do que no ajustamento osmótico *per se* (Almeida-Granja 2013). Altas concentrações de prolina no ano seco e em agosto de 2013 podem indicar que *P. pyramidalis* lança mão dessa molécula como defesa contra as EROs, corroborando resultados obtidos por Silva et al. (2004). As EROs podem causar peroxidação das membranas celulares formando MDA, principal indicador de estresse severo (Pompelli et al. 2010; Rivas et al. 2013). Os resultados mostram que o conteúdo de MDA só foi menor nas plantas plenamente hidratadas no auge do período de chuva. O maior acúmulo de MDA, em resposta ao déficit hídrico, foi observado para diversas outras espécies lenhosas, a exemplo de *Atriplex halimus* (Hassine and Lutts 2010), *Jatropha curcas* (Arcoverde et al. 2011; Campos et al. 2012; Pompelli et al. 2010) e *Moringa oleifera* (Rivas et al. 2013).

A queda do teor de clorofilas totais nos meses mais secos já foi descrito por diversos autores como uma resposta da planta ao estresse (Almeida-Granja 2013; Hassine and Lutts 2010; Pompelli et al. 2010). A degradação das clorofilas é importante na proteção da planta contra danos causados nos fotossistemas (PS), principalmente no PS II, que também é considerada como uma estratégia para a diminuição da produção das espécies reativas de oxigênio (Pompelli et al. 2010). Os carotenoides, por sua vez, são considerados métodos não enzimáticos de ataque às EROs. A queda do teor de

carotenóides parece ter seguido os padrões mostrados pelas clorofilas nos meses mais secos do ano. Tal fato pode ser explicado como sendo uma adaptação da planta para proteção dos fotossistemas e diminuição da produção das EROs e consequentemente do estresse oxidativo.

CONCLUSÃO

O eficiente controle estomático apresentado por *Poncianella pyramidalis*, bem como a sua alta plasticidade contra a restrição hídrica, podem ser indícios que a espécie apresente um forte mecanismo de tolerância ao déficit hídrico e sendo assim, podendo ser considerada uma espécie modelo para estudos ecofisiológicos em ambientes semiáridos, em especial aqueles realizados em distintas condições hídricas do solo.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Granja JA. 2013. Adaptações morfofisiológicas de *Croton blanchetianus* Bail em condições de semiárido pernambucano. In Botânica. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, p 69.
- Anjum SA, Farooq M, Xie X, Liu X, Ijaz MF (2012) Antioxidant defense system and proline accumulation enables hot pepper to perform better under drought. Sci Hort. 140:66-73.
- Apel K, Hirt A (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annu Rev Plant Biol. 55:373-399.
- Arcoverde GB, Rodrigues BM, Pompelli MF, Santos MG (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.

Armengaud P, Sulpice R, Miller AJ, Stitt M, Amtmann A, Gibon Y (2009) Multilevel analysis of primary metabolism provides new insights into the role of potassium nutrition for glycolysis and nitrogen assimilation in Arabidopsis roots. *Plant Physiol.* 150:772-785.

Assad ED, Pinto HS, Zullo Junior J, Ávila AMH (2005) Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. *Pesq Agropec Bras.* 39:1057-1064.

Bacelar EA, Santos DL, Moutinho-Pereira JM, Lopes JI, Gonçalves BC, Ferreira TC, Correia CM (2007) Physiological behaviour, oxidative damage and antioxidative protection of olive trees grown under different irrigation regimes. *Plant Soil.* 292:1-12.

Bates BC, Kundzewicz ZW, Wu S, Palutikof JP (2008) Climate Change and Water. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC Secretariat, Geneva.

Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil.* 39:205-207.

Bradford M (1976) Rapid and quantitative method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem.* 72:284-252.

Brown MB, Forsyth AB (1974) Robust tests for equality of variances. *J Am Stat Assoc.* 69:364-367. 50

Campos MLO, Hsie BS, Granja JAA, Correia RM, Silva SRS, Almeida-Cortez JS, Pompelli MF (2012) Photosynthesis and antioxidant activity mechanisms in *Jatropha curcas* L. under salt stress. *Braz J Plant Physiol.* 24:55-67.

Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann Bot.* 103:551-560.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol.* 30:239-264.

Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP, Osorio ML, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C (2002) How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Ann Bot.* 89:907-916.

Dombroski JLD, Praxedes SC, Freitas RMO, Pontes FM (2011) Water relations of Caatinga trees in the dry season. *S Afr J Bot.* 77:430-434.

Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013) Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *J Exp Bot.* 64:495-505.

Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Reders PA, 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, MA, USA, pp 271-303.

Eamus D (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends Ecol Evol.* 14:11-16.

Eamus D, Cole S (1997) Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three *Acacia* and one *Eucalyptus* species in the wet-dry tropics of Australia. *Aust J Bot.* 45:275-290.

El-Sharkawy MA (2007) 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.* 19:257-286.

Fahn A, Cutler DF (1992) *Xerophytes*, 2 edn. Gebrüder Berlin.

Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey T (2004) Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biol.* 6:269–279.

Franc J-P, Michel J-M (2005) *Fundamentals of Cavitation*. Kluwer Academic Publishers, New York.

Ghanem ME, Albacete A, Martínez-Andújar C, Acosta M, Romero-Aranda R, Dodd IC, Lutts S, Pérez-Alfocea F (2008) Hormonal changes during salinity-induced leaf senescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *J Exp Bot.* 59:3039-3050.

Giday H, Kjaer KH, Fanourakis D, Ottosen C-O (2013) Smaller stomata require less severe leaf drying to close: A case study in *Rosa hybrida*. *J Plant Physiol.* 170:1309-1316.

Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu J-K, Bohnert HJ (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* 51:463-499.

Hassine AB, Lutts S (2010) Differential responses of saltbush *Atriplex halimus* L. exposed to salinity and water stress in relation to senescing hormones abscisic acid and ethylene. *J Plant Physiol.* 167:1448-1456.

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.

Hsie BS, Antunes WC, Endres L, Arruda CP, Souza FC, Santos ND, Singh B, Pompelli MF (2014) *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) modulates stomatal index in response to leaf-to-air vapor pressure deficit. *Energ Environ Sci.* Submitted manuscript.

Intergovernmental Panel on Climate Change I. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. <http://www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-wg1.htm>

Kramer PJ, Boyer JS (1995) *Water relations of plant soils*. Academic Press, San Diego.
Lima ALA, Rodal MJN (2010) Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *J Arid Environ.* 74:1363-1373.

