



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"

Campus de Botucatu



EFEITO DA REIDRATAÇÃO NOS ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DA
Copaifera langsdorffii DESF.

ANGÉLICA LINO RODRIGUES

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica Vegetal.

Botucatu – SP

2013



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu

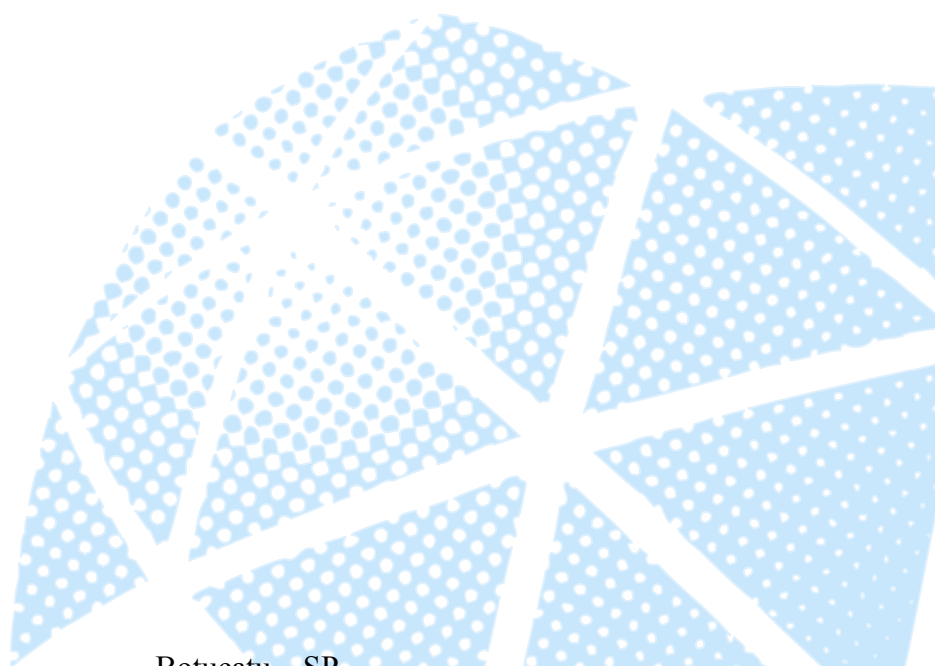


UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Julio de Mesquita Filho"
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

EFEITO DA REIDRATAÇÃO NOS ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DA
Copaifera langsdorffii DESF.

ANGÉLICA LINO RODRIGUES

PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA
ORIENTADOR



Botucatu – SP

2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE - CRB 8/5651

Rodrigues, Angélica Lino.

Efeito da reidratação nos parâmetros ecofisiológicos da *Copaifera langsdorffii* Desf / Angélica Lino Rodrigues. - Botucatu, 2013

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Botucatu

Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida

Capes: 20303009

1. Copaíba - Ecofisiologia. 2. Ecofisiologia vegetal. 3. Irrigação com déficit hídrico. 4. Plantas dos cerrados.

Palavras-chave: Deficit hídrico; Ecofisiologia; Fluorescência da clorofila;
Reidratação; Relações hídricas.

A Deus,

“A nossa recompensa está no esforço, não no resultado. Um esforço total é uma vitória completa (Mahatma Gandhi)”.

E as pessoas que são a minha inspiração.

Dedico

Aos meus pais, Sebastião e Célia.

Meus irmãos Luís Fernando e Mariana.

Minha madrinha Maria Helena.

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto de Biociências de Botucatu - Universidade Estadual Paulista – Júlio de Mesquita Filho.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudo.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida que sempre acreditou em minha capacidade, por me incentivar, participar ativamente deste trabalho, pelo bom exemplo e pela amizade.

Ao Prof. Dr. Gustavo Habermann pela colaboração e apontar temas essenciais para o desenvolvimento deste e de outros trabalhos científicos.

Aos queridos amigos do Laboratório de Ecofisiologia, Danilo Miralha, Angelo Bertholdi, Liane Lima, Roberto Portella e Thayssa Schley, pela parceria, apoio e amizade tornando o ambiente de trabalho bem mais prazeroso. Principalmente Liane e Angelo que me acompanharam fielmente em todas as coletas de madrugada sem reclamar e não me deixaram desistir nem nos dias de chuva.

Aos amigos do Departamento de Botânica, Maria Helena, José Eduardo, Inara, Ana Paula, Fernanda, Raquel, Plácido, Sérgio, Thaís, Bruno, Ana Cláudia, Yve, Daniel, Juliana, Luís Paulo e Felipe. Sempre que solicitados, contribuíram prontamente a este trabalho e principalmente nos momentos de descontração do dia a dia.

Aos amigos de Bauru, Maria Clara, Araken, Lucas, Daniel e Angelo pelos conselhos, o fiel apoio nesta e em todas as fases da minha vida.

Às minhas flores, Talita, Caroline, Egláia e Maiara, pela grande e sólida amizade desde a faculdade, por me conhecerem tão bem e participar ativamente desta etapa. Principalmente à Talita que por morar comigo compartilhou dia a dia todas as fases do mestrado.

As novas amigadas especiais que o mestrado proporcionou: Jennifer, Luiz Ricardo, Juliana e Jaqueline, eu vou levar a alegria de vocês para sempre.

Sumário

EFEITO DA REIDRATAÇÃO NOS PARÂMETROS ECOFISIOLÓGICOS DA <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	1
Resumo	1
Abstract.....	2
1. Introdução.....	3
2. Revisão Bibliográfica.....	6
3. Hipóteses	25
4. Objetivos	25
Capítulo 1 - EFEITO DOS PULSOS DE CHUVA NAS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. NO CERRADO	26
Resumo	26
Abstract.....	27
Introdução.....	28
Material e métodos	30
Resultados.....	35
Discussão	46
Conclusão	51
Referências bibliográficas	52
Capítulo 2 - EFEITO DA REIDRATAÇÃO NOS PARÂMETROS ECOFISIOLÓGICOS DA <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. EM SISTEMA CONTROLADO.....	58
Resumo	58
Abstract.....	59
Introdução.....	60
Material e métodos	62
Resultados.....	65
Discussão	70
Conclusão	72
Referências Bibliográficas.....	72
5. Considerações finais.....	77
6. Referências Bibliográficas	78

Lista de Tabelas

Tabela		Página
1	Dados ambientais coletados no fragmento de Cerrado no Município de Pratânia/SP. Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), Umidade relativa do ar (UR_{ar}), Temperatura do ar (T_{ar}) e Potencial água do solo (Ψ_w solo).....	36
2	Média de milímetros de chuva distribuídos pelos dias de análise.....	37
3	Aspectos ecofisiológicos avaliados em <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. ao longo do ano de 2012. Déficit pressão de vapor (DPV), Potencial água da folha (Ψ_w folha), Condutância estomática (g_s), Eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm), Taxa de transporte de elétrons (ETR), quenching fotoquímico (qP), quenching não-fotoquímico (NQP). De acordo com os períodos do dia em: PD – predawn. MD – midday. AF – afternoon.....	44

Lista de Figuras

Figura		Página
1	Áreas prioritárias do Cerrado.....	7
2	Fragmento do Cerrado estudado da Fazenda Palmeira da Serra, Pratânia/SP.	31
3	Distância entre o fragmento de Cerrado estudado da Fazenda Palmeira da Serra, Pratânia/SP e a Base meteorológica da Fazenda Experimental de São Manuel, São Manuel/SP.....	31
4	Borda do fragmento de Cerrado onde se localizam os exemplares de <i>C. langsdorffii</i> analisados).....	32
5	Indivíduo estudado de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. localizado na borda do fragmento.....	32
6	Dados meteorológicos em relação aos meses do ano de 2012 pertencentes ao fragmento de Cerrado no Município de Pratânia/SP obtidos da Base Experimental de São Manuel. Precipitação (mm) e Temperatura (°C) - Máxima (Máx.) e Mínima (Min.).....	37
7	Dados de precipitação por dia após a época de estiagem referente às avaliações de seca e dos primeiros pulsos de chuva. Dias de coleta indicados pela seta.....	38
8	Balanço hídrico mensal do ano de 2012 de acordo com Thornthwaite e	

	Mather (1955). mm – Precipitação. DEF – Deficiência. EXC – Excedente. Período de estiagem indicado pela seta.....	38
9	A. Precipitação dividida em: Acumulado (mm) – soma da precipitação entre o intervalo das análises. Pulso de chuva (mm/dia) precipitação distribuída pelos dias de análise. B. Conteúdo Relativo de Água – CRA (%). C. Condutância estomática – g_s (mmol/m ² s). D. Potencial água da folha – Ψ_w folha (MPa). Dados de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. nos dias de análises ao longo do ano de 2012 em relação aos horários do dia <i>predawn</i> 6h00 (PD) e <i>midday</i> 12h00 (MD). Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%. Letras maiúsculas referentes ao PD e letras minúsculas referentes ao MD.....	40
10	A. Eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm). B. Taxa de transporte de elétrons (ETR) referente a DFFF 1500 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$. C. <i>Quenching</i> fotoquímico (qP) referente a DFFF 125 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$. D. <i>Quenching</i> não fotoquímico (NPQ) referente a DFFF 1500 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$. Parâmetros de fluorescência da clorofila a de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. nos dias de análises ao longo do ano de 2012 em relação ao horário de <i>predawn</i> 6h00 (PD) e <i>midday</i> 12h00 (MD). Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%. Letras maiúsculas referentes ao PD e letras minúsculas referentes ao MD.....	42
11	Curva de luz do Rendimento quântico efetivo do PSII ($\Delta F/F_m'$) de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. ao longo do ano de 2012 indicativo ao horário de <i>midday</i> . Valores referentes às médias e erro padrão.....	43
12	Extratos enzimáticos de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. em relação ao acúmulo de precipitação no período de reidratação após a época seca. Dia 1 – 26/09; Dia 2 – 10/10; Dia 3 – 21/11. Barra referente às médias e erro padrão dos valores de cada enzima. Linha tracejada indicativa aos valores de média de precipitação por dia. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%.....	45
13	Experimento montado com os indivíduos de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. em casa de vegetação. Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu SP. Botucatu - SP, 2013.....	63
14	Indivíduos de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. em casa de vegetação. Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu SP. Botucatu - SP, 2013.....	63
15	Conteúdo Relativo de Água – CRA (%) de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. nos dias de análises da suspensão de irrigação e posterior reidratação. T 1 – Tratamento Controle. T 2 – Tratamento submetido ao estresse. Dia 35 – último dia de estresse (T 2). Dia 36 – primeiro dia de reidratação. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%.....	66

- 16 Condutância estomática – g_s ($\text{mmol/m}^2\text{s}$) de *Copaifera langsdorffii* Desf. nos dias de análises da suspensão de irrigação e posterior reidratação em relação aos horários do dia de *predawn* 6h00 (PD), *midday* 12h00 (MD). T 1 – Tratamento Controle. T 2 – Tratamento submetido ao estresse e posterior reidratação. Dia 35 – último dia de estresse (T 2). Dia 36 – primeiro dia de reidratação. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%..... 66
- 17 A. Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m). B. Taxa de transporte de elétrons (ETR) referente a DFFF 1500 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$. C. *Quenching* fotoquímico (qP) referente a DFFF 125 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$. D. *Quenching* não fotoquímico (NPQ) referente a DFFF 1500 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$. Parâmetros de fluorescência da clorofila a analisados ao longo dos dias de experimento em ambos os tratamentos. T1 – tratamento controle, T2 – tratamento submetido ao estresse hídrico e posterior reidratação. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%. (*) com diferença estatística entre os tratamentos..... 68
- 18 Curva de luz em relação aos parâmetros de fluorescência de clorofila a do Dia 37 (2º dia de reidratação) no período de *midday*. Dia de avaliação que apresentou diferença estatística entre os tratamentos. T1 – tratamento controle, T2 – tratamento submetido ao estresse hídrico e posterior reidratação. A. ETR – taxa de transporte de elétrons. B.qP – *quenching* fotoquímico. C. NPQ – *quenching* não fotoquímico. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%..... 69
- 19 Curva de luz do Rendimento quântico efetivo Φ_{PSII} . De acordo com os tratamentos T1 (Controle) e T2 (Estressado e reidratado). Dia 35 último dia de suspensão de irrigação em T2. Dia 37 dois dias após a reidratação que apresentou diferença significativa entre os tratamentos ($P<0,05$) em T2. Valores referentes às médias e erro padrão..... 70

EFEITO DA REIDRATAÇÃO NOS PARÂMETROS ECOFISIOLÓGICOS DA *Copaifera langsdorffii* Desf. 2013. Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Unesp/Botucatu-SP. 94p.

Resumo – As condições ambientais extremas devido à sazonalidade do Cerrado promovem alterações fisiológicas nas plantas em respostas às condições de estresse. Estresse é o efeito causado por um ou mais fatores externos que levam à deficiência ou diminuição do metabolismo e/ou desenvolvimento da planta. Muitas espécies arbóreas exibem mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos, para superar eventual suprimento inadequado de água, como mudanças no padrão de crescimento, desenvolvimento de órgãos vegetativos, alteração da condutância estomática, ajuste do potencial osmótico dos tecidos e produção de substâncias do metabolismo secundário. O presente estudo teve por objetivo avaliar os aspectos ecofisiológicos de *Copaifera langsdorffii* Desf. no Cerrado e em sistema controlado a fim de analisar os ajustes da espécie em relação ao déficit hídrico característico do ambiente ao qual a espécie é encontrada. *C. langsdorffii* apresentou ajustes similares nas relações hídricas nos dois ambientes estudados, com lenta recuperação da condutância estomática após reidratação e resposta imediata do conteúdo relativo de água. O potencial da água na folha de *predawn* em condições campo não indicou diferença estatística entre as estações seca e úmida, confirmando a capacidade de reidratação noturna dos tecidos independente da estação do ano e da condição hídrica. Em condição de campo, com o acúmulo da precipitação, ocorreu o aumento da condutância estomática, mesmo com valores mais baixos do potencial da água em *midday*. A eficiência fotoquímica avaliada através dos parâmetros da fluorescência da clorofila *a* mostra que o rendimento quântico é afetado pelo déficit hídrico, porém esse processo pode ser restabelecido com a disponibilidade de água. Assim, a espécie em estudo apresenta a capacidade de retomar o desempenho fotoquímico assumindo o mesmo valor anterior ao estresse. Atividade enzimática em campo aumentou após o período de estresse e diminuiu em condições hídricas favoráveis. A espécie *C. langsdorffii* exibiu a capacidade de resposta em relação à restrição de água tanto nos parâmetros de relações hídricas quanto nas reações da etapa fotoquímica da fotossíntese. Portanto, os dados encontrados neste estudo fornecem subsídios para futuros estudos em espécies vegetais que sobrevivem em ambientes contrastantes com extensos períodos de falta d'água.