- Lu P, Chacko EK, Bithell SL, Schaper H, Wiebel J, Cole S, Müller WJ (2012) Photosynthesis and stomatal conductance of five mango cultivars in the seasonally wet-dry tropics of northern Australia. *Sci Hortic-Amsterdam*. 138:108-119.
- Machado ICS, Barros LM, Sampaio EVB (1997) Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica*. 29:57-68.
- Maia GN (2004) Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades, 1ª edição. D&Z Computação gráfica e Editora, São Paulo.
- Marengo JA (2002) Mudanças climáticas globais e regionais. Avaliação do clima atual do Brasil e projeções de cenários climáticos do futuro. *Rev Bras Meteorol*. 16:1-8.
- Marengo JA (2008) Água e mudanças climáticas. *Etud Av*. 22:83-96.
- Maroco JP, Rodrigues ML, Lopes C, Chaves MM (2002) Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought-metabolic and modeling approaches. *Funct Plant Biol*. 29:451-459.
- Martínez JP, Kinet JM, Bajji M, Lutts S (2005) NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L. *J Exp Bot*. 56:2421-2431.
- Moller IM, Jensen PE, Hansson A (2007) Oxidative modifications to cellular components in plants. *Ann Rev Plant Biol*. 58:459-481.
- Monteiro JM, Albuquerque UP, Lins-Neto EMF, Araújo EL, Amorim ELC (2006) Use patterns and knowledge of medicinal species among two rural communities in Brazil's semi-arid northeastern region. *J Ethnopharmacol*. 105:173-186.
- Moore S, Stein WH (1954) A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *J Biol Chem*. 221:907-913.
- Nardini A, Tyree MT (1999) Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. *Ann For Sci*. 56:371-377.
- Pompelli MF, Antunes WC, Ferreira DTRG, Cavalcante PPGS, Wanderley-Filho HCL, Endres L (2012) Allometric models for non-destructive leaf area estimation of the *Jatropha curcas*. *Biomass Bioenerg*. 36:77-85.
- Pompelli MF, Barata-Luís RM, Vitorino HS, Gonçalves ER, Rolim EV, Santos MG, Almeida-Cortez JS, Endres L (2010) Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass Bioenerg*. 34:1207-1215.
- Pompelli MF, França SCS, Tigre RC, Oliveira MT, Sacilot M, Pereira ECG (2013) Spectrophotometric determinations of chloroplastidic pigments in acetone, ethanol and dimethylsulphoxide. *Braz J Biosc*. 11:52-58.
- Prado DE (2003) As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, pp 3-74.

Queiroz LP (2006) The Brazilian Caatinga: Phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds) Neotropical savannas and seasonally dry forests Plant diversity, biogeography and conservation. CRC Press, New York, pp 121-157. 54

Reich PB, Borchert R (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J Ecol.* 72:61-74.

Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol Monogr.* 62:365-392.

Ribeiro RV, Machado EC, Santos MG, Oliveira RF (2009) Seasonal and diurnal changes in photosynthetic limitation of young sweet orange trees. *Environ Exp Bot.* 66:203-211.

Rivas R, Oliveira MT, Santos MG (2013) Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance *Plant Physiol Bioch* 63:200-208.

Santos-Silva MM, Chaves ARM, Jarma-Orozco A, Ibañez RP, Ometto JP, Pompelli MF (2013) Photosynthesis and photoprotection mechanisms in umbu plants under different water regimes. *Plant Physiol Bioch.* submitted article

Santos CM, Veríssimo V, Wanderley-Filho HCL, Ferreira VM, Cavalcante PGS, Rolim EV, Endres L (2013) 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.* 41:203-213.

Sapeta H, Costa JM, Lourenço T, Maroco J, van der Linde P, Oliveira MM (2013) Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environ Exp Bot.* 85:76-84.

Scholander PF, Bradstreet Ed, Hemmingsen EA, Hammel HT (1965) Sap pressure in vascular plants negative hydrostatic pressure can be measures in plants. *Science.* 148:339-346.

Shao HB, Chu L-Y, Jaleel CA, Zhao D (2008) Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C R Biol.* 331:215-225.

Shapiro SS, Wilk MB (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika.* 52:591-611.

Sherwood SC, Bony S, Dufresne JL (2014) Spread in model climate sensitivity traced to atmospheric convective mixing. *Nature.* 505:37-42.

Silva EC, Nogueira RJMC, Azevedo Neto AD, Brito JZ, Cabral EL (2004) Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de Caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Sér Bot.* 59:201-205.

Silva EN, Ferreira-Silva SL, Fontenele AV, Ribeiro RV, Viégas RA, Silveira JAG (2010) 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.

Souza GS, Castro EM, Pinto JEBP, 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 Bioc. 05:78-80.

Souza RP, Machado EC, J.A.B. S, Lagôa AMMA, Silveira JAG (2004) Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environ Exp Bot. 51:45-56.

Tyree MT, Sperry JS (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress?: answers from a model. Plant Physiol. 88:574-580.

Valladares F, Pugnaire FI (1999) Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. Ann Bot. 83:459-470.

Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA (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 JS, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. Ecology. 81:1925-1936.

Wilkinson S, Davies WJ (2010) Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. Plant Cell Environ. 33:510-525.

Yin C, Berninger F, Li C (2006) Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress. Photosynthetica. 44:62-68.

Yoshida Y, Kyiosue T, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1997) Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants water stress. Plant Cell Physiol. 38:1095-1102.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Tabela 1: Área foliar específica (AFE) e área do foliólulo (AF) em folhas de *P. pyramidalis* avaliadas em dois anos consecutivos em uma área de Caatinga. Os dados representam a média $\pm$ erro padrão. AFE: n = 45; AF: n = 250. Letras maiúsculas diferentes representam diferenças significativas entre os anos, letras minúsculas diferentes representam diferenças significativas entre os meses.

Figura 1: Precipitação acumulada e temperatura média medida nos período estudado no município de Serra Talhada, Estado de Pernambuco.

Figura 2: Potencial hídrico foliar (Ψ_w) coletado nos horários de 5:00 e de 12:00 em folhas de indivíduos adultos de *P. pyramidalis* em dois anos consecutivos, sendo um seco e um chuvoso, em uma área natural de Caatinga. Barra = erro padrão, $n = 5$. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa entre os anos; letras minúsculas diferentes representam diferença significativa entre os meses do mesmo ano; * representa diferença significativa entre horários dentro de um mesmo mês.

Figura 3: Trocas gasosas em *P. pyramidalis* nos horários de 8:00, 10:00, 12:00 14:00 e 16:00 em dois anos consecutivos, sendo um seco e um chuvoso, em uma área natural de Caatinga. A: Assimilação líquida; B: Transpiração; C: Eficiência do uso da água; D: Temperatura foliar; E: Barra = erro padrão, $n = 6$. . Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa entre os anos; letras minúsculas diferentes representam diferença significativa entre as horas de um mesmo dia; * representa diferença significativa entre os meses em um mesmo ano.