Palavras - chave: Ecofisiologia, déficit hídrico, reidratação, relações hídricas, fluorescência da clorofila.

EFFECT OF REWATERING IN ECOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF *Copaifera langsdorffii* Desf. 2013. Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Unesp/Botucatu-SP. 94p.

Abstract – The extreme environmental conditions due to the seasonality of the Cerrado promote physiological changes in plants in response to stress conditions. Stress is the effect caused from one or more external factors leading to deficiency or decreased metabolism and / or development of the plant. Many woody species exhibit morphological, physiological and biochemical mechanisms to overcome potential inadequate supply of water, such as changes in the pattern of growth, development of vegetative organs, changes in stomatal conductance, adjust of the osmotic potential from tissue and production of substances of secondary metabolism. The present study aims to evaluate the ecophysiological aspects of *Copaifera langsdorffii* Desf. in Cerrado and controlled system in order to analyze the adjustments of this species with respect to water deficits characteristic of the environment to which the species is found. *C. langsdorffii* presented similar adjustments in water relations in both environments studied, with slow recovery of stomatal conductance after rehydration and immediate response of the relative water content. The water potential leaf in predawn in field conditions indicated no statistical difference between the rainy and dry seasons, confirmed the ability of tissue rehydration night regardless of season and water condition. In field conditions, with the accumulation of precipitation, there was an increase of stomatal conductance, even with lower water potential in midday. The photochemical efficiency evaluated through the parameters of chlorophyll fluorescence shows that the quantum yield is affected by the drought, however this process can be restored with the availability of water. Thus, the species in this study has the ability to resume the photochemical performance taking the same values before to stress. Increased enzyme activity in the field after the stress period and decreased in favorable water conditions. The species *C. langsdorffii* showed the responsiveness relative to water restriction both in water relations parameters as on of stage photochemical reactions from photosynthesis. Therefore, the data found in this study supply insights for future studies on plant species which survive in different environments with extended periods of water shortage.

Keywords: Ecophysiology, water deficit, rewatering, water relations, chlorophyll fluorescence.

1. Introdução

Mudanças climáticas recentes iniciadas pelo acúmulo de gases do efeito estufa na atmosfera possibilitam o aumento da temperatura média e a redistribuição da precipitação global de chuvas (IPCC, 2007). Como consequência, podemos observar a diminuição da umidade do solo o qual influencia os períodos de déficit hídrico, principalmente nas regiões tropicais em especial biomas savânicos (SHEFFIELD; WOOD, 2008). O Cerrado brasileiro é a savana tropical mais ameaçada do mundo, a mais rica em biodiversidade e a mais exposta pela expansão das fronteiras agrícolas (SILVA; BATES, 2002). Estudos sobre o Cerrado têm aumentado significativamente nas últimas duas décadas, especialmente ao longo dos últimos dez anos. Como característica ambiental marcante, o Cerrado apresenta importante contraste sazonal entre a época seca (abril a setembro) e úmida (outubro a março) somada às características geomorfológicas que indicam áreas de solos antigos, profundos, arenosos e ácidos. As condições ambientais existentes no Cerrado, como déficit hídrico e alta incidência solar, potencializam a situação de estresse e colaboram para diversificadas respostas fisiológicas das espécies vegetais (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002).

As condições ambientais extremas do Cerrado promovem alterações fisiológicas nas plantas em resposta às condições de estresse. Estresse é o efeito causado por um ou mais fatores externos que levam a deficiência ou diminuição do metabolismo e/ou desenvolvimento da planta, portanto, altera as fenofases e induz a mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo (GASPAR et al., 2002; LARCHER, 2000). Por outro lado, as plantas exibem mecanismos capazes de viabilizar a adaptação e a sobrevivência aos períodos de estresse (GASPAR et al., 2002; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003).

A seca é um dos mais importantes estresses abióticos que influenciam a distribuição de espécies arbóreas e limitam a produtividade dos ecossistemas. Muitas espécies arbóreas exibem mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos para superar eventual suprimento inadequado de água, como mudanças no padrão de crescimento, desenvolvimento de órgãos vegetativos, alteração da condutância estomática, ajuste do potencial osmótico dos tecidos e produção de substâncias do metabolismo secundário (SULLIVAN; EASTIN, 1974; SMIRNOFF, 1993; CHAVES et al., 2002; GASPAR et al., 2002; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005; CARUSO et al., 2008; CARVALHO, 2008; XU et al., 2008; VEIGA; HABERMANN, 2013). Segundo Sheffield e Wood (2008), a seca é definida como longo período de baixa umidade no solo. De acordo com os autores, a quantidade de água no solo é um indicador eficaz da situação hídrica, uma vez que reflete o efeito agregado de alterações em todos os processos hidrológicos de curto prazo, como oscilações nos eventos de

precipitação e temperatura. O balanço hídrico do solo tem por objetivo estabelecer a variação do armazenamento e, conseqüentemente, da disponibilidade de água no solo para a planta. Esta variação está intimamente ligada aos níveis de produtividade primária do ecossistema (PEREIRA, 2005).

A condição hídrica adequada exige que a absorção de água radicular disponível no solo satisfaça a demanda atmosférica, ou seja, a exigência da transpiração (SULLIVAN; EASTIN, 1974; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005). Quando a absorção de água é insuficiente, a deficiência hídrica nas plantas instala-se. Diversos parâmetros são utilizados para avaliar o estado hídrico da planta, sendo o potencial químico da água (Ψ_w) o mais comum. O Ψ_w foliar indica a energia livre da água na folha, devido à sua utilidade para cada componente do sistema solo-planta-atmosfera, permitindo então o fluxo da água de forma contínua (BERGONCI et al., 2000; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005). A perda de água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte resulta na diminuição do Ψ_w foliar, levando à alterações na abertura dos estômatos e redução da assimilação de CO_2 . Portanto, as variações no Ψ_w da folha podem afetar a assimilação de carbono na planta (HSIAO, 1973). Contudo, em situações de baixa disponibilidade de água no solo ocorre a redução da perda de água através do controle da abertura dos estômatos.

De acordo com a maioria dos cenários das mudanças climáticas globais, a intensidade e a frequência do período de seca podem aumentar na estação. Portanto, a capacidade em superar o período deficiência hídrica e com posterior recuperação rápida após as primeiras chuvas, pode ser apontada como características adaptativas das plantas. A recuperação da eficiência bioquímica pode ser considerada como a elevada resiliência do aparelho fotossintético em condições de seca nas plantas. No futuro, será importante compreender melhor as características fisiológicas relacionadas com a recuperação das espécies, incluindo o condicionamento normal de difusão do CO_2 através do mesófilo (VAZ et al., 2010).

Copaifera langsdorffii Desf. é uma espécie arbórea característica das formações de transição do Cerrado para a floresta semidecídua (PEDRONI; SANCHEZ; SANTOS, 2002). Melo Junior; Bona e Ceccantini (2012) sugerem que a ampla distribuição geográfica de *C. langsdorffii* em áreas de Cerrado é um reflexo do potencial plástico exibido pela espécie em resposta aos diferentes regimes ambientais, produzindo diferenças morfológicas e anatômicas intraespecíficas em suas populações. Portanto, *C. langsdorffii* é uma espécie chave para compreender a influência das condições ambientais sobre seu potencial adaptativo. Segundo

Carvalho (2003), a alta diversidade genética da espécie é encontrada tanto no Cerrado quanto na Floresta Estacional Semidecídua.

Consequentemente, se faz necessário analisar os aspectos ecofisiológicos citados para elucidar a distribuição desta espécie e assim contribuir para futuros trabalhos. As ferramentas utilizadas neste trabalho permitem correlacionar a fisiologia da espécie alvo aos fatores abióticos envolvidos diretamente em seu estabelecimento nas fisionomias vegetacionais.

As respostas ecofisiológicas das plantas ao estresse hídrico e a presença de *Copaifera langsdorffii* em diferentes fisionomias vegetacionais podem permitir compreensão dos mecanismos de ajustes e as estratégias de respostas em diferentes condições hídricas. Assim, podemos colocar alguns questionamentos para direcionar esta investigação sobre os aspectos ecofisiológicos da espécie em questão: 1) Quais as estratégias de ajuste aos períodos de deficiência hídrica?; 2) Quais variáveis fisiológicas são drasticamente afetadas pelas condições de estresse hídrico?; 3) Quando o período favorável de disponibilidade hídrica tem início, as variáveis fisiológicas respondem aos pulsos de chuva da estação úmida (reidratação)?; 4) O balanço hídrico do solo pode estar relacionado ao estresse fisiológico e a capacidade de reidratação das plantas? 5) Tais respostas podem determinar o estabelecimento da espécie em diferentes fisionomias vegetacionais?

2. Revisão Bibliográfica

2.1 A savana brasileira

As savanas recobrem um quinto da superfície terrestre, estão associadas às zonas tropicais e são caracterizadas pela codominância de plantas lenhosas e herbáceas que variam na densidade e cobertura vegetal. O equilíbrio entre estas duas formas de vida influenciam tanto a produção vegetal e animal, e tem impactos profundos sobre diversos aspectos da função do ecossistema, incluindo nos ciclos de carbono, de nutrientes e hidrológicos (SANKARAN et al., 2005). Como savana tropical mais ameaçada do mundo, o Cerrado ocupa mais de 2 milhões de km² na parte central da América do Sul e é a maior em extensão e o com maior biodiversidade (SILVA; BATES, 2002). A região neotropical está localizada entre as latitudes tropicais, sua paisagem inclui áreas diversificadas e contrastantes (SILVA; BATES, 2002). A região do Cerrado se estende desde a margem da Floresta Amazônica até em áreas remotas no estado São Paulo e Paraná, ocupando mais de 20° de latitude e com altitudes entre o nível do mar até 1800m. Cerca de 700.000 km² da área total de vegetação de Cerrado está dentro da bacia do Amazonas. Existem áreas de Cerrado na Bolívia e Paraguai, mas pobre em espécies da vegetação de savana, como no Cerrado de Roraima, Rupununi na Guiana e os Llanos Venezuelanos que ocorrem ao norte da Amazônia (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). O Cerrado ocupa aproximadamente 22% do território nacional com área contínua sobre os estados de Goiás, Tocantins, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Bahia, Maranhão, Piauí, Rondônia, Paraná, São Paulo e Distrito Federal, além dos enclaves no Amapá, Roraima e Amazonas, e se expressa em uma grande biodiversidade (MMA, 2013). Devido ao seu espaço territorial, é no Cerrado onde são encontradas as nascentes das três maiores bacias hidrográficas da América do Sul (Amazônica/Tocantins, São Francisco e Prata), o que resulta em elevado potencial aquífero e favorece a sua biodiversidade (MMA, 2013). Sendo assim, o Cerrado funciona como uma camada de proteção contra qualquer contaminante que possa ter contato com estas águas.

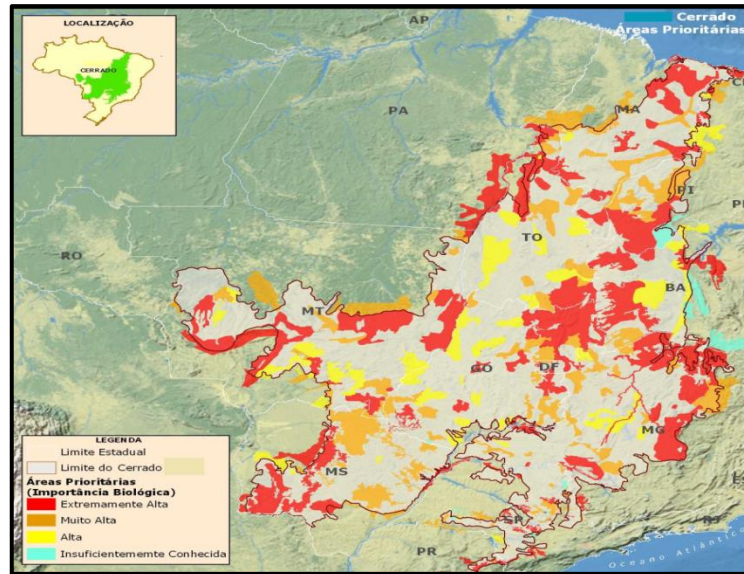


Figura 1 – Áreas prioritárias do Cerrado (Imagem: Ministério do Meio Ambiente, 2013).

Como qualquer outra savana neotropical, o Cerrado é caracterizado por um clima fortemente sazonal (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002). O clima do Cerrado é típico das regiões de savanas úmidas do mundo, é dividido em duas épocas, a seca e úmida. A precipitação anual varia de 900 a 1800 mm distribuídos entre as épocas, com cerca de 80% das chuvas concentradas entre setembro e abril, e um período de seca entre maio e agosto. As temperaturas médias anuais situam-se em 22°C ao sul e 27°C ao norte segundo Vargas e Hungria (1997). Ratter; Ribeiro e Bridgewater (1997) apresentam dados de temperatura e precipitação anual semelhantes, de 800 a 2.000 milímetros de chuva e temperaturas médias anuais são de 18°C a 28°C. Os invernos são secos e frescos, com geadas pouco frequentes que ocorrem apenas no limite sul da região do Cerrado. As baixas umidades relativas resultam em alta demanda evaporativa durante o período seco (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002). Portanto o Cerrado tem como característica marcante a sazonalidade. Nesse sentido, há que estudar com atenção o comportamento da flora dos cerrados e dos cerradões nos dois momentos estacionais tão contrastados (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997; VARGAS, HUNGRIA 1997; AB’SABER 2007). É preciso ressaltar que Durigan et al. (2002) realizaram uma série de estudos sobre a regeneração de Cerrado no Estado de São Paulo e apontaram que esta região recebe duas vezes mais chuva que o norte de Minas Gerais, portanto há diferença entre a sazonalidade das regiões ocupadas pelo Cerrado.