Figura 4: Concentração dos teores de: A: Carboidratos solúveis totais, B: Aminoácidos livres totais, C: Proteínas solúveis totais, analisada em folhas de *P. pyramidalis* em dois anos consecutivos, sendo um seco e um chuvoso, em uma área natural de Caatinga. Barra = erro padrão, $n = 6$. Letras maiúsculas diferentes representam diferenças significativas entre os anos, letras minúsculas diferentes representam diferenças estatísticas entre os meses dentro de um mesmo ano.

Figura 5: Concentração dos teores de: A: Prolina, B: Peróxido de hidrogênio; C: Aldeído Malônico. analisada em folhas de *P. pyramidalis* em dois anos consecutivos, sendo um seco e um chuvoso, em uma área natural de Caatinga. Barra = erro padrão, $n = 6$. Letras maiúsculas diferentes representam diferenças significativas entre os anos, letras minúsculas diferentes representam diferenças estatísticas entre os meses dentro de um mesmo ano.

Figura 6: Concentração dos teores de: A: Clorofilas totais, B: Carotenóides analisada em folhas de *P. pyramidalis* em dois anos consecutivos, sendo um seco e um chuvoso, em

uma área natural de Caatinga. Barra = erro padrão, $n = 6$. Letras maiúsculas diferentes representam diferenças significativas entre os anos, letras minúsculas diferentes representam diferenças estatísticas entre os meses dentro de um mesmo ano.

Tabela 1

Mês do ano	AFE ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	AF (cm^2)
Maio 2012	$15,07 \pm 0,24$ Aa	$2,50 \pm 0,04$ Aa
Agosto 2012	$14,92 \pm 0,35$ Aa	$1,85 \pm 0,03$ Ab
Maio 2013	$13,40 \pm 0,52$ Ba	$2,66 \pm 0,06$ Aa
Agosto 2013	$11,31 \pm 0,21$ Bb	$1,88 \pm 0,04$ Ab