Durante a época de estiagem, a seca influencia diretamente no metabolismo das plantas. Com a falta de água, a parte aérea das plantas mais rasteiras sofre dessecação formando uma palha que facilita na propagação de fogo (RIBEIRO; WALTER, 1998). O fogo atua como modificador de fisionomias do Cerrado e dependendo do tempo e de sua

frequência, pode alterar as fisionomias fechadas para fisionomias abertas. Incêndios de inverno, no final da época seca, são especialmente destrutivos para os arbustos e as árvores e tendem a favorecer o crescimento de gramíneas (MAILLARD; COSTA-PEREIRA, 2011).

A extensa área do Cerrado é ocupada por um complexo vegetacional que inclui diferentes fisionomias, determinadas pela distribuição dos tipos de solo, ação do fogo ou pela combinação de fatores como clima, disponibilidade de água e nutrientes, geomorfologia e topografia, latitudes, pastagem e também o impacto de atividades antrópicas (RIBEIRO; WALTER, 1998). As fisionomias do Cerrado diferem quanto à estrutura e composição florística (COUTINHO, 2002). Coutinho (1978) sugere que, do ponto de vista fisionômico, o Cerrado apresenta dois extremos: o cerradão, fisionomia na qual predomina o componente arbóreo-arbustivo, e o campo limpo, onde há predomínio do componente herbáceo-subarbustivo. As demais fisionomias encontradas - campo sujo, campo cerrado, cerrado (*sensu stricto*) - podem ser consideradas ecótonos entre o cerradão e o campo limpo. A classificação geral, com base na densidade de indivíduos lenhosos, reconhece então, cinco tipos estruturais de vegetação de cerrado: campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão de acordo com Coutinho (1978). Já Batalha (2011) sugere alteração nesta nomenclatura anterior baseado na literatura internacional devendo usar o conceito de bioma acuradamente. Propõe que o cerrado *sensu lato* é formado por três biomas: o campo tropical (campo limpo), a savana (campo sujo, campo cerrado e cerrado *sensu stricto*) e a floresta estacional (cerradão). O autor ainda inclui os domínios dentro do Cerrado, além do cerrado como tipo vegetacional dominante, há outros tipos vegetacionais, como a floresta ripícola, campo rupícola, floresta estacional semidecídua, floresta estacional decídua, campo úmido, entre outros. Cada um desses tipos vegetacionais tem sua flora característica e daí a razão de distingui-los.

Cerrado *stricto sensu* é um tipo de fisionomia de savana, com árvores dispersas e presença de sub-bosque herbáceo, com alto nível de radiação chegando ao solo. Cerradão é uma fisionomia florestal do Cerrado, com árvores de grande porte (8-15 m) formam um dossel parcialmente fechado que limita a penetração da luz solar. Para o enriquecimento da vegetação do Cerrado, existem as matas ciliares, ambiente úmido e dossel fechado que segue o curso de pequenos rios. Nesta fisionomia, a disponibilidade de luz solar diminui, à medida que a densidade de plantas por área é aumentada em relação à disponibilidade de água no solo (HABERMANN, et al, 2011).

Existe uma grande discrepância na disponibilidade de radiação nas fisionomias de Cerrado que pode beneficiar as espécies com alta capacidade de aclimatação. Ajustes no

crescimento e fotossíntese a diferentes regimes de luz são uma das características mais importantes na vegetação de Cerrado (FRANCO, 2002). Ab'Saber (2007) sugere que flora dos campos cerrados é exposta ao máximo de iluminação devido ao número elevado de dias com baixa interferência de nuvens, principalmente na época seca, somado as características vegetação herbácea rasteira com baixa capacidade de produção de sombra. O autor relaciona a alta exposição à radiação do Cerrado com a influência direta na umidade relativa do ar que atinge níveis muito baixos no inverno seco (38 a 40%) e níveis muito elevados no verão chuvoso (95 a 97%). Tal fato acentua a sazonalidade que tem sido relatada, sobretudo, em termos da alternância de períodos chuvosos com períodos de secas.

A alta agregação dos indivíduos da comunidade vegetal como um todo, e das populações de algumas espécies está, provavelmente, associada ao modo de regeneração dos indivíduos, após incêndios ou corte. A maioria das espécies de Cerrado pode regenerar-se facilmente por brotação de estruturas subterrâneas, muitas vezes gerando vários indivíduos geneticamente idênticos, a partir de um único indivíduo pré-existente (DURIGAN et al., 2002). Os estágios iniciais de desenvolvimento de uma planta devem ser mais sensíveis às mudanças ambientais do que os estágios adultos. Portanto a dinâmica do desenvolvimento de plantas jovens tem sido frequentemente utilizada para monitorar os possíveis efeitos das mudanças climáticas sobre o crescimento das plantas e composição da comunidade (GUO et al., 2010).

Ainda assim, no estado de São Paulo, o uso mais frequente do solo no Cerrado foi relacionado às pastagens com 78%, seguida pela cana-de-açúcar (26%), rodovias (19%), reflorestamento (14%) e culturas anuais (14%) (DURIGAN; SIQUEIRA; FRANCO, 2007). Hoje, o Cerrado do Estado de São Paulo ocorre sob a forma de fragmentos isolados totalizando 270.000 ha, o que corresponde apenas a 0,74% da superfície estadual (KRONKA et al., 2005). Portanto, avaliar as respostas ecofisiológicas das espécies presentes neste ecossistema pode trazer importantes contribuições para a elucidação de mecanismos de retenção de água e prevenção a desidratação durante a época seca. Além disso, os dados obtidos nestes estudos podem fornecer subsídios para pesquisas de manejo de áreas de Cerrado, principalmente no estado de São Paulo, fornecendo lista de espécies fisiologicamente adaptadas para recuperação da vegetação em áreas degradadas e fornecer estratégias de conservação destas espécies, também conhecidas pelas suas propriedades medicinais.

2.2 Espécie estudada

A espécie vegetal escolhida para realizar este trabalho foi *Copaifera langsdorffii* Desf. espécie arbórea de grande porte (CARVALHO, 2003). Pertence à família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae (APG III, 2009) e é popularmente conhecida como copaíba ou pau-óleo. O gênero *Copaifera* L. encontra-se distribuído na África Ocidental e, na América Latina, do México à Argentina. *C. langsdorffii* é a espécie de maior ocorrência deste gênero no Brasil. A *C. langsdorffii* é uma espécie arbórea semicaducifólia, de grande longevidade, de crescimento lento a moderado e com grande plasticidade fenotípica. Na Floresta Ombrófila Densa, na idade adulta, pode atingir 35 m de altura e 100 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), e no Cerrado e na Caatinga, apresenta porte menor, variando de 1,80 a 10 m de altura (CARVALHO, 2003). Aparece comumente em solos bem drenados e, de maneira geral, cresce melhor em solos de matas ciliares e matas semidecíduas, do que em solo de Cerrado (MACHADO, 1990). Possui grande importância na diversidade vegetacional além de suas propriedades medicinais (LORENZI, 2002). Portanto, *Copaifera langsdorffii* Desf. apresenta ampla distribuição ocorrendo em Cerrado, floresta estacional, floresta ombrófila densa e na Caatinga (CARVALHO, 2003).

A *C. langsdorffii* tem como característica a senescência das folhas na época seca, fato que tem sido observado para muitas espécies de Cerrado. Com a troca gradual de folhas, não havendo desfoliamento total e mantendo folhas ativas durante todo o ano, a espécie pode ser considerada como perenifolia. Estas observações coincidem com dados disponíveis para mata de galeria onde predominam espécies perenifólias nas quais o auge da mudança foliar ocorre no período seco (GOUVEIA; FELFILI 1998). Segundo os mesmos autores, a perda das folhas na seca resulta em trocas gasosas menos intensas e economia de água. O pico de renovação das copas das árvores ocorre em sequência à perda de folhas, no final da época seca e início da úmida, o que pode ser relacionado com a precipitação, pois tal renovação tem início logo após as primeiras chuvas de setembro. Para Miranda (1995), o período da seca, seguido das primeiras chuvas de setembro, pode ser um estímulo para o início do crescimento vegetativo.

Copaifera langsdorffii Desf. é uma espécie arbórea característica das formações de transição do Cerrado para a floresta semidecídua. Produz anualmente grande quantidade de sementes, amplamente disseminadas por pássaros que engolem o arilo e regurgitam a semente (PEDRONI; SANCHEZ; SANTOS, 2002). Conhecida como copaíba, oleiro, óleo-de-copaíba, bálsamo. Fornece o bálsamo ou óleo de copaíba, um líquido transparente e terapêutico, que é a seiva extraída mediante a aplicação de furos no tronco até atingir o cerne (LORENZI, 2002).

Em *C. langsdorffii* a maturação e dispersão dos frutos ocorrem na estação seca, enquanto a germinação e o crescimento das plântulas ocorrem logo em seguida, durante o período chuvoso. Essa estratégia beneficia as plântulas de *C. langsdorffii* devido à umidade e abundância temporária de nutrientes, esta última, ocasionada pela decomposição da serrapilheira acumulada na estação seca (FREITAS; OLIVEIRA, 2002). Possui capacidade de alterar a alocação de biomassa entre parte aérea e subterrânea de acordo com o estresse hídrico e disponibilidade de luz, isso explica em parte porque *C. langsdorffii* é uma das espécies mais importantes, do ponto de vista florístico, no Cerrado (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2009).

As folhas da *C. langsdorffii* apresentam mecanismos fisiológicos e adaptações morfológicas que permitem a espécie superar a variação da distribuição da luz e estresse hídrico sazonal presentes nas diferentes fisionomias do Cerrado (CASTRO et al., 1999). De acordo com Chaves; Maroco e Pereira (2003) as folhas que crescem na época seca, geralmente atingem a maturidade e tornam-se fonte de carbono com tamanho menor do que as folhas de plantas cultivadas em locais bem irrigados. As análises das características ecofisiológicas nas estações contrastantes do Cerrado tornará possível explicar a marcada tolerância aos estresses ambientais e a ampla distribuição geográfica de *C. langsdorffii* em diferentes tipos de vegetação.

Ronquim, Prado e Souza (2009) descreveram a capacidade de *C. langsdorffii* em alterar a alocação de biomassa entre as partes aéreas e subterrâneas, em decorrência do estresse hídrico e disponibilidade de luz, explicando em parte porque é uma das espécies mais importantes no Cerrado, presente em mais de 50% das 376 áreas já estudadas, de acordo com Ratter, Bridgewater e Ribeiro (2003) e também em mais de 50% das 43 matas de galerias referentes ao levantamento extra-amazônico conforme Rodrigues e Naves (2000). Segundo Almeida et al. (2012a), *C. langsdorffii* em floresta estacional semidecídua apresenta baixa condutância estomática com a chegada dos primeiros pulsos de chuva, mas manteve o potencial água e o conteúdo relativo de água da folha constantes mesmo durante a estação seca, apontando absorção de água mesmo com baixa disponibilidade hídrica da precipitação. Essa estratégia fisiológica facilita o estabelecimento em ambientes com sazonalidade marcada como floresta estacional semidecídua ou Cerrado.

Melo Junior, Bona e Ceccantini (2012) apontaram alterações anatômicas nas folhas de *C. langsdorffii* em relação às diferenças encontradas em solos, de margem de rio e campo cerrado. Houve prevalência dos fatores nutricionais do solo e a capacidade de retenção de água. Os dados obtidos indicam que as variações estruturais no mesófilo dos indivíduos de *C.*

langsdorffii foram provocadas também pelas distintas condições de exposição à luminosidade, como folhas mais delgadas em ambientes de campo cerrado comparadas as folhas mais espessas encontradas em margens de rio. Os autores ainda sugerem que a ampla distribuição geográfica de *C. langsdorffii* em áreas de Cerrado é um reflexo da plasticidade potencial exibida pela espécie em resposta aos diferentes regimes climáticos, produzindo diferenças morfológicas e anatômicas intraespecíficas em suas populações. Portanto, *C. langsdorffii* é uma espécie chave para compreender a influência das condições ambientais sobre seu potencial adaptativo tanto em fisionomias de Cerrado quanto em Florestas Estacionais Semidecíduas.

2.3 Aspectos ecofisiológicos em condições de estresse

2.3.1 O ambiente e a fisiologia das plantas

As variações das características ambientais como disponibilidade hídrica e incidência luminosa interferem em vários tipos de fisionomias vegetacionais. De acordo com Skarpe (1992) as vegetações do tipo savana são dinâmicas em escalas temporais e espaciais, e variam de acordo com alterações climáticas, nutrientes no solo, regime de fogo, herbivoria e principalmente precipitação. Diferenças sutis no acúmulo das águas no ambiente causado por alterações na evapotranspiração, devido à modificação relativamente pequena de altitude, ou pela variação da drenagem do solo e retenção de água, assumem maior importância e são correlacionados com os padrões locais, das florestas ao Cerrado (SWAINE, 1992; VEIGA; HABERMANN, 2013).

A vegetação exerce um papel muito importante para a disponibilidade e estabilidade da água no ambiente. Por exemplo, as árvores têm a capacidade potencial de diminuir a evaporação, aumentar infiltração, a translocação de recursos das águas mais profundas e extrair água das áreas mais expostas. A serapilheira na área de sub-bosque altera as propriedades físicas do solo superficial, isto contribui para redução da temperatura do solo e diminui evaporação, melhora a infiltração da água que conseqüentemente aumenta a umidade e disponibilidade hídrica do sub-bosque (VETAAS, 1992). Com a diminuição da vegetação herbácea, por exemplo, também pode levar a alterações nas propriedades físicas do solo, reduzindo a infiltração de água e/ou capacidade de retenção hídrica diminuindo a disponibilidade da água no ambiente (SKARPE, 1992). Em condições naturais, alterações no conteúdo de nutrientes do solo em escala de tempo, influenciado por erosão, intemperismo, regime de precipitação, herbivoria e/ou fogo, são mais lentas para transformação ambiental

que em comparação às modificações na vegetação causadas pela diferença na umidade do solo (SKARPE, 1992).

A variação de qualquer fator ambiental, a partir da condição ideal, não provoca necessariamente estresse em plantas devido à capacidade de aclimatação dos vegetais. O estresse inicia-se com restrição ou variação imprevisível dos fatores biótico-abióticos que danificam o desempenho de alguma função vital para a planta. O conceito de estresse envolve necessariamente a perturbação da homeostase fisiológica. É um fator de seleção, uma força motriz para a melhoria da resistência e da adaptação dos seres vivos (GASPAR et al., 2002; LARCHER, 2000). Uma das grandes forças que modela a estrutura e função das plantas é o estresse ambiental. Muitos fatores ambientais (biótico e abiótico), os quais oscilam frequentemente, estão associados aos processos metabólicos das plantas. Como por exemplo, a variação de luz, que fornece energia para a fotossíntese, tem efeitos imediatos no metabolismo, enquanto que a deficiência hídrica tem efeitos indiretos na condutância estomática e, conseqüentemente, na entrada de CO₂, alterando o balanço entre a fotossíntese e fotorrespiração (SULLIVAN; EASTIN, 1974; SMIRNOFF, 1993; CHAVES et al., 2002; GASPAR et al., 2002; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; ZHANG et al., 2010; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013).

Sullivan e Eastin (1974) indicam que os estudos sobre respostas fisiológicas das plantas ao estresse hídrico, encontram questões muito complexas e podem mudar com o grau e tempo de exposição ao fator estressante, estágio de maturidade e a exposição prévia de um estresse ambiental. Por exemplo, a seca é frequentemente acompanhada de altas temperaturas, portanto, a preocupação é também com a influência do calor em órgãos, organelas e tecidos concomitantemente. A taxa de transpiração pode afetar não só os potenciais da água dos tecidos, mas também pode afetar a capacidade de refrigeração das folhas. Devido à exigência de alta energia para calor latente de vaporização (10,5 kJ mol⁻¹ a 25°C), a evaporação das superfícies foliares (durante a transpiração) resfria a folha, evitando super aquecimento diurno pela exposição da radiação solar excessiva (GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005). O estudo de Kudoyarova, Kholodova e Veselov (2013) ilustrou a importância do controle da transpiração em consequência da diminuição da abertura estomática. Este fato resulta em balanço hídrico favorável entre o potencial da água da folha e potencial água do solo e possibilita a reidratação dos através do gradiente de potencial entre a planta e o solo.

2.3.2 O estresse fisiológico em condições de seca

O estresse hídrico pode ser causado de diferentes formas, quer pelo excesso ou déficit de água. O estresse hídrico mais comum é o estresse com déficit de água (SHAO et al., 2008). Estresse hídrico moderado, com o déficit de água, tende a reduzir primeiramente a condutância estomática antes de reduzir a taxa fotossintética, assim, é possível que a planta assimile mais moléculas de CO₂ para cada unidade de água transpirada, significando mais eficiência na utilização da água disponível comparado a situação normal de assimilação de CO₂ quando não está em déficit hídrico (SULLIVAN; EASTIN, 1974; TAIZ; ZEIGER, 2004; CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009). Estresse hídrico severo pode resultar na queda da fotossíntese, perturbação do metabolismo, e finalmente levar a morte do vegetal (SHAO et al., 2008).

As plantas também podem suportar condições de deficiência hídrica evitando a desidratação dos seus tecidos. Evitar desidratação é comum às espécies anuais ou perenes e está associada com uma variedade de características adaptativas. Entre elas, os autores citam: (1) minimizar as perdas de água e (2) maximizar a absorção de água. A perda de água é minimizada através da diminuição da abertura dos estômatos, ainda pela redução da absorção de luz com a presença de uma densa camada de tricomas que aumenta a reflexão (LARCHER 2000; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003), também com a diminuição da área foliar total de copa da árvore pela redução do crescimento e queda de folhas mais velhas.

Em deficiência hídrica, a manutenção do conteúdo de água nos tecidos das plantas é atingida pela restrição da perda de água como citado acima e pelo aumento capacidade da planta absorver água pelas raízes (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Absorção de água é maximizada ajustando o padrão de alocação deste recurso, ou seja, o aumentar do investimento nas raízes, aumentando a superfície de absorção (JACKSON; SPERRY; DAWSON, 2000; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003).

São denominados mecanismos de resistência aqueles que permitem ao organismo tolerar ou evitar o estresse. Como estratégia de tolerância, as plantas exibem mecanismos que mantêm a alta atividade metabólica mesmo em estresse moderado (semelhante quando não está em situação de estresse) e quando em situação de estresse mais severo ocorre a redução da atividade metabólica. Em contraste, os mecanismos de evitar o estresse envolvem redução da atividade metabólica, que resulta em estado dormente com a exposição ao estresse extremo (OSMOND et al., 1987; GASPAR et al., 2002). Plantas com estratégias de escape ao estresse de seca apresentam alto grau de plasticidade no desenvolvimento, capaz de completar o ciclo de vida antes de ocorrer o período de déficit hídrico. As estratégias de escape dependem da

reprodução bem sucedida antes do início do estresse mais severo, importante em regiões áridas, onde as plantas nativas anuais podem combinar os curtos ciclos de vida, com altas taxas de crescimento e as trocas gasosas, utilizando o máximo de recursos disponíveis, enquanto permanece a umidade no solo (MOONEY; PEARCY; EHLERINGER, 1987; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003). Portanto as diferenças específicas das espécies na capacidade de sobreviver aos períodos de estresse como à seca, por exemplo, pode ser um fator importante que influencia a distribuição das espécies domínios tropicais (ENGELBRECHT; KURSAR; TYREE, 2005).

O aspecto fisiológico mais utilizado para caracterizar o estado hídrico da planta é o potencial água foliar (Ψ_w) (SULLIVAN; EASTIN, 1974; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). As plantas que crescem em ambientes áridos e semiáridos, expostas a longos períodos de estresse hídrico, desenvolveram uma série de adaptações, que conferem tolerância à seca. As plantas que estão em deficiência hídrica, apresentam diminuição do Ψ_w da folha conjuntamente com o fechamento parcial dos estômatos, fato que possibilita a redução da perda de água para o ambiente. Em muitas espécies, o Ψ_w da folha deve diminuir para um valor limite antes que inicie o fechamento dos estômatos (GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005). A redução na taxa fotossintética associada à diminuição da abertura dos estômatos devido às mudanças no Ψ_w foliar, é observado normalmente nas plantas que crescem em condições de estiagem (CHARTZOULAKIS; PATAKAS; BOSABALIDIS, 1999). Uma ligeira diminuição na Ψ_w durante o dia não é danoso para as plantas, pois aumenta a diferença de Ψ_w entre o solo e folhas, permitindo o fluxo de água a partir das raízes. Este gradiente de potencial da água $\Delta\Psi$ é a força motriz do transporte de água que é absorvida pelas raízes, conduzida entre os tecidos vegetais até perda através da transpiração para a atmosfera (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013).

As plantas exibem ajustes fisiológicos que mantem, até certo ponto, o turgor tecidual, e uma das consequências é a redução do potencial da água (Ψ_w) das folhas minimizando o déficit hídrico com a transferência da água das folhas para outros tecidos vegetais (CHARTZOULAKIS; PATAKAS; BOSABALIDIS, 1999). O potencial da água foliar pode diminuir através de um acúmulo de solutos, um ajuste osmótico nas folhas. O ajustamento osmótico é um processo lento e acionado a partir de certo limiar na deficiência hídrica celular. Além de diminuir o potencial osmótico da célula, permitindo a manutenção da absorção de água e turgescência celular, estes solutos podem proteger a membrana celular e a maquinaria metabólica em situação de desidratação (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003). Portanto, o

potencial da água nos tecidos está diretamente relacionado com o balanço hídrico da planta. É o resultado do equilíbrio entre absorção e perda de água.

O Ψ_w da folha no estado de equilíbrio (por exemplo, Ψ_w basal medido antes do amanhecer “*predawn*”, ou quando a transpiração é artificialmente suprimida) é especialmente informativo, pois corresponde aproximadamente ao Ψ_w da rizosfera (LARCHER, 2000; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). De acordo com Larcher (2000), algumas espécies durante o período de estiagem, não recuperam totalmente seu conteúdo de água durante a noite, portanto o déficit hídrico é acumulado dia após dia até a próxima chuva. Durante a exposição da radiação solar, acontece a queda natural no Ψ_w da folha, situação que não é prejudicial à planta, pois o aumento no gradiente de Ψ_w entre solo e planta, resulta no estímulo da entrada de água pelas raízes, beneficiando o transporte de água pela planta (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005; CARVALHO, 2008; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Quando as plantas superam o período de deficiência hídrica, os estômatos respondem de forma relativamente lenta. A condutância estomática pode demorar várias horas, até dias, para recuperar os valores similares aos valores não estressados. Já o Ψ_w foliar, uma vez que o déficit hídrico é mitigado, apresenta rápida recuperação dos valores do Ψ_w foliar equivalente aos valores não estressados (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005; SHAO et al., 2008).

Para limitar a perda de água, os estômatos previnem a cavitação do xilema ao longo do *continuum*: solo – planta – atmosfera. Com base nessas considerações hídricas, os estômatos respondem de maneira previsível a suas forças motrizes primárias, o déficit pressão de vapor (DPV) (SCHÄFER, 2011). Santos et al. (2013) analisaram que no horário de *midday*, o maior DPV resulta na diminuição da abertura estomática em *Jatropha curcas* L., que induz a queda na concentração interna de CO₂ (C_i) e conseqüentemente, menor assimilação de carbono (A) interferindo na produtividade da planta.

Os estômatos também respondem a outros estímulos além do alto déficit pressão de vapor na atmosfera, como ao declínio do turgor foliar ou sinais químicos gerados pela raiz, sendo este último mais comum na época seca quando há pouca água disponível no solo (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009). Na ausência da precipitação, ocorre um decréscimo do potencial água do solo (Ψ_w solo) provocando dificuldades no equilíbrio do fluxo de água na planta. Para superar este obstáculo, a planta reduz as perdas de água por transpiração devido ao fechamento parcial estômatos e conseqüente diminuição na condutância estomática para

atmosfera (SULLIVAN; EASTIN, 1974; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). A diminuição da condutância estomática (g_s) e a área foliar auxiliam na baixa disponibilidade de água no solo. A primeira altera as trocas gasosas, enquanto que a segunda, a menor área foliar, redução na superfície fotoassimiladora. Ambas as respostas tem como consequência a diminuição do rendimento fotossintético (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013).

Em estudos desenvolvidos em campo com as espécies *Quercus ilex* L. e *Quercus suber* L. durante as épocas de seca (no verão) e úmida (inverno) em ambiente de clima temperado mediterrânico, Vaz et al. (2010) constataram que no final do período de seca, os valores de condutância estomática de *Q. ilex* diminuíram 80% e de *Q. suber* 90% em relação aos valores da última época úmida que antecedeu esta seca. Os autores verificaram que a queda nos parâmetros de g_s com o aumento do déficit hídrico é uma das primeiras respostas fisiológicas à seca. As espécies também mostraram notável capacidade de recuperação fotossintética após o período de seca. Os valores dos parâmetros fotossintéticos aumentaram após as chuvas de outono, quando as árvores tinham um estado hídrico mais favorável, indicado pelo aumento do Ψ_w foliar do horário de *predawn*. Segundo Schäfer (2011) a condutância estomática (g_s) também é alterada em eventos extremos como, alterações ambientais ou herbivoria. Este autor analisou o desempenho de uma floresta de carvalhos em Nova Jersey, EUA, em condições de seca e verificou que o nível de g_s foi significativamente reduzido em *Quercus velutia* L. e *Quercus coccinea* L. Em *Q. velutina*, g_s teve queda de 50% durante a seca. Em *Q. coccinea*, g_s diminuiu em aproximadamente 60% neste mesmo período.

Os estudos de Ψ_w foliar devem ser relacionados com outros aspectos fisiológicos para completar o perfil ecofisiológico da espécie analisada de acordo com a sazonalidade do ambiente. As relações do Ψ_w , da fluorescência da clorofila *a* entre outros parâmetros fisiológicos como conteúdo relativo de água (CRA) e potencial nutricional, tem a função de subsidiar estudos mais aprofundados sobre o comportamento das plantas em estresse. Por esta razão, as medidas devem ser acompanhadas pela avaliação de outros parâmetros adicionais (citados a cima), destinados a proporcionar uma avaliação global das condições fisiológicas. (BUSSOTI; NALI, 2011).

As alterações das variáveis ambientais encontradas em estudos de campo influenciam diretamente o comportamento fisiológico das plantas e são refletidas diretamente nos estômatos presentes nas folhas. Os estômatos são a porta de entrada para o dióxido de carbono (CO_2) e troca de vapor de H_2O em nível de folha, regulando assim, não só gás, mas também a troca de energia entre a biosfera e a atmosfera. Essa troca de energia e gás é

susceptível de ser alterada, não só pelas mudanças climáticas e elevadas condições de CO₂, mas também durante eventos de perturbações como o fogo e herbivoria (SCHÄFER, 2011). Por meio da regulação da abertura estomática, a planta é capaz de modular as taxas transpiratórias de acordo com as possibilidades e as necessidades do seu balanço hídrico (FARQUHAR; SHARKEY, 1982; LARCHER, 2000; ENGELBRECHT; KURSAR; TYREE, 2005; ZHANG et al., 2010; CARVALHO, 2008; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Conforme Larcher (2000), o aparato estomático das diferentes espécies ou genótipos, mesmo entre as folhas de um mesmo indivíduo, responde de forma diferenciada principalmente em função das condições ambientais.

Os efeitos da seca na fotossíntese são principalmente a restrição à difusão de CO₂ para o cloroplasto (SULLIVAN; EASTIN, 1974) através das limitações da abertura estomática mediada por hormônios ou alto déficit pressão de vapor. Consequentemente interfere no movimento de CO₂ pelo mesófilo, resultando em alterações na fase fotoquímica e no metabolismo do carbono. O fornecimento de CO₂ para Rubisco é prejudicada, o que predispõe o aparato fotossintético a um aumento na dissipação de energia luminosa e com a baixa atividade fotossintética, principalmente em plantas sujeitas a alta temperatura e intensidade luminosa (VAZ et al., 2010). As limitações bioquímicas na alteração da taxa fotossintética pelo déficit hídrico são atribuídas a vários mecanismos, além da diminuição da atividade Rubisco, pode incluir a inativação de outras enzimas envolvidas no ciclo de Calvin ou a diminuição na síntese de ATP e Ribulose 1,5- bifosfato (RuBP) (SMIRNOFF, 1993; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; VAZ et al., 2010; FAVARETTO et al., 2011).