Figura 1

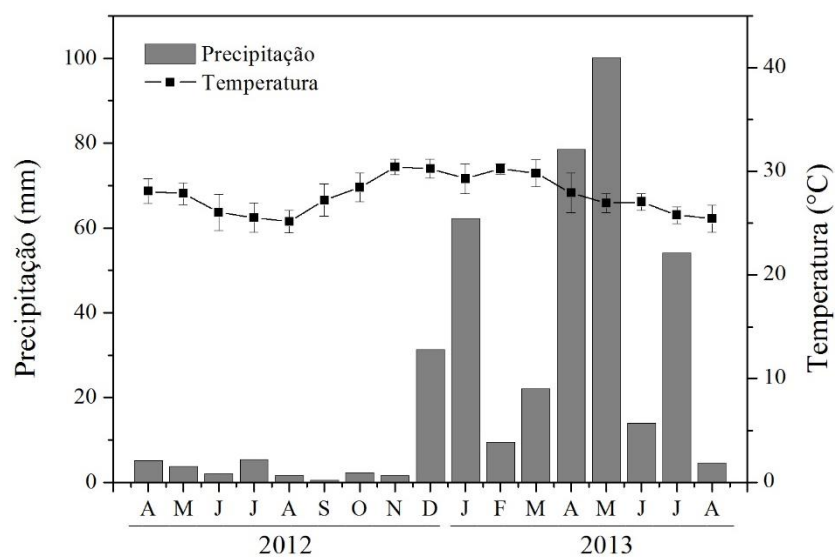


Figura 2

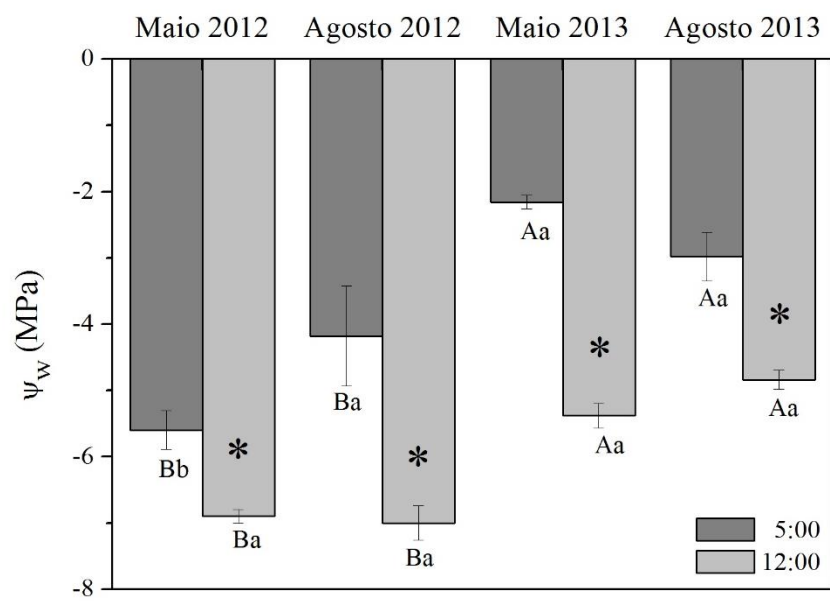


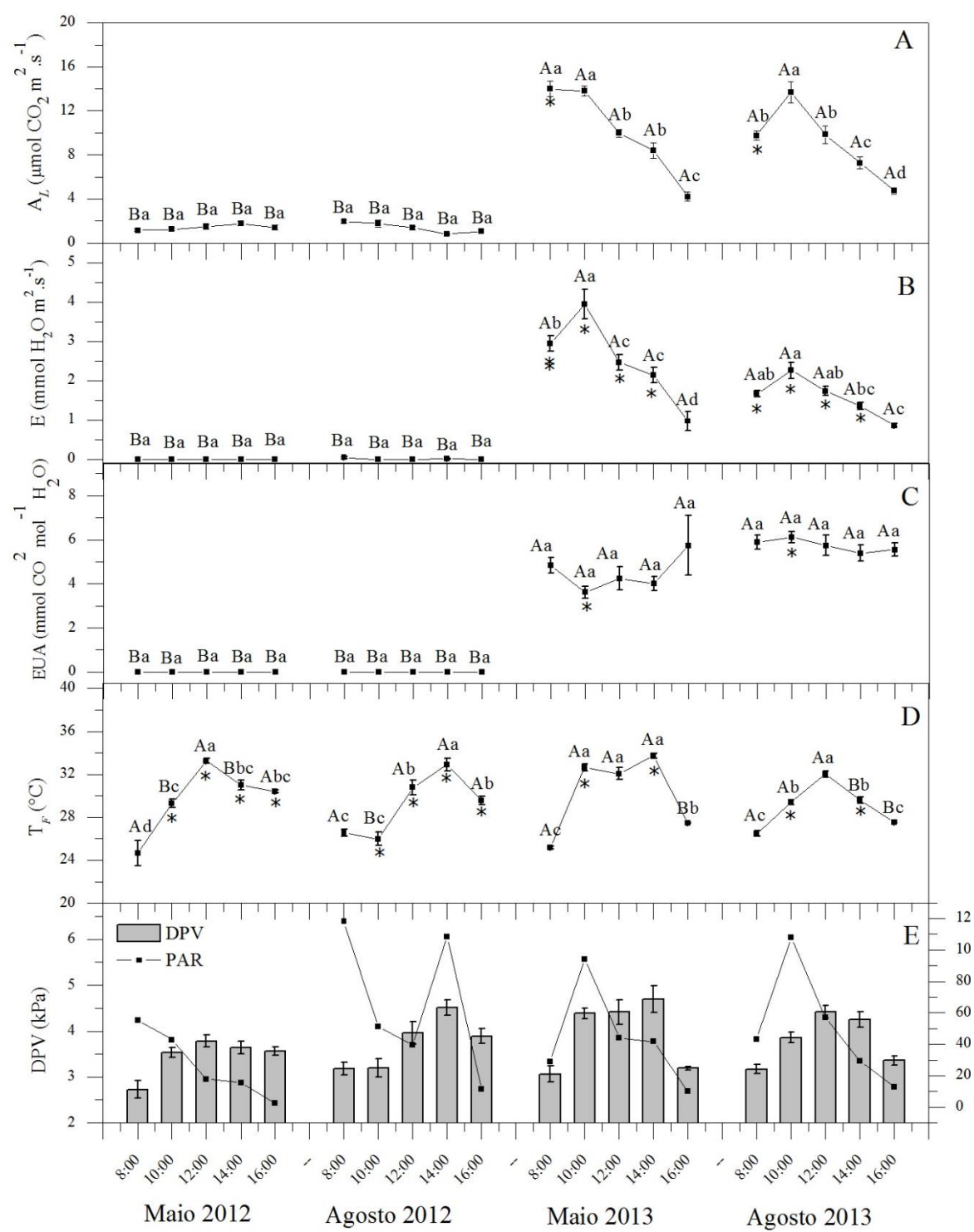
Figura 3

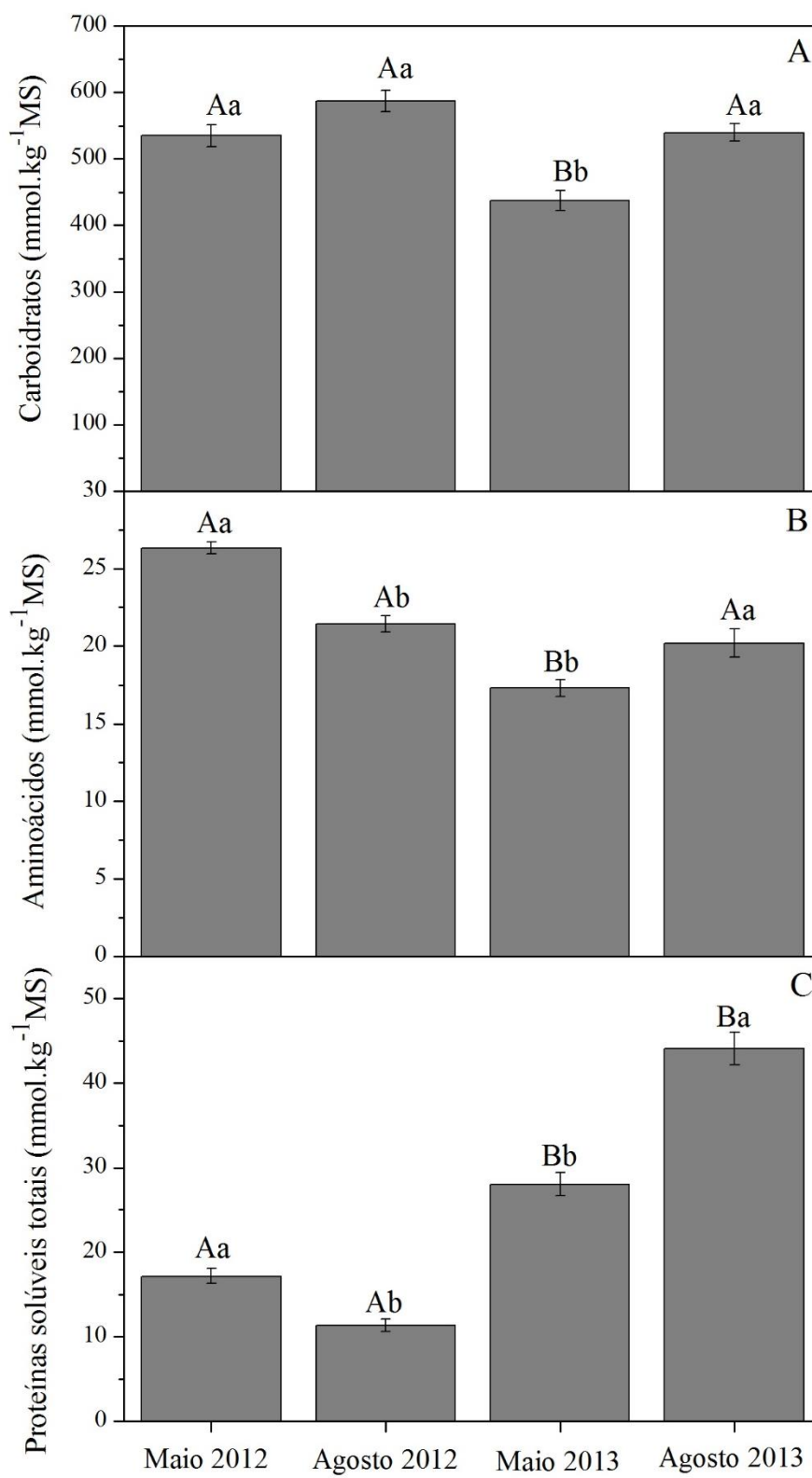
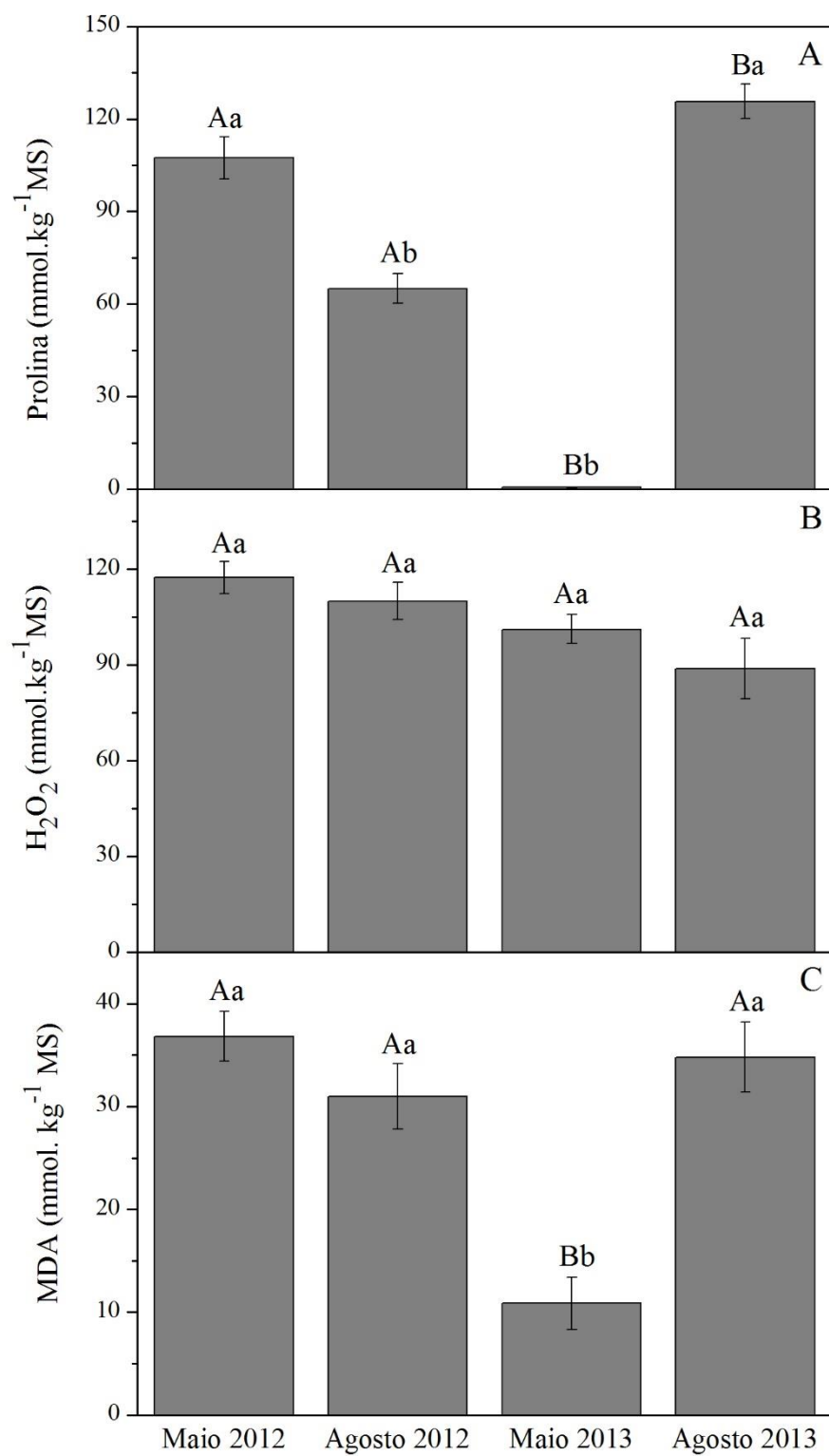
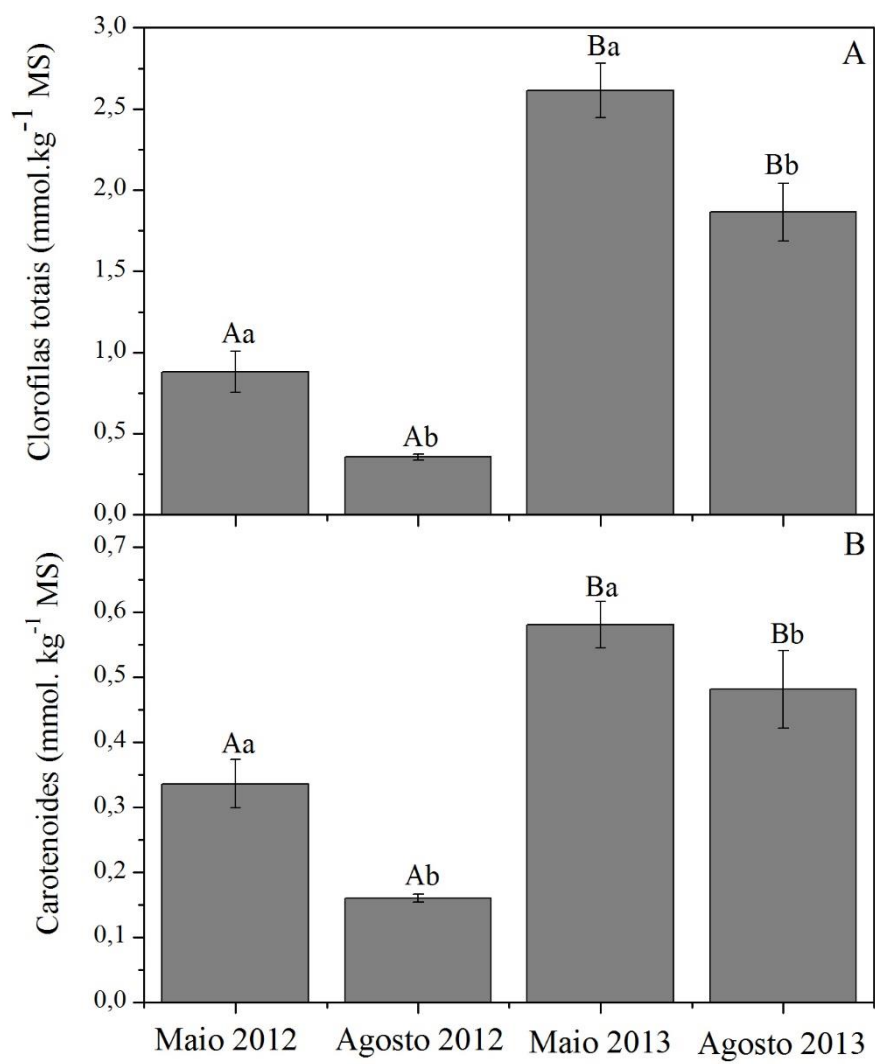
Figura 4

Figura 5

**Figura 6**



4 CONCLUSÃO

O eficiente controle estomático apresentado por *Poncianella pyramidalis*, bem como a sua alta plasticidade contra a restrição hídrica, podem ser indícios que a espécie apresente um forte mecanismo de tolerância ao déficit hídrico e sendo assim, podendo ser considerada uma espécie modelo para estudos ecofisiológicos em ambientes semiáridos, em especial aqueles realizados em distintas condições hídricas do solo.