A eficiência fotoquímica da fotossíntese pode ser analisada através da avaliação da fluorescência da clorofila *a* (SANTOS et al., 2013). A análise da fluorescência da clorofila *a* (Chl *a*) tem se tornando uma ferramenta muito usada para o manejo das plantas na agronomia, silvicultura, fitopatologia, arborização urbana e proteção ambiental. Geralmente utilizada em estudos ecofisiológicos para investigar as respostas das plantas submetidas a vários fatores de estresse e mudança climática. Segundo Baker (2008), a razão entre a fluorescência variável (Fv) e a fluorescência máxima (Fm), Fv/Fm, é usado para estimar o rendimento quântico máximo do Fotossistema II (PSII) para reação fotoquímica. O rendimento quântico do PSII está diretamente relacionado com o rendimento quântico de assimilação de CO₂ pelas folhas. Conforme Farquhar et al. (1989), a eficiência quântica máxima do PSII, é a medida mais comum de estado funcional da fluorescência da clorofila *a* e sua variável é inversamente proporcional aos danos nos centros de reações do PSII. Os danos nos centros de reações do PSII, indicados por dados de fotoinibição (baixos valores de Fv/Fm), podem ser também

causados por excesso de radiação que é desviado diretamente do fotossistema via fluorescência e também na forma de calor, através do ciclo da xantofila, com a redução da violaxantina em zeaxantina (DEMMIG-ADAMS, 1990; SMIRNOFF, 1993; LARCHER, 2000). Mudanças deste tipo são interpretadas como indicadores da maior capacidade de dissipação térmica do excesso de energia de excitação dentro do complexo antena, onde estes carotenóides estão localizados. A diminuição da eficiência fotoquímica foi correlacionada com o aumento, da formação de zeaxantina e também da taxa constante de dissipação térmica (DEMMIG-ADAMS, 1990; SMIRNOFF, 1993, BAKER, 2008). O rápido acúmulo de zeaxantina associado à diminuição no rendimento quântico do PSII, normalmente ocorre em plantas crescidas em campo que estão expostas à deficiência hídrica e elevada radiação do meio-dia. Este mecanismo é de rápida ativação para dissipar o excesso de energia de excitação (SMIRNOFF, 1993).

De acordo com Bussoti e Nali (2011), trabalhos desenvolvidos com plantas em condições de campo aberto, são auxiliados pelo perfil dos parâmetros de fluorescência. Esses parâmetros de fluorescência em relação às oscilações das variáveis ambientais como, temperatura, umidade relativa, radiação, exercem forte influência sobre os resultados mais aprofundados de uma análise ecofisiológica. Ribeiro et al. (2004) encontraram diferença no comportamento dos parâmetros da fluorescência entre espécies pioneira, secundária inicial e secundária tardia e então melhorar a distinção das classes sucessionais levando em consideração aspectos ecofisiológicos, como a capacidade de aproveitamento da energia luminosa. O melhor desempenho fotoquímico ($\Delta F/F_m'$, ETR e qP) foi encontrado nas espécies pioneiras e secundárias iniciais de acordo com a exposição à luz do ambiente, mas a espécie analisada classificada como secundária tardia, não apresentou fotoinibição (F_v/F_m) a partir das 9h30. Ogaya et al. (2011) analisaram duas espécies mediterrânicas *Quercus ilex* e *Phillyrea latifolia* em campo por dez anos (1999 a 2009) com parcelas controle (de acordo com o ambiente) e isoladas da chuva. Em ambas as espécies, os valores de F_v/F_m foram altamente dependente primeiro da temperatura do ar, e em segundo lugar, da disponibilidade hídrica, ou seja, dá época seca do clima mediterrâneo.

A estabilidade de várias enzimas e proteínas estruturais em alguma situação adversa pode contribuir para as diferentes respostas ao estresse (SULLIVAN; EASTIN, 1974). Com a menor concentração de CO_2 , o transporte de elétrons continua operando no processo fotossintético levando ao aumento da formação de Espécies Reativas de Oxigênio (ERO) (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Consequentemente, o aumento de ERO em função do estresse atua também como sinal de alarme em resposta a

aclimação/defesa da planta (CARVALHO, 2008). Portanto as análises bioquímicas deste trabalho irão atuar como indicativo de estresse ou aclimação da planta ao ambiente sazonal como o Cerrado.

2.3.3 Enzimas antioxidantes no estresse abiótico

Em situação de deficiência hídrica acontece a redução da abertura estomática nas folhas, o que faz com que a queda na entrada de CO_2 e conseqüentemente na fotossíntese, somado ao contínuo transporte de elétrons, resulta em alta formação de Espécies Reativas de Oxigênio (ERO) nos cloroplastos e mitocôndrias derivando em estresse oxidativo (CARVALHO, 2008; LIU et al., 2011). A utilização da energia proveniente da luz que não é absorvida na fotossíntese é encaminhada para outras vias de dissipação da energia em excesso, como por exemplo, a dissipação térmica. Quando a absorção da energia para reação fotoquímica é menor que o excesso de energia vindo da luz, a produção de moléculas altamente reativas é acelerada nas plantas (LIU et al., 2011). Estas moléculas podem causar dano oxidativo ao aparato fotossintético. O oxigênio molecular (O_2) é relativamente não reativo e não tóxico, devido à estrutura estável dos elétrons na sua camada externa. Entretanto, alterações na distribuição dos elétrons podem provocar a sua ativação e influenciar os sistemas biológicos (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). O estresse oxidativo é um termo geral utilizado para descrever os danos causados por espécies reativas de oxigênio (ERO) (GASPAR et al., 2002). Injúrias no tecido vegetal e processos oxidativos normais da célula são provavelmente responsáveis pela geração de O_2^- . Durante o transporte de elétrons (e^-) nos cloroplastos e mitocôndrias, muitos desses e^- são perdidos, e então captados pelo O_2 formando O_2^- . Fatores abióticos tais como UV B (280 a 320 nm), extremos de temperatura, poluentes, estresse osmótico e mecânico, podem aumentar a produção de EROs (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). Uma série de condições ambientais extremas está associada com os danos dos radicais livres ou oxidativo. Estes incluem os poluentes do ar, herbicidas, metais tóxicos, deficiências nutricionais, lesões, temperaturas extremas (alta ou baixa), alta radiação fotossinteticamente ativa e radiação ionizante (SMIRNOFF, 1993). Essas moléculas, descritas a seguir, são consideradas “ativas” porque não necessitam da entrada de energia para reagir com outras moléculas (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003).

As EROs ocorrem normalmente no metabolismo celular, porém, quando acumuladas tornam-se tóxicas à célula. Dessa forma, embora moderadamente reativas, muito do prejuízo celular causado por H_2O_2 e O_2^- resulta da conversão dessas moléculas para espécies ainda mais reativas (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). Estas espécies reativas de oxigênio

são oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$), peróxidos de hidrogênio (H_2O_2) e os radicais superóxido (O_2^-) e hidroxila ($\text{OH}\cdot$) (GASPAR et al., 2002; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003). Os prejuízos causados pelas EROs na célula podem alterar o metabolismo normal das plantas através de danos oxidativos em lípidos, proteínas, ácidos nucleicos, enzimas e os pigmentos fotossintéticos (SMIRNOFF, 1993). Todas estas espécies são reativas e potencialmente prejudiciais causando peroxidação lipídica e inativação de enzimas. O superóxido e oxigênio singlete são produzidos nos cloroplastos por fotoredução do oxigênio (CARVALHO, 2008). A origem de superóxido é da atividade de transporte de elétrons desviados do seu curso normal na fotossíntese (SMIRNOFF, 1993). O peróxido de hidrogênio e radical hidroxila podem se formar como resultado das reações de superóxido. A intensa excitação dos centros de reação do PSII pode aumentar a produção de espécies reativas de oxigênio (CARVALHO, 2008). Para aliviar os danos oxidativos causados pelas EROs, as plantas possuem um complexo sistema de defesa antioxidante que envolve os antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos. Portanto, as plantas protegem suas células e compartimentos celulares dos efeitos citotóxicos das EROs com o auxílio de enzimas antioxidantes. Destacando na aclimação à seca é geralmente associada com aumentado atividade dessas enzimas antioxidantes, mantendo assim concentração de EROs relativamente baixa. Em células vegetais, as enzimas antioxidantes como, superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.6) e a peroxidase (POD, EC 1.11.1.7), são consideradas membros do sistema de defesa oxidante, funcionando na proteção das células contra os efeitos adversos de EROs (ZHANG et al., 2010; SANTOS et al., 2013).

Liu et al., (2011) observaram a alteração na atividade comum das enzimas catalase (CAT), peroxidase (POD) e superóxido dismutase (SOD) em situações de deficiência hídrica. No estudo verificaram baixa atividade de CAT, POD e SOD das espécies arbóreas *Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum bodinieri*, *Platycarya longipes* e *Pteroceltis tatarinowii* em seca severa, indicando que o mecanismo de limpeza das enzimas também foi prejudicado pelo grau de severidade do estresse, mas nos arbustos *Pyracantha fortuneana* e *Rosa cymosa* expostos ao estresse hídrico, os autores observaram o aumento da atividade de SOD e POD na mesma situação. Os autores concluíram que a maior atividade das enzimas antioxidantes proporciona maior proteção contra o estresse oxidativo nos arbustos que nas árvores em estresse hídrico severo. A enzima SOD é a primeira a controlar o limite do ciclo de água do sistema antioxidante. Ela desempenha papel fundamental na extinção de oxigênio ativo, trabalhando como catalisador da dismutação de O_2^- em H_2O_2 que são eliminadas pelas enzimas antioxidantes CAT ou POD (SMIRNOFF, 1993). As correlações positivas

observadas entre as atividades de SOD, CAT e POD nas espécies estudadas na pesquisa Liu et al., (2011) sugeriram que o aumento da atividade de SOD foi acompanhado por aumentos de CAT como resultado da alta demanda de extinção H_2O_2 .

No estudo de Santos et al. (2013), os autores observaram maior atividade da enzima catalase (CAT) em *Jatropha curcas* L., no horário de *midday*, em maior déficit pressão de vapor. Associado a diminuição da abertura estomática, que indicou a queda na concentração interna de CO_2 (C_i) e conseqüentemente, menor assimilação de carbono (A) interferindo na produtividade da planta. Já o estudo de Favaretto et al. (2011) relacionou o melhor estabelecimento das espécies pioneiras estudadas em condições de alta incidência solar com a maior atividade de superóxido dismutase (SOD) e altas taxas da eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) comparado às espécies tardias analisadas nas mesmas condições. Zhang et al. (2010) pesquisaram a atividade de enzimas antioxidantes em arroz submetidos a condições de baixa temperatura e alta radiação solar. Atividade da enzima SOD aumentou e atingiu atividade máxima em dois dias após a refrigeração do tratamento e a regreção foi lenta comparada ao primeiro estímulo da baixa temperatura. Martinez et al. (2001) também estudaram a atividade da enzima SOD em duas espécies de batatas andinas que diferem quanto a resistência à geadas, *Solanum curtilobum* (resistente à geadas) e *Solanum tuberosum* (sensível à geadas), que foram submetidas a estresse hídrico. Houve aumento significativo na atividade da SOD total em folhas de *S. curtilobum* expostas ao estresse hídrico. Em contraste, a atividade da SOD em plantas de *S. tuberosum* permaneceu inalterada. A maior atividade de SOD pode ser um mecanismo importante para explicar porque algumas batatas andinas como *S. curtilobum* são mais resistentes a estresses abióticos que *S. tuberosum*. Gao et al. (2008) analisaram a atividade de enzimas antioxidantes em mudas de *J. curcas* submetidas ao estresse salino. Os autores mostraram que o aumento da atividade da CAT somado às mudanças das atividades da SOD e POD, desempenham um importante papel protetor no processo de eliminação das EROs e o envolvimento ativo destas enzimas está relacionado, pelo menos em parte, ao estresse oxidativo induzido pela tolerância de *J. curcas* ao aumento da concentração de sal. Portanto, trabalhos que abordam o estresse ambiental são necessários para averiguar o potencial da espécie em restabelecer as atividades metabólicas referentes às de quando se encontram novamente em condições normais em relação ao seu meio.

2.4 Reidratação e pulsos de chuva

Como consequência das alterações ambientais (IPCC, 2007), podemos observar a diminuição da umidade do solo que pode levar ao aumento dos períodos de déficit hídrico,

principalmente nas regiões tropicais e afetar os biomas savânicos, com risco de agravar no futuro (SHEFFIELD; WOOD, 2008).

O padrão das precipitações não é normalmente distribuído, uma vez que a distribuição temporal das chuvas dentro de um ano ou até mesmo dentro de um mês é um dos fatores principais para as plantas. As primeiras chuvas após a época seca caem sobre o solo seco e poroso e são facilmente absorvidas (BLAIN, 2012). Como o solo é um reservatório que dificulta a saída da água, à medida que seca nos períodos em que o total de chuvas é menor que a evapotranspiração potencial, a água retida mais escassa e diminui capacidade de água disponível no solo. Com essas informações, o Balanço Hídrico Mensal (BHM) do solo permite inferir a evapotranspiração real, a deficiência ou excedente hídrico, e o total de água retida no solo em cada período. O balanço hídrico do solo tem por objetivo estabelecer a variação do armazenamento e, conseqüentemente, da disponibilidade de água no solo para a planta. Esta variação está intimamente ligada aos níveis de produtividade primária desse ecossistema (PEREIRA, 2005).

Conforme a maioria dos cenários de mudanças climáticas para as regiões que apresentam deficiência hídrica, a gravidade dos períodos de seca pode aumentar, bem como a frequência das secas mais severas. Portanto, a capacidade de superar o período limitante de água e posterior habilidade para rápida recuperação após primeiras chuvas, são características adaptativas das espécies vegetais encontradas principalmente nestas regiões (VAZ et al., 2010).

A capacidade de reidratação, sem prejuízo pode ser considerada como parte da tolerância à dessecação (GASPAR et al., 2002). A recuperação é um componente importante da resposta das plantas, e no caso particular da seca, o balanço de carbono depende não só da taxa e o grau do declínio fotossintético em deficiência hídrica, mas também sobre a capacidade da recuperação fotossintética após fornecimento de água. O restabelecimento da eficiência bioquímica pode ser considerado através da elevada resiliência do aparato fotossintético nas espécies em condições de seca. (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SAPETA et al., 2013).

Sullivan e Eastin (1974) discutiram a diferença entre as espécies vegetais quanto às respostas fisiológicas frente ao déficit hídrico e a posterior reidratação, como por exemplo, os estômatos de folhas de sorgo mantiveram-se abertos todos os dias mesmo durante estresse hídrico severo, enquanto que os estômatos em milho ficaram abertos apenas durante curto período na manhã também em estresse hídrico severo. Quando houve a disponibilidade de água novamente, a atividade dos estômatos do sorgo voltou ao normal mais rápido do que em

milho. Os autores também notaram em cevada que as atividades de nitrato redutase e PEP carboxilase diminuíram com o déficit hídrico e com a reidratação, as atividades de nitrato redutase e PEP carboxilase recuperaram completamente 24 horas após a disponibilidade hídrica. Vaz et al. (2010) analisaram *Quercus ilex* L. e *Quercus suber* L. por dois anos em local de clima temperado mediterrâneo. Os autores examinaram a capacidade de restabelecimento dos aspectos fisiológicos com a reidratação das espécies após os períodos de seca. As duas espécies apresentaram recuperação do potencial água foliar e na condutância estomática com a reidratação das chuvas de outono, posterior ao período de seca do verão, atingindo valores semelhantes aos observados na primavera que antecedeu ao outono. Também exibiram recuperação da eficiência bioquímica, demonstrando a elevada capacidade de resistência do aparelho fotossintético em condições de seca no verão nestas espécies. As espécies mostraram notável capacidade de recuperação da taxa fotossintética. Conseqüentemente, a atividade da enzima de carboxilação (Rubisco), e a estimativa da taxa máxima de carboxilação ($V_{\text{cmáx}}$) foram maiores na recuperação do outono do que na seca do verão antecedente. Sapeta et al. (2013) notaram recuperação completa na assimilação de carbono (A), condutância estomática (g_s), Taxa de transporte de elétrons (ETR) e Rendimento quântico do fotossistema II (ΦPSII) em *Jatropha curcas* L. ao fim de 24 horas após a reidratação em plantas submetidas ao estresse hídrico moderado, referente a 15% da capacidade de campo do vaso.

Varone et al. (2012) comparam as respostas fisiológicas ao estresse hídrico e recuperação de plântulas e mudas (1 ano e 3 a 4 anos, respectivamente) de três diferentes espécies do Mediterrâneo (*Olea europaea* var. *Sylvestris*, *Rhamnus alaternus* e *Cneorum tricoccon*). Durante o estresse hídrico, assimilação diminuiu lentamente em plântulas das espécies devido às limitações estomáticas, enquanto que em mudas diminuiu mais rápido, associado principalmente às limitações não estomáticas (por exemplo, o ETR). Após a reidratação, as plântulas das espécies recuperaram o máximo de assimilação dentro de alguns dias, enquanto que a recuperação em mudas foi lenta e incompleta. Elsheery e Cao (2008) analisaram mudas de dois cultivares de manga (*Mangifera indica* L. var. “Choke Anand” e var. “Khieo Sawoei”) com menos de 50% de luz solar e plantas em pleno sol, os dois tratamentos foram submetidos a déficit hídrico. O efeito do estresse hídrico foi mais pronunciado em plantas de pleno sol do que as plantas com 50% da luz solar. Após a reidratação, a recuperação foi relativamente mais rápida em cultivo de “Choke Anand” do que “Khieo Sawoei”. Ambos os cultivares, tanto em 50% de luz ou em pleno sol, apresentaram recuperação nas reações fotoquímicas cinco dias após da reidratação, mas não exibiram

recuperação completa indicado pelas taxas de trocas gasosas. Portanto a capacidade de superar o período de estiagem e a capacidade para recuperação rápida após a disponibilidade hídrica novamente, são características adaptativas importantes das espécies que sobrevivem em ambientes sazonais como o Cerrado.

3. Hipóteses

Após o estudo do referencial bibliográfico existente sobre o assunto e, seguindo as delimitações científicas propostas pelas perguntas biológicas, podemos testar as seguintes hipóteses no presente trabalho:

- ✓ O status hídrico deve ser mantido em condições estressantes na espécie em estudo.
- ✓ As respostas aos pulsos de chuva (cap. 1) e a reidratação controlada (cap. 2) devem ser rápidas e eficientes possibilitando a retomada das funções fisiológicas.
- ✓ A etapa fotoquímica da fotossíntese não responde prontamente aos pulsos de chuva devido a interação com outros fatores ambientais.

4. Objetivos

- ✓ Avaliar o desempenho ecofisiológico de *Copaifera langsdorffii* Desf. no Cerrado e em casa de vegetação de acordo com a variação hídrica;
- ✓ Avaliar as relações hídricas, eficiência fotoquímica e atuação das enzimas antioxidantes em *C. langsdorffii* nas diferentes condições hídricas.

Capítulo 1 - EFEITO DOS PULSOS DE CHUVA NAS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE *Copaifera langsdorffii* Desf. NO CERRADO

Resumo – Este estudo teve como objetivo comparar os aspectos ecofisiológicos da *Copaifera langsdorffii* Desf através das relações hídricas, parâmetros da fluorescência da clorofila *a* e atividades enzimáticas nos indivíduos arbóreos de acordo com a sazonalidade do Cerrado. As avaliações foram feitas na época úmida, final de época seca e após os primeiros pulsos de chuva depois da estiagem (reidratação). O Balanço Hídrico Mensal (BMH) apontou o período de deficiência hídrica no solo na época seca em que não houve precipitação. O ambiente também apresentou alterações no déficit pressão de vapor (DPV) com aumento 96% na época seca em *midday* comparado com a época úmida anterior e se manteve constante no mês seguinte mesmo com os primeiros pulsos de chuva. O conteúdo relativo de água (CRA) apresentou diferença significativa entre a época úmida e época seca subsequente, também com as precipitações após a estiagem, com 47% de CRA na época seca para 73% após os primeiros pulsos de chuva em *midday*. O potencial água (Ψ_w) foliar não alterou significativamente entre a época úmida e a seca no *predawn*, sugerindo reidratação noturna dos tecidos foliares quando a perda de água por transpiração é quase zero, mesmo na época seca. A condutância estomática (g_s) apresentou queda em seus valores não respondendo a disponibilidade hídrica. Em relação a eficiência fotoquímica, a espécie apresentou fotoinibição dinâmica, com baixos valores de Fv/Fm em *midday* após o primeiro pulso de chuva quando o ambiente foi alterado com a presença da precipitação. Os parâmetros ETR, qP e NPQ seguiram as alterações de Fv/Fm, onde qP e ETR apresentaram queda significativa. As análises dos extratos enzimáticos indicaram que a enzima mais responsiva às alterações ambientais é a catalase (CAT) com maior atividade seguida a estiagem, mas diminui a atividade com o acúmulo da precipitação. A espécie superou ao período de déficit hídrico com mecanismos de controle da perda da água. Houve sinais de fotoinibição, porém o aparato fotossintético não foi danificado.

Palavras- chave: Sazonalidade, déficit hídrico, relações hídricas, fluorescência da clorofila.

Chapter 1 - EFFECT OF PULSES OF RAIN ON ECOPHYSIOLOGICAL RESPONSES OF *Copaifera langsdorffii* Desf. IN CERRADO

Abstract – This study aimed to compare the ecophysiological aspects of *Copaifera langsdorffii* Desf through the water relations, chlorophyll fluorescence parameters and enzyme activity in individual trees according to the seasonality of the Cerrado. Evaluations were made during the wet season, late dry season and after the first pulses of rain after drought (rewatering). The Monthly Water Balance (BMH) was the period of soil water deficit during the dry season when there was no precipitation. The environment also showed changes in vapor pressure deficit (VPD) increased with 96% during the dry season at midday compared to the previous wet season and remained constant in the following month even with the first pulses of rain. The relative water content (CRA) showed a significant difference between the wet season and dry season onward, also with rainfall after drought, with 47% of CRA during the dry season to 73% after the first pulses of rain in midday. The water potential (Ψ_w) leaf did not change significantly between the wet season and drought in the predawn, suggesting rehydration night of leaf tissues when water loss through transpiration is almost zero, even during the dry season. The stomatal conductance (g_s) decreased in their values are not responding to water availability. Compared the photochemical efficiency, the species showed dynamic photoinhibition, with low values of Fv/Fm at midday after the first pulse of rain when the environment has changed with the presence of precipitation. The parameters ETR, qP and NPQ followed changes in Fv/Fm, where qP and ETR decreased significantly. Analyses of enzyme extract indicated that the enzyme more responsive to environmental changes is the catalase (CAT) with greater activity then the drought, but the activity decreases with the accumulation of precipitation. The species overcame the period of drought control mechanisms of water loss. There were signs of photoinhibition, but the photosynthetic apparatus was not damaged.

Keywords: Seasonality, water deficit, water relations, chlorophyll fluorescence.

Introdução

Com o aumento dos períodos de estiagem e a população em crescimento, a água se tornará um bem ainda mais escasso em um futuro próximo. A melhor compreensão dos efeitos da seca em plantas é vital para prever o destino dos recursos naturais e da vegetação nas mudanças climáticas. No entanto, ainda é insuficiente o conhecimento sobre os mecanismos fisiológicos para avaliar as respostas das plantas nativas em habitats naturais, onde as interações são complexas e ocorre a combinação de diferentes tipos de estresse ao mesmo tempo (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003).

Uma das grandes forças que modela a estrutura e função das plantas é o estresse ambiental. Muitos fatores ambientais (biótico e abiótico), os quais oscilam frequentemente, estão associados aos processos metabólicos das plantas. Como por exemplo, a variação de luz, que fornece energia para a fotossíntese, tem efeitos imediatos no metabolismo enquanto que a deficiência hídrica tem efeitos indiretos, diminui a condutância estomática e, conseqüentemente, limita entrada de CO₂, alterando o balanço entre a fotossíntese e fotorrespiração (SULLIVAN; EASTIN, 1974; SMIRNOFF, 1993; CHAVES et al., 2002; GASPAR et al., 2002; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; ZHANG et al., 2010; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013).

As condições ambientais existentes no Cerrado, como o importante contraste sazonal entre a época seca (abril a setembro) e úmida (outubro a março) somada aos períodos de deficiência hídrica, às características geomorfológicas e alta incidência solar, colaboram para diversificadas respostas fisiológicas das espécies vegetais que nele habitam (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002). Por ocupar grande extensão territorial e apresentar variação climática e geomorfológica, o Cerrado apresenta uma série de fisionomias que diferem quanto à estrutura e composição florística (COUTINHO, 2002). O Cerrado no presente estudo recebe duas vezes mais chuva que outras regiões favorecendo o estabelecimento das espécies que não estão ajustadas a longos períodos de déficit hídrico. As árvores do Cerrado possuem um sistema radicular bem desenvolvido que atinge camadas mais profundas do solo fato que facilita a obtenção de água. Isto permite a sobrevivência da planta durante o período seco e atividade fotossintética ao longo do ano todo (HABERMANN; BRESSAN, 2011; MAILLARD; COSTA-PEREIRA, 2011).

A distribuição temporal das chuvas dentro de um ano ou até mesmo dentro de um mês é um dos fatores principais que caracterizam as respostas das plantas na chegada da época úmida. As primeiras chuvas após a época seca são facilmente absorvidas pelo solo seco e poroso (BLAIN, 2012). As características do solo no período de transição entre época seca e

úmida dificultam o movimento de água na medida em que o acúmulo de precipitação de chuvas passa a ser menor que a evapotranspiração potencial, conseqüentemente ocorrendo a diminuição da água disponível no solo. Tais alterações ocorrem devido a variação do padrão de chuvas e tempo de manutenção do período de seca que influenciam a disponibilidade de água no solo obedecendo as características sazonais do ambiente (RIBEIRO et al., 2006). Com essas informações, o Balanço Hídrico Mensal (BHM) do solo permite inferir a evapotranspiração real, a deficiência ou excedente hídrico, e o total de água retida no solo em cada período. O balanço hídrico do solo tem por objetivo estabelecer a variação do armazenamento e, conseqüentemente, da disponibilidade de água no solo para a planta (PEREIRA, 2005). Segundo Veiga e Habermann (2013) a disponibilidade de água no solo é um importante fator de distribuição das espécies em diferentes fisionomias do Cerrado. Assim como a radiação solar e de temperatura também são fatores ambientais fundamentais que afetam o metabolismo das plantas quando bem hidratadas (RIBEIRO et al., 2009), também são importantes fatores que influenciam na distribuição das espécies.

Sullivan e Eastin (1974) indicam que os estudos sobre respostas fisiológicas das plantas ao estresse hídrico, encontram questões muito complexas e podem mudar com o grau e tempo de exposição ao fator estressante, estágio de maturidade e a exposição prévia de um estresse ambiental. A capacidade de reidratação, sem prejuízo pode ser considerada como parte da tolerância à dessecação (GASPAR et al., 2002). A recuperação com a reidratação após a estiagem é um componente importante da resposta das plantas, e no caso particular da seca, o balanço de carbono depende não só da taxa e do grau do declínio fotossintético em deficiência hídrica, mas também da capacidade da recuperação fotossintética após fornecimento de água. O restabelecimento da eficiência bioquímica pode ser considerado através da elevada resiliência do aparato fotossintético nas espécies em condições de seca. (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SAPETA et al., 2013).

Dentre as espécies presentes neste contexto do Cerrado, a *Copaifera langsdorffii* Desf. possui capacidade de alterar a alocação de biomassa entre parte aérea e subterrânea de acordo com o estresse hídrico e disponibilidade de luz, isso explica em parte porque *C. langsdorffii* é uma das espécies mais importantes no Cerrado (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2009). *C. langsdorffii* apresenta folhas com mecanismos fisiológicos e adaptação morfológica que permitem a espécie superar a variação da distribuição da luz e estresse hídrico sazonal presentes nas diferentes fisionomias (CASTRO et al., 1999).

As análises das características ecofisiológicas nas estações contrastantes do Cerrado tornarão possível explicar a marcada tolerância aos estresses ambientais e a ampla

distribuição geográfica de *C. langsdorffii* em diferentes tipos de vegetação. Assim, tendo em vista a potencial plasticidade da espécie aos ajustes ambientais, podemos hipotetizar que o status hídrico não é alterado na época seca e, que as respostas aos pulsos de chuva são responsáveis pela manutenção do balanço hídrico e equilíbrio bioquímico das etapas fotoquímicas da fotossíntese. Para tanto, os objetivos deste trabalho são: i) acompanhar as respostas fisiológicas da época seca situada entre duas épocas úmidas; ii) determinar quais variáveis fisiológicas respondem aos pulsos de chuva da estação úmida; iii) relacionar os ajustes hídricos e bioquímicos com a capacidade de ajuste da espécie.