ANEXO - A

Normas da revista – Tree Physiology

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Please note that the journal now encourages authors to complete their copyright licence to publish form online

TOPICS COVERED BY TREE PHYSIOLOGY

Articles published may deal with any aspect of physiology, including growth, morphogenesis, photosynthesis, nutrition, pathology, reproduction, evolution, environmental adaptation, symbioses, heredity, metabolism, molecular biology and relationships between structure and function. Also published are articles dealing with physiological aspects of biotechnology, environmental management and the economic use of woody species, and their genetic transformation and micropropagation, and with responses of forest, crop, ornamental tree and other woody species to acid rain, air pollutants, ultraviolet radiation and global warming.

TYPES OF ARTICLES PUBLISHED IN TREE PHYSIOLOGY

Tree Physiology is intended primarily as a medium for reporting original research, both theoretical and experimental, although technical reviews are also included. Preliminary reports, or reports presenting results of only one aspect of a larger study, will normally be declined.

Articles must be written clearly, concisely and in correct English. Articles of excessive length are returned for condensation. Authors whose knowledge of English is limited should obtain the assistance of a scientifically qualified English-language editor before submitting their work to *Tree Physiology*. Manuscripts in need of extensive editing or rewriting are returned without review.

Each issue of *Tree Physiology* may include:

1. *Research Papers*
2. *Technical Notes*
3. *Feature Papers* (Hierarchical System Papers) with accompanying Commentary
4. *Letters* 69

5. *Tree Physiology Reviews and Invited Reviews*

6. *Commentaries*

7. *Book Reviews*

In the letter accompanying their submission, authors are requested to identify the scales directly addressed by the study (e.g., molecules, organ physiology, whole plant physiology, ecophysiology, and Integration/synthesis).

Research Papers

1. Most papers that appear in *Tree Physiology* are **Research Papers**. These report on (1) work investigating a newly formulated problem using new (but tested) tools specifically suitable to address the problem; and (2) manuscripts that address newly formulated problems using established methods.

Reviewers and Editors will be asked to identify observational manuscripts (i.e. describing an interesting phenomenon without studying underlying mechanisms or significance), and confirmatory manuscripts that are done well and are interesting for a particular reason (e.g., observing a known phenomenon in an interesting or rarely investigated setting). To be considered for publication, these studies, dealing with a single scale, should best contain some experimental manipulations that can provide mechanistic insights. Strictly observational papers should focus on new or poorly described phenomena. In either case, the authors should discuss possible explanations for and significance of their observation. If space allows, these manuscripts can be published in *abbreviated* form (maximum of 6 pages), with the remaining information available only online.

Tree Physiology will mandate, beginning in 2011, a concluding section that explicitly requires consideration of processes below and above the main level of focus of the paper. Some papers of course might be multi-scalar in focus, in which case this section would not be needed, or could just serve as a recap. At this time, it is recommended that authors include a paragraph explicitly addressing larger context and implications/constraints at smaller levels.

Technical Notes

2. **Technical Notes** are papers describing the development and application of new tools, where the tool has been tested against known standards, and its use demonstrated

addressing a physiological question. Technical Notes can also be used to describe new methods developed, for example, to parameterize existing models or scaling quantities among levels of biological systems.

Feature Papers

3. Occasionally, *Tree Physiology* will recognize a '**Feature Paper**' that will be free access to maximize readership and will be accompanied by a two or three page **Editorial** by the handling editor in which the manuscript is put in context of existing knowledge, which will also be free access. Feature Papers will be selected from papers identified by editors as those of exceptional quality, including but not limited to papers directly addressing two or more scales. The Editorials normally accompany Feature Papers, but it would also be possible to have an Editorial highlighting a paper that appeared in a different journal.

Letters

4. **Letters**- These are short, hard-hitting, research papers that we would fast track for publication. Letters are limited to four printed pages. Additional information can be included online.

***Tree Physiology* Reviews**

5. The purpose of ***Tree Physiology* Reviews** is to help define what is known in each subfield of tree physiology, thereby guiding the decision on whether a problem has been sufficiently addressed, or a method has met its limits. The purpose is also to identify questions that have not been studied and where we could be making profound and useful discoveries. The number of reviews published by other journals is rapidly increasing; our aim is to contribute only few reviews per year which are distinctly useful in guiding research of tree (and other woody species) physiology or improving the representation of tree physiological processes in large scale models. Proposals for *Tree Physiology* Reviews should be submitted to the Editor-in-Chief. *Tree Physiology* also publishes **Invited Reviews** as part of Invited Issues edited by an authority in a subfield of tree physiology research; the Editor of the Invited Issue solicits such reviews. 71

Commentaries

6. **Commentaries** are invited or unsolicited responses to other papers. These commentaries would be published as independent papers but with links to and from the paper to which they relate. This category also includes perspectives/opinions/speculations that are not necessarily tied to previously published papers, providing an opportunity to

get some ideas out there which otherwise would not have a good venue. Commentaries are limited to three printed pages. Additional information can be included online.

Book Reviews

7. *Tree Physiology* welcomes **Book Reviews** that summarize, critically assess, and provide context of books on themes published in the journal. Suggestions for book reviews should be sent to the Editor-in-Chief.

Book Reviews should include an overview of contents and potential for driving research or improving education. The review should concentrate on the main premises and conclusions, identify strengths (e.g., new or surprising aspects of tree physiology), and caution of or debate weaknesses (e.g., trivial or problematic aspects). For context, the review should comment on whether the book resolved an existing discourse or is likely to generate a new one.

The format of the Book Review should be as follows: book title, names of authors or editors, name and address of publisher, year of publication, number of pages and ISSN, text of the review (up to 1200 words), notes and references, reviewer complete contact information (including organizational affiliation and email address).

PREPARATION OF MANUSCRIPTS

General

PLEASE NOTE A PDF FILE OR DOC FILE OF YOUR MANUSCRIPT IS ACCEPTABLE FOR THE INITIAL REVIEW PROCESS. HOWEVER, THE SEPARATE ORIGINAL FILES WILL BE REQUIRED AT THE REVISION STAGE, FOR PRODUCTION PURPOSES IF YOUR MANUSCRIPT IS ACCEPTED FOR PUBLICATION. IF YOU HAVE ANY QUERIES, PLEASE REFER TO THE EDITORIAL OFFICE.

Each submission should be accompanied by a Covering Letter. The letter must include (1) the title and authorship of the paper, (2) a statement indicating that the paper is a first submission, revision or a resubmission, and (3) a short summary (~60 words) of the novelty and scientific contributions of the paper.