Material e métodos

Área de estudo e coletas

O Cerrado do Estado de São Paulo merece atenção, pois é bastante peculiar, situando-se no limite sul da ocorrência do seu limite fitogeográfico, sujeito a geadas e apresenta duração do período seco menor que no Cerrado do Planalto Central (DURIGAN et al. 2004a). A região do Médio Paranapanema onde se localiza o Município de Pratânia apresenta 8,1% de vegetação nativa (SMA, 2013), incluindo formas campestre e florestal de Cerrado, floresta estacional semidecídua, matas ciliares e vegetação ecotonal cerrado/floresta estacional semidecídua (DURIGAN et al. 2004b). O município de Pratânia situa-se na região centro-oeste do Estado de São Paulo, havendo poucas informações a respeito dos remanescentes vegetacionais ali existentes.

A área de estudo está localizada no fragmento de Cerrado com área de 180 ha, na Fazenda Palmeira da Serra, pertencente ao município de Pratânia, estado de São Paulo, Brasil. Com latitude 22°48'30" Sul e longitude 48°39'58" Oeste e altitude de 697 m (Figura 1). A fisionomia da área de estudo é caracterizada como Cerradão. O clima do município, segundo a classificação de Köppen, caracteriza-se como Cwa, isto é, clima temperado úmido com inverno seco e verão quente; com temperatura média anual de 20,8°C e a precipitação anual de aproximadamente 1.400 mm (CEPAGRI 2013). Os dados meteorológicos foram coletados na Base Meteorológica da Fazenda Experimental São Manuel, localizada no município de São Manoel, estado de São Paulo, Brasil, pertencente à Faculdade de Ciências Agrônomicas (FCA) da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Câmpus de Botucatu/SP. Localizado a de latitude 22° 46' Sul, de longitude 48° 34' Oeste e altitude de 740 m. Com a distância de 20 km do fragmento (Figura 3). Através dos dados ambientais coletados foi elaborado o Balanço

hídrico mensal do solo de acordo com Thornthwaite e Mather (1955), para servir como base para uma classificação climática.



Figura 2 – Fragmento do Cerrado estudado da Fazenda Palmeira da Serra, Pratânia/SP (imagem: Google Earth, 2013).



Figura 3 – Distância entre o fragmento de Cerrado estudado da Fazenda Palmeira da Serra, Pratânia/SP e a Base meteorológica da Fazenda Experimental de São Manuel, São Manoel/SP (imagem: Google Earth, 2013).

As coletas se distribuíram ao longo do ano de 2012. Dividiram-se em época úmida e seca com posterior reidratação novamente na época úmida. Ao final da época úmida 21/03, final de época seca 13/09 e sequente reidratação com os pulsos de chuvas acumulados nos dias 26/09, 10/10 e 21/11.

Material vegetal

Três indivíduos arbóreos de *Copaifera langsdorffii* Desf. localizados na borda do fragmentos. Os três exemplares com mais de 6m de altura.



Figura 4 – Borda do fragmento de Cerrado onde se localizam os exemplares de *C. langsdorffii* analisados (imagem: Google Earth, 2013).



Figura 5 – Indivíduo estudado de *Copaifera langsdorffii* Desf. localizado na borda do fragmento (Imagem: Portella, R.O. 2012).

Déficit pressão de vapor

Os dados de déficit pressão de vapor (DPV, KPa) seguindo os cálculos de Jones (1992).

$$DPV = 0,61137e^t * \left(1 - \frac{UR}{100}\right)$$

Em que t é calculado pela equação:

$$t = \frac{17,502 * (T_{AR})}{240,97 + T_{AR}}$$

Condutância Estomática

As medições da condutância estomática (g_s , mmol/m²s) foram efetuadas utilizando-se de um porômetro em estado de equilíbrio dinâmico Leaf Porometer Modelo SC-1 (Decagon/EUA). Foram selecionadas folhas completamente expandidas e expostas para realizar medidas. As análises aconteceram respeitando os mesmos horários de *predawn* (6 horas), *midday* (12 horas) e *afternoon* (17 horas).

Fluorescência da clorofila a

Foram selecionadas folhas completamente expandidas e expostas para realizar medidas das variáveis da fluorescência da clorofila a , avaliadas com auxílio de um fluorômetro PAM – Junior, Chlorophyll – Fluorometer (WALZ/Alemanha). Diversas variáveis fotoquímicas foram calculadas com base em parâmetros de fluorescência da clorofila a : a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), rendimento quântico efetivo do Φ_{PSII} ($\Phi_{PSII} = \Delta F/F_m'$) medido de acordo com Genty et al. (1989), taxa de transporte de elétrons ($ETR = \Delta F/F_m' \times DFFF \times 0,5 \times 0,84$), dissipação fotoquímica [$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$] e dissipação não-fotoquímica [$NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$] (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Para a estimativa ETR, 0,5 foi usada como a fração de energia de excitação distribuída entre os fotossistemas, e 0,84 como a fração de absorção de luz (BAKER, 2008). As amostras das folhas foram cobertas com papel alumínio mantidas no escuro durante aproximadamente 30 minutos. A intensidade da curva de luz chega até 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ de DFFF (Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos). Os parâmetros da fluorescência da clorofila a foram aferidos através do fluorômetro nos horários de *predawn* (6 horas), *midday* (12 horas) e *afternoon* (17 horas), a fim verificar a porcentagem de alteração na fluorescência emitida com mínima e máxima exposição da planta a luz durante o dia (XU et al, 2008;. YANG; WANG; MIAO, 2010).

Potencial água foliar e do solo

O potencial da água foliar ($\Psi_{w \text{ folha}}$, MPa) foi medido através das folhas que foram coletadas e posteriormente analisadas em Analisador de Potencial Água com Controlador de Temperatura, WP4-T (Decagon/ EUA). As análises aconteceram logo após a coleta do material biológico, nos horários de *predawn* (Ψ_{pd}) 6 horas, *midday* (Ψ_{md}) 12 horas e ao *afternoon* (Ψ_{af}) 17 horas a fim de verificar uma possível recuperação ou acúmulo de estresse hídrico ao fim do dia. O potencial da água do solo ($\Psi_{w \text{ solo}}$, MPa) foi aferido através das amostras do solo foram coletadas e posteriormente analisadas no mesmo equipamento. As análises aconteceram logo após a coleta do material biológico, nos horários de *predawn* e *midday*.

Conteúdo relativo de água

As folhas completamente expandidas e expostas foram amostradas para determinar o conteúdo relativo de água da folha (CRA, %). Duas folhas de cada planta tiveram seus limbos cortados em forma de retângulo e pesados imediatamente para obtenção do peso fresco (PF). Em seguida as amostras foram colocadas em placas de Petri, com papel de filtro, imersos em água deionizada e acondicionados por 24 horas a 5°C para reidratação de acordo com Elsheery e Cao (2008). Após esse período as amostras foram pesadas obtendo o peso turgido (PT) e em seguida levadas a estufa (temperatura $\approx 60^\circ\text{C}$ até peso constante) para obtenção de peso seco (PS) das amostras. Foi utilizada balança de precisão de 0,0001 g para determinação dos pesos fresco, turgido e seco. A determinação do CRA foi feita de acordo com Smart e Bingham (1974), utilizando-se a fórmula:

$$CRA (\%) = \frac{(PF - PS)}{(PT - PS)} * 100$$

Obtenção das atividades enzimáticas

Os dados das atividades enzimáticas foram coletados nas três últimas coletas (26/09, 10/10 e 21/11) referentes aos dados de reidratação da *C. langsdorffi* após o período de estiagem. Sendo o Dia 1 de coleta (26/09), como a atividade enzimática de acordo com o primeiro pulso de chuva e assim sucessivamente de acordo com o acúmulo da precipitação com os Dias 2 (10/10) e Dia 3 (21/11) de coleta de dados das enzimas antioxidantes. Os extratos enzimáticos foram obtidos conforme o método descrito por Ekler, Dutka e Stephenson (1993). Foram utilizados 200mg de material (folha). As amostras foram homogeneizadas com a utilização de almofariz gelado, em 5 mL de tampão gelado TRIS-HCl

0,2 mol.L⁻¹ pH 7,8 contendo 1 mmol.L⁻¹ de EDTA e 7,5% (peso.volume⁻¹) de polivinilpirrolidona e uma pequena quantidade de areia previamente lavada e esterilizada. O homogeneizado foi centrifugado a 14.000 x g por 20 minutos a 4°C. O sobrenadante obtido de cada amostra foi coletado e armazenado em freezer a -20°C para posterior determinação da atividade das enzimas SOD (BEAUCHAMP e FRIDOVICH, 1971), CAT (BOR et al., 2003) e POD (TEISSEIRE e GUY, 2000), bem como dos teores de proteínas solúveis.

Análise dos dados

As coletas em campo foram realizadas ao final da época úmida (março), da época seca (setembro) e nos primeiros pulsos de chuva (setembro, outubro e novembro) como fator de reidratação ao longo do ano de 2012. Todas as médias foram submetidas à análise de variância ANOVA e posteriormente feito o teste Tukey com valor de significância a 5% entre as médias.

Resultados

Dados ambientais

As avaliações foram realizadas ao final da época úmida (utilizando os dados obtidos em 21/03) e ao final da época seca (utilizando os dados obtidos em 13/09). A transição da época seca para o retorno da época úmida foi monitorada de modo a detectar os primeiros pulsos de chuva e o aumento do acúmulo da precipitação pluviométrica (dados obtidos em 26/09, 10/10 e 21/11). A caracterização das duas épocas úmidas que delimitam o período de seca sazonal do Cerrado foi importante para definir a situação hídrica controle no referido estudo.

O acúmulo de precipitação no mês de março antes da primeira análise foi de 437.30mm de chuva somados em 61 dias antecedentes, similar ao intervalo de dias entre primeira até a segunda análise que já se refere á estiagem (Tabela 2). A coleta de 13/09 ocorreu no 62° dia de estiagem. Depois de 68 dias sem chuva, as precipitações totalizaram 94.5mm até a coleta do dia 26/09. Seguindo o montante de chuvas, na segunda coleta de reidratação, somou-se 105.5mm de chuva e na terceira coleta, 284.8mm (Figura 6). Para interpretar o efeito da precipitação nos aspectos ecofisiológicos analisados, foi elaborado uma média dos milímetros de chuva acumulados por dia, através distribuição da precipitação pelos períodos das análises, usando a soma da precipitação dividida pelos dias de intervalo entre as coletas (Tabela 2).

Os dados do Balanço Hídrico Mensal do solo foram calculados de acordo com Thornthwaite e Mather (1955), com as variáveis ambientais disponibilizadas pela Base Experimental de São Manuel/SP, situada a 20 km do fragmento de Cerrado. No gráfico os valores apontaram situação de deficiência de água no solo apenas no período de estiagem no mês de agosto e início de setembro (que não houve precipitação). Após o pulso de chuva em meados de setembro, a disponibilidade de água no solo retorna para o nível acima com água excedente (Figura 8).

O déficit pressão de vapor (DPV) apresentou diferença significativa entre todos os dias e períodos (Tabela 3). Ocorreu o aumento de 96% na época seca no *midday*, com 1,74 ($\pm 0,05$) KPa na época úmida para 3,40 ($\pm 0,04$) KPa na época seca. Com os primeiros pulsos de chuva, o DPV no *midday* caiu 77% em relação a época seca ($0,79 \pm 0,04$ KPa), respondendo imediatamente as alterações ambientais com a chegada da precipitação.

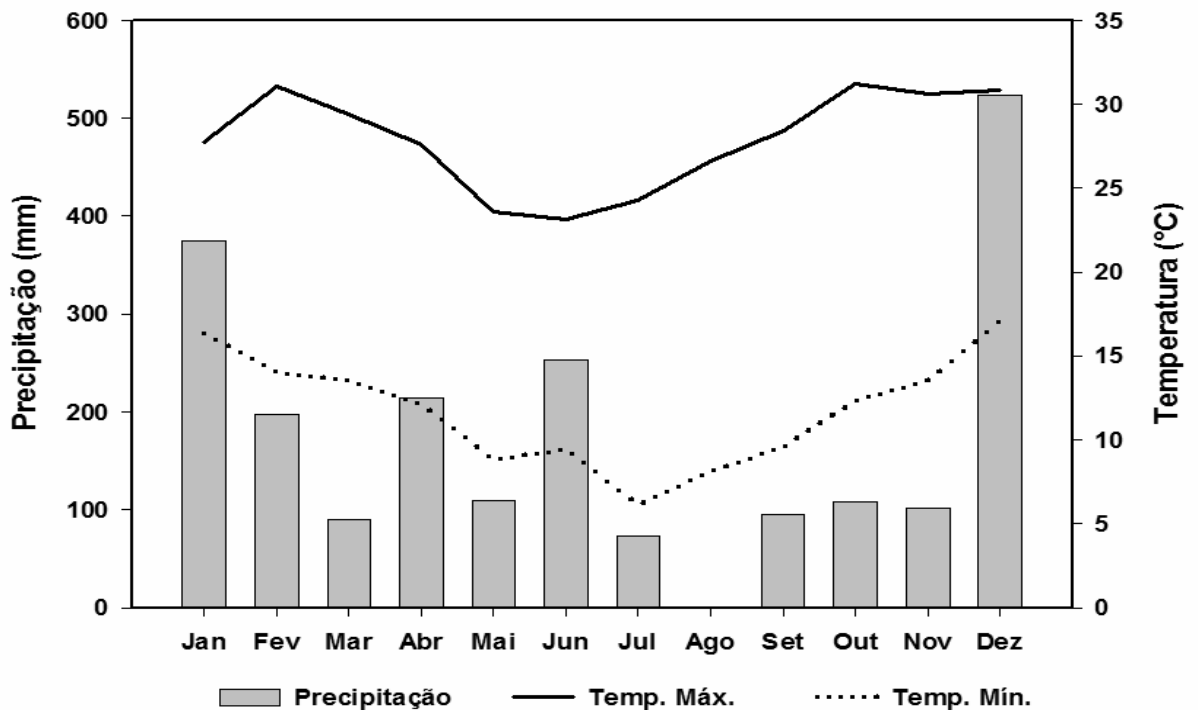
Tabela 1 – Dados ambientais coletados no fragmento de Cerrado no Município de Pratânia/SP. Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (**DFFF**), Umidade relativa do ar (**UR_{ar}**), Temperatura do ar (**T_{ar}**) e Potencial água do solo (**$\Psi_{w\ solo}$**).