All articles are in English. Foreign words and phrases that occur in the body of the dictionary should not be italicized.

Please also include the files for any other supplementary material to be submitted with your manuscript. Note that supplementary material may or may not be reviewed.

Please prepare your Covering Letter and typescript text using a word-processing package, ideally Microsoft Word (save in .doc or .rtf format). PDF files may be acceptable for some journals, especially if you have used Latex to write your manuscript. Typescripts should be double-spaced. Please do not embed figures, figure legends, or tables in the text. Figure legends should be listed separately at the end of the main document. Please number each page.

Please use short, simple filenames when saving all your documents, and avoid special characters, punctuation marks, symbols (such as &), and spaces. If you are a Macintosh user, you must also type the extension at the end of the file name you choose (.doc, .rtf, .jpg, .gif, .tif, .xls, .pdf, .eps, .ppt, .mov or .qt).

Other helpful hints are: (i) use the TAB key once for paragraph indents; (ii) where possible use Times New Roman for the text font and Symbol for any Greek and special characters; (iii) use the word processing formatting features to indicate Bold, Italic, Greek, Maths, Superscript and Subscript characters; (iv) please avoid using underline: for cases use italic; for emphasis use bold; (v) clearly identify unusual symbols and Greek letters; (vi) differentiate between the letter O and zero, and the letters I and l and the number 1.

The first page of the manuscript must give: title of paper, contributor names, key words and the full address (including email) of the author designated to receive proofs/correspondence. The authorship of the paper should be confined to those who have made a significant contribution to the design and execution of the work described.

Place authors' first name and initials before family name and use superscript numerals to link authors' names to addresses. Include the telephone number, fax number and e-mail address of the corresponding author, a running head of up to 50 characters and spaces, and any necessary footnotes.

Authors' names and the running head should be in upper case letters.

Headings should be to journal style. Type unjustified, hyphenating only compound words. A concise abstract and a list of key words describing the work must be provided. The abstract should not exceed 300 words in length. Start the abstract with a short background and objectives and end it with explicit conclusions. Do not include detailed methods. You are encouraged to include quantitative results in the abstract and to refer to one key figure of your paper. For review articles, the abstract should clearly

indicate that the article is a review. To maximize discoverability of the article, the key words should include synonyms of significant words used in the title or abstract (e.g. desiccation/dryness/aridity). Duplication between title/abstract/keywords is unnecessary.

Authors are responsible for checking the accuracy of all footnotes and references.

Language Editing

Particularly if English is not your first language, before submitting your manuscript you may wish to have it edited for language. This is not a mandatory step, but may help to ensure that the academic content of your paper is fully understood by journal editors and reviewers. Language editing does not guarantee that your manuscript will be accepted for publication. If you would like information about one such service please [click here](#). There are other specialist language editing companies that offer similar services and you can also use any of these. Authors are liable for all costs associated with such services.

Units and abbreviations

Système International (SI) units of measure and their abbreviations should normally be used; although certain non-SI units are also acceptable including litre (l), minute (min), day, week and year, the last three of which should be spelled out in full. Non-standard abbreviations should be defined at the first occurrence and introduced only where multiple use is made.

When applicable, please use well-established abbreviations for concepts and variables. Otherwise, please construct a non-standard abbreviation by using one capitalized letter accompanied with subscripts as needed.

Whole numbers less than 10 are spelled out unless followed by a unit of measure. Otherwise, numbers are represented by numerals provided that they do not occur as the first word in a sentence.

The accuracy of a calculated result is limited by the least accurate measurement in the calculation. Please make sure that the presentation of the results in the text, tables, and figures reflects this principle. When presenting results from statistical tests, estimates of probability (*P*-value) should be given. Estimates of *P*-value and coefficient of determination (*R*²) should be expressed using no more than two and three decimal places, respectively.

Italics

Italicize letters representing statistical parameters (e.g., *P* and *F*).

Italicize abbreviations comprising a single letter of the Roman alphabet, although any subscript or superscript will not normally be italicized (e.g., *Ia* or *Amax*).

Do not italicize Greek symbols or multi-letter abbreviations (e.g., Ψ or LAI).

Italicize Latin binomials, e.g., *Nothofagus nitida*. Italicize gene names, but not names of proteins.

Do not italicize common Latin phrases and abbreviations which are found in Webster's dictionary, for example, *in vitro*, etc. (*et cetera*), e.g. (*exempli gratia*), i.e. (*id est*), et al. (*et alii* (m.), *et aliae* (f.), *et alia* (n.)). Avoid Latin phrases where equivalent English terms exist.

Species names

Common names of organisms may be used provided that in every case the Latin binomial and authority are given in parentheses following the first use in both the abstract and the body of the paper.

Materials and methods

The description of experimental procedures should be sufficient to allow repetition of the work. Details should be omitted where reference can be made to published procedures. Except in the case of standard procedures, however, methods should be outlined even when reference is made to a published description. Procedures published in sources that will not be readily available to most readers of *Tree Physiology* should be described in full.

Acknowledgements

Acknowledgements and details of non-financial support must be included at the end of the text before references and not in footnotes. Personal acknowledgements should precede those of institutions or agencies. Please note that acknowledgement of funding bodies should be given in a separate Funding section.

References

Articles cited in the text will be referred to by the name(s) of the author(s) with the year of publication in parentheses. If both are in parentheses, no punctuation separates the name(s) of the authors(s) and the year of publication. Consecutive citations in the text

are placed in chronological order and separated by commas. If there are more than two authors, only the first author's name is given, and this is followed by the phrase et al., which should be in roman, not italic, type (e.g. Kramer 1986, Day et al. 2002)

Beginning on a separate sheet, references should be listed alphabetically at the end of the article thus:

Journal article

Bahn M, Janssens IA, Reichstein M, Smith P, Trumbore SE (2010) Soil respiration across scales: towards an integration of patterns and processes. *New Phytol* 186:292–296.

Books

Daily GC (ed) (1997) *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington, DC.

Chapters in books

Wilkens RT, Ayres MP, Lorio PL Jr, Hodges JD (1998) Environmental effects on pine tree carbon budgets and resistance to bark beetles. In: Mickler RA, Fox S (eds) *The productivity and sustainability of southern forest ecosystems in a changing environment*. Springer, New York, pp 591–616.

Websites

Public Health Laboratory Service. Antimicrobial resistance in 2000: England and Wales. http://www.hpa.org.uk/infections/topics_az/antimicrobial_resistance/amr.pdf (7 January 2012, date last accessed).

Biological Abstracts should be used as a guide to the abbreviation of journal titles. Personal communications, unpublished works, or papers in preparation or submitted for publication should not be listed as references, but incorporated in the text.

Tables

Please upload separate table files, for production purposes. Tables should be typed with double spacing, but minimizing redundant space, and each should be placed on a separate sheet. Each table should be numbered in sequence using Arabic numerals. Tables should also have a title above and an explanatory footnote below, if required. Units in which results are expressed should be given in parentheses at the top of each column and not

repeated in each line of the table. Ditto signs are not used. Avoid overcrowding the tables and the excessive use of words. The format of tables should be in keeping with that normally used by the journal; in particular, vertical lines, coloured text and shading should not be used. Please ensure that the data given in tables are correct.

Figures

***Tree Physiology* now offers free online publication of colour figures.**

When submitting your manuscript, please note, we can proceed with a pdf copy or a doc file displaying all figures and tables for the initial review only. Please check that the figures and tables are displayed clearly in the pdf created online for peer review purposes. Please ensure separate figure legends are included at the end of the main document after the references.

The original separate figure files will be required at the revision stage, for production purposes if your manuscript is accepted for publication. Please note we are unable to proceed with processing your manuscript, until the original files have been uploaded.

The original figures will be required at a minimum resolution of 600 d.p.i. for line drawings and combination half-tones (images containing pictures and text labelling and/or thin lines) and 300 d.p.i. for colour and half-tone artwork without text labelling. If you have figures that will be published in colour online but printed in black and white please supply both black and white and colour versions of these figures. The maximum size for uploaded files is 200MB.

For guidelines on how to create good images or to check whether the images work, see <http://cpc.cadmus.com/da/index.jsp>

When reproduced at final size, lettering on figures (which must be of the same style for all figures in a paper) should be 1.5 to 2.5 mm in height (capitals and numerals). A multi-part figure must be assembled to fit a single page. 77

Figures should be designed to fit one (8.23 cm), one and a half (11.5–12.5 cm), or two (17.16 cm) column widths, with a maximum height of 23.4 cm. For the best reproduction, figures should be submitted at the final size.

When creating figures, please make sure any embedded text is large enough to read. Many figures contain miniscule characters such as numbers on a chart or graph. If these characters are not easily readable, they will most likely be illegible in the final version. Certain image formats such as .jpg and .gif do not have high resolutions, so you may elect to save your figures as .eps or .tif instead. The preferred formats for figure files are .eps or .tif for line drawings and greyscale, and .tif for halftones, combination images and colour images. Note that .eps is preferred for line drawings (e.g. graphs) as this is vector-based software and allows smaller file sizes. .eps is also recommended for SigmaPlot conversion.

Copyright and licence

Upon receipt of accepted manuscripts at Oxford Journals authors will be invited to complete an online copyright licence to publish form. It is a condition of publication for all Oxford Journals that authors grant an exclusive licence to Oxford University Press or the sponsoring Society.

Please note that by submitting an article for publication you confirm that you are the corresponding/submitting author and that Oxford University Press ("OUP") may retain your email address for the purpose of communicating with you about the article. You agree to notify OUP immediately if your details change. If your article is accepted for publication OUP will contact you using the email address you have used in the registration process. Please note that OUP does not retain copies of rejected articles.

Editing

Articles may be edited after acceptance, but authors will be able to approve the changes.

Charges for colour figures

Free online publication: All figures submitted to the journal in colour will be published in colour online at no cost. This reflects the high level of online usage, with print readership now forming only 2% of the total journal usage.

Print colour charge: Inclusion of colour figures in the print issue is subject to a charge (£350, \$600, €525 per figure). If you consider colour to be essential in the print version, *Tree Physiology* offers you the option of requesting that one or more figures be printed at

a reduced cost (£100/US\$190/€150 per figure). There are a limited number of reduced-cost colour print figures, to be allocated at the discretion of the Editor-in-Chief.

Ethics

Tree Physiology expects that authors will observe high standards with respect to publication ethics. For example, the following practices are unacceptable: (1) falsification or fabrication of data, (2) plagiarism, including duplicate publication of the authors' own work, in whole or in part without proper citation, (3) misappropriation of the work of others such as omission of qualified authors or of information regarding financial support. Allegations of unethical conduct will be discussed initially with the corresponding author. In the event of continued dispute the matter will be referred to the author's institution and funding agencies for investigation and adjudication.

Conflict of interest

The manuscript submission system requires you to declare whether your manuscript includes a potential conflict of interest. Any potential conflict of interest that might constitute an embarrassment to any of the authors if it were not to be declared and were to emerge after publication should be declared. Such conflicts might include, but are not limited to, author (or first degree relative) shareholding in or receipt of a grant or consultancy fee from a company whose product features in the submitted manuscript or which manufactures a competing product.

If no Conflict of Interest is declared, this will be stated in the article using the following wording: 'Conflict of Interest: none declared'.

Permissions for illustrations and figures

Permission to reproduce copyright material, for print and online publication in perpetuity, must be cleared and if necessary paid for by the author; this includes applications and payments to DACS, ARS and similar licencing agencies where appropriate. Evidence in writing that such permissions have been secured from the rights-holder must be made available to the editors. It is also the author's responsibility to include acknowledgements as stipulated by the particular institutions. Oxford Journals can offer information and documentation to assist authors in securing print and online permissions: please see [Guidelines for Authors at http://www.oxfordjournals.org/access_purchase/rights_permissions.html](http://www.oxfordjournals.org/access_purchase/rights_permissions.html).

Information on permissions contacts for a number of main galleries and museums can also be provided. Should you require copies of this then please contact the editorial office of the journal in question or the Oxford Journals Rights department onjournals.permissions@oup.com.

Authors must: obtain permission from the original publisher and, if requested, the original author (i.e. the corresponding author of the article from which the figure/table has come) for reproducing/modifying figures/tables.

request the following when seeking to reproduce any kind of third party material:

(i) non-exclusive rights to reproduce the material in the specified article and journal.

(ii) print and electronic rights, preferably for use in any form or medium.

(iii) the right to use the material for the life of the work.

(iv) world-wide English-language rights. If rights for all languages can be secured, this is preferable.

(v) the right to use images with a resolution of 150 dpi in the PDF version of the journal or 72 dpi in the HTML version. include a statement indicating that permission has been obtained in the relevant legend/footnote. provide the Editorial Office with copies of any relevant paperwork.

For further details, as well as a template permissions request letter, please contact the editorial office.

Proofs

Authors are sent page proofs by email. These should be checked immediately and corrections, as well as answers to any queries, returned to the publishers as an annotated PDF via email or fax within 3 working days (further details are supplied with the proof). It is the author's responsibility to check proofs thoroughly.

***Tree Physiology* now offers free online publication of colour figures.**