Dados ambientais		21/03	13/09	26/09	10/10	21/11
DFFF ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	Mín.	391	40	14	410	588
	Máx.	2014	1628	2453	1461	2160
UR_{ar} (%)	Mín.	55.4	47.9	40.3	40.0	38.9
	Máx.	78.7	68.2	82.6	63.2	79.1
T_{ar} (°C)	Mín.	20.4	22.4	13.7	21.7	19.0
	Máx.	31.4	34.4	23.6	37.5	37.9
$\Psi_{w\ solo}$ (MPa)	Mín.	-0,005	-2,60	-0,006	-0,005	-0,10
	Máx.	-0,005	-3,37	-0,013	-0,013	-0,34

Valores mínimo (**Mín.**) e máximo (**Máx.**) referentes às médias diárias nos três diferentes períodos do dia de cada coleta, no *predawn* (6:00h), *midday* (12:00h) e *afternoon* (17:00h).

Tabela 2 – Média de milímetros de chuva distribuídos pelos dias de análise.

PERÍODO (dia/mês/2012)	INTERVALO (nº dias)	ACUMULADO (mm)	PULSO DE CHUVA (mm/dia)	ÉPOCA	
1	20/01 – 20/03	61	437.30	7.2	Úmida
2	15/07 – 13/09	61	0	0	Seca
3	14/09 – 26/09	13	94.50	7.3	Úmida
4	14/09 – 10/10	27	105.50	3.9	Úmida
5	14/09 – 21/11	69	284.80	4.1	Úmida

**Figura 6** – Dados meteorológicos em relação aos meses do ano de 2012 pertencentes ao fragmento de Cerrado no Município de Pratânia/SP obtidos da Base Experimental de São Manuel. Precipitação (mm) e Temperatura (°C) - Máxima (Máx.) e Mínima (Min.).

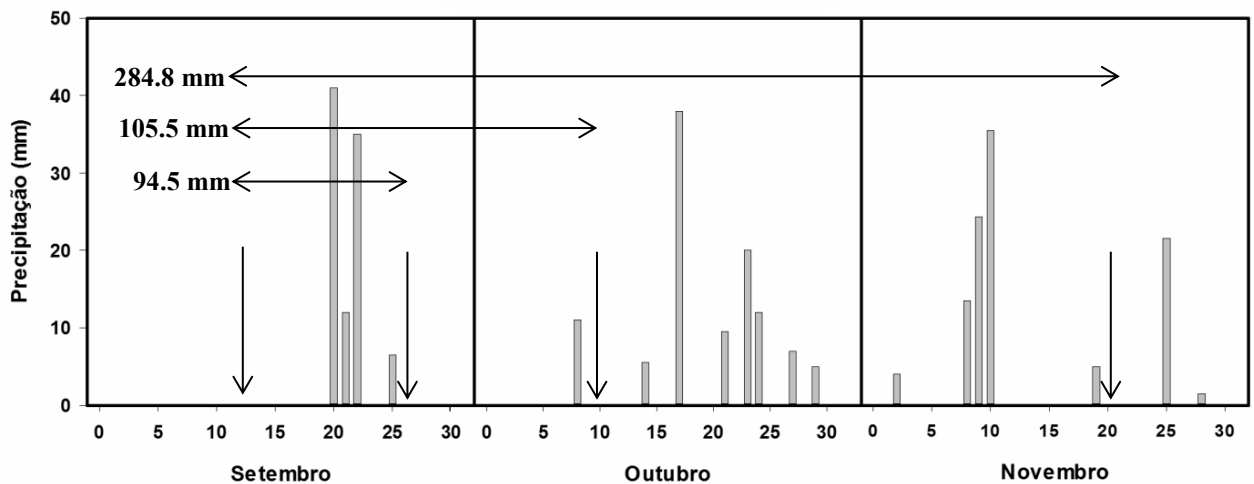


Figura 7 – Dados de precipitação por dia após a época de estiagem referente as avaliações de seca e dos primeiros pulsos de chuva. Dias de coleta indicados pela seta.

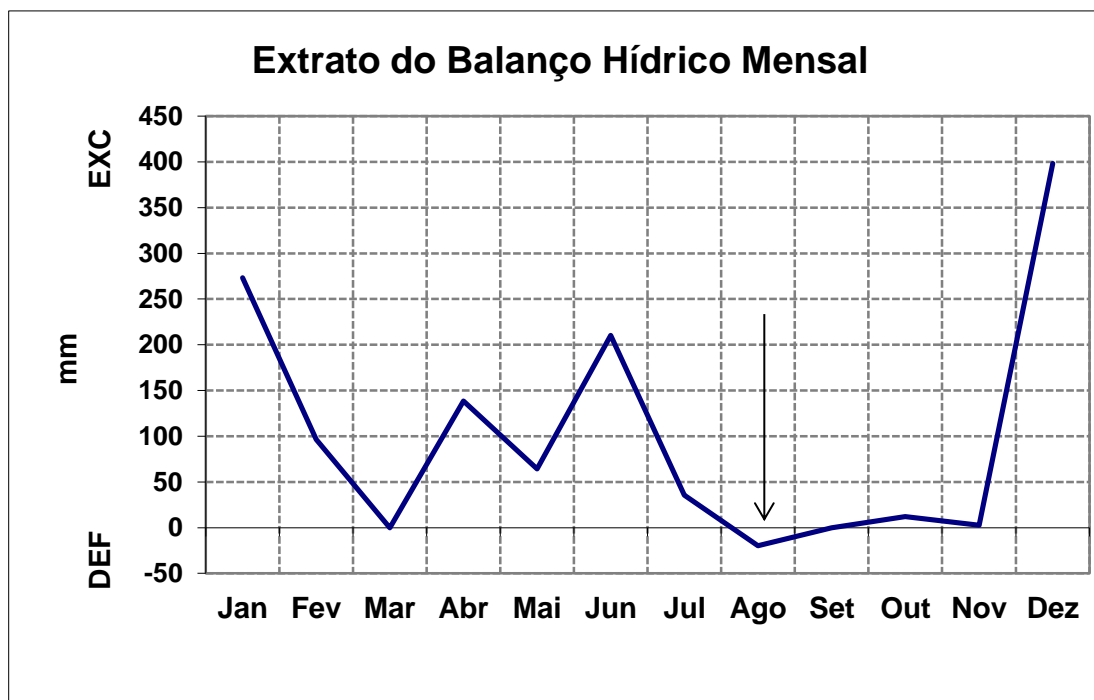


Figura 8 – Balanço hídrico mensal do ano de 2012 de acordo com Thornthwaite e Mather (1955). **mm** – Precipitação. **DEF** – Deficiência. **EXC** – Excedente. Período de estiagem indicado pela seta.

Relações hídricas

Na Figura 9A mostra acúmulo de precipitação no período e as médias do pulso de chuva distribuídas pelos dias de estudo. Essa distribuição indica que apesar do acúmulo da precipitação ocorrer de forma crescente, o padrão dos pulsos de chuva indica o pico de maior quantidade de chuva/dia caracterizando o início da época úmida. Após este período, mesmo

com maior acúmulo de precipitação, a média do pulso de chuva manteve-se constante entre os dias.

O conteúdo relativo de água (CRA) apresentou redução significativa de 63% na época úmida para 47% na época seca no *midday* (MD) (Figura 9B). No *predawn* (PD) os valores de CRA obtidos nas épocas úmidas diferiram da época seca. O Ψ_w foliar não apresentou diferença significativa em PD ao longo das avaliações feitas nas épocas úmidas e seca (Figura 9C). Houve alterações significativas em MD nas avaliações realizadas após o primeiro pulso de chuva e entre o final da época úmida e final da época seca. O Ψ_w foliar no período de *afternoon* (AF) também não diferiu entre o final da época úmida e o final da época seca. (Tabela 3). Em MD, o Ψ_w do solo respondeu prontamente a precipitação e manteve elevados valores após o primeiro pulso de chuva da época úmida (Tabela 1).

A condutância estomática apresentou queda de 65,54% em PD na época seca em relação à época úmida precedente (Figura 9D) mantendo os mesmos valores até o final do período avaliado. Em MD ocorreu diminuição de apenas 27% da época úmida para época seca, e mesmo após o primeiro pulso de chuva, g_s em MD manteve a tendência de queda em 58% em relação a época seca.

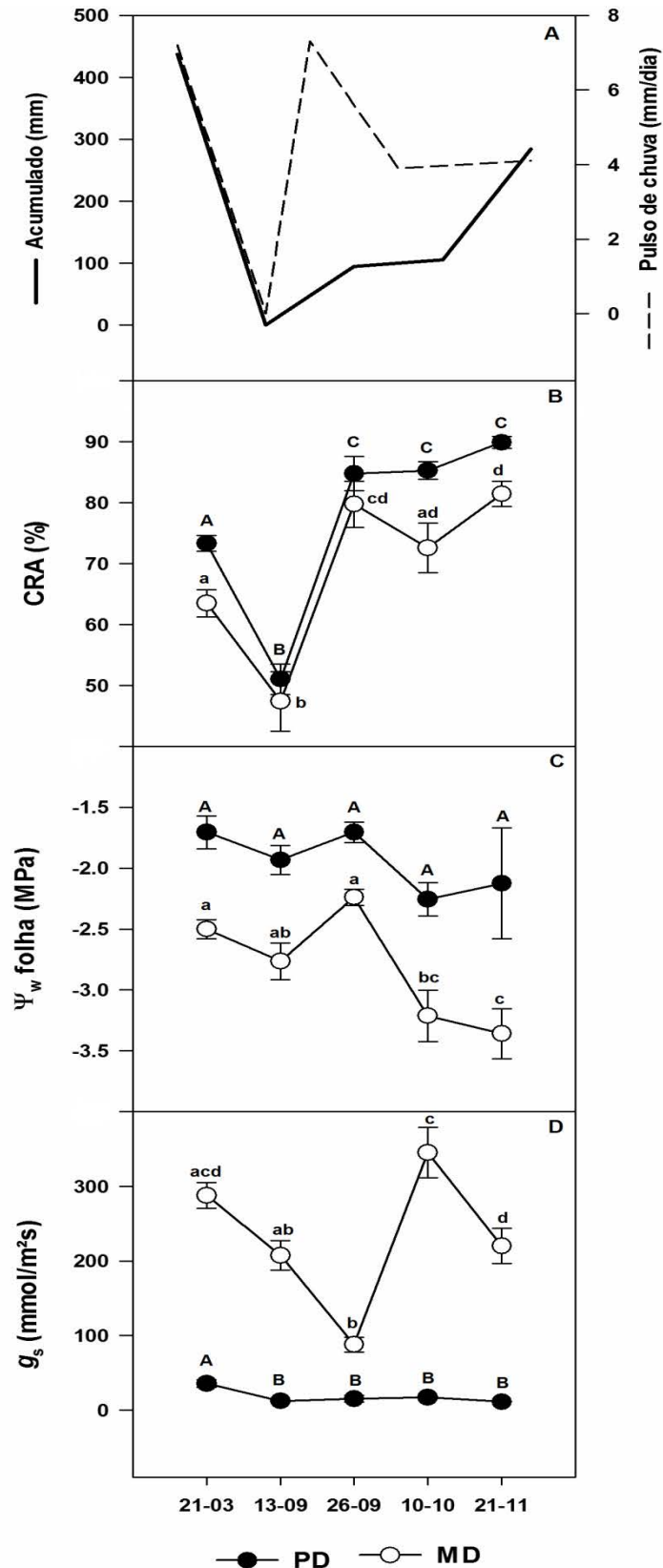


Figura 9 – A. Precipitação dividida em: **Acumulado** (mm) – soma da precipitação entre o intervalo das análises. **Pulso de chuva** (mm/dia) precipitação distribuída pelos dias de análise. **B.** Conteúdo Relativo de Água – **CRA** (%). **C.** Condutância estomática – g_s (mmol/m²s). **D.** Potencial água da folha – Ψ_w folha (MPa). Dados de *Copiifera langsdorffii* Desf. nos dias de análises ao longo do ano de 2012 em relação aos horários do dia *predawn* 6h00 (**PD**) e *midday* 12h00 (**MD**). Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%. Letras maiúsculas referentes ao PD e letras minúsculas referentes ao MD.

Fluorescência da clorofila *a*

A eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) não apresentou diferença significativa entre o final da época seca e o primeiro pulso de chuva (Figura 10A). Da mesma forma, o final da época úmida não diferiu estatisticamente do final da época seca. Porém, a eficiência quântica máxima apresentou diferença entre o final da época úmida e o primeiro pulso de chuva. No período posterior ao pulso de chuva, em que ocorre o acúmulo de precipitação, em MD, foi possível observar a tendência de fotoinibição em função dos valores encontrados ($0,711 \pm 0,02$ em 26/09; $0,748 \pm 0,01$ em 10/10; $0,737 \pm 0,01$ em 21/11). Em AF, após o pulso de chuva os valores de F_v/F_m apresentaram queda significativa em relação aos outros dias, com indicação de fotoinibição $0,739 (\pm 0,01)$ (Tabela 3).

A taxa de transporte de elétrons (ETR) apresentou o mesmo comportamento dos dados de F_v/F_m em PD e MD com queda nos valores após o primeiro pulso de chuva com diferença estatística em relação as outras épocas (Figura 10B). Em AF os dados da época seca não alterou significativamente do primeiro pulso de chuva, mas apresentou diferença significativa em relação aos dias seguintes deste pulso (Tabela 3). A dissipação fotoquímica (qP) foi semelhante ao ETR, com queda significativa após o pulso de chuva inicial da época úmida em relação as outras épocas monitoradas, tanto em PD quanto em MD (Figura 10C). Em AF, qP apresenta valores semelhantes a época seca e o período subsequente ao pulso de chuva (Tabela 3).

A dissipação não-fotoquímica (NPQ) não apresentou diferença significativa em PD e MD (Figura 10D) mesmo com a presença do pulso de chuva (Figura 9A). No entanto, somente em AF, houve diferença significativa entre o final da época seca o primeiro pulso de chuva, com diminuição em até 40% de NPQ. Embora as épocas úmidas sejam caracterizadas pelo aumento da precipitação, a comparação ente elas indica que a época úmida observada no final do ano apresentou aumento de até 50% de NPQ em relação os dados do início do ano. (Tabela 3).

A curva de luz do rendimento quântico efetivo do PSII ($\Delta F/F_m'$) em MD apresentou os menores valores após o primeiro pulso de chuva. No entanto, nos dias subsequentes maiores valores de $\Delta F/F_m'$ foram encontrados, principalmente na maior intensidade de DFFF na curca de luz ($1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) com aumento de 80% em relação a avaliação anterior de 26/09 (Figura 11).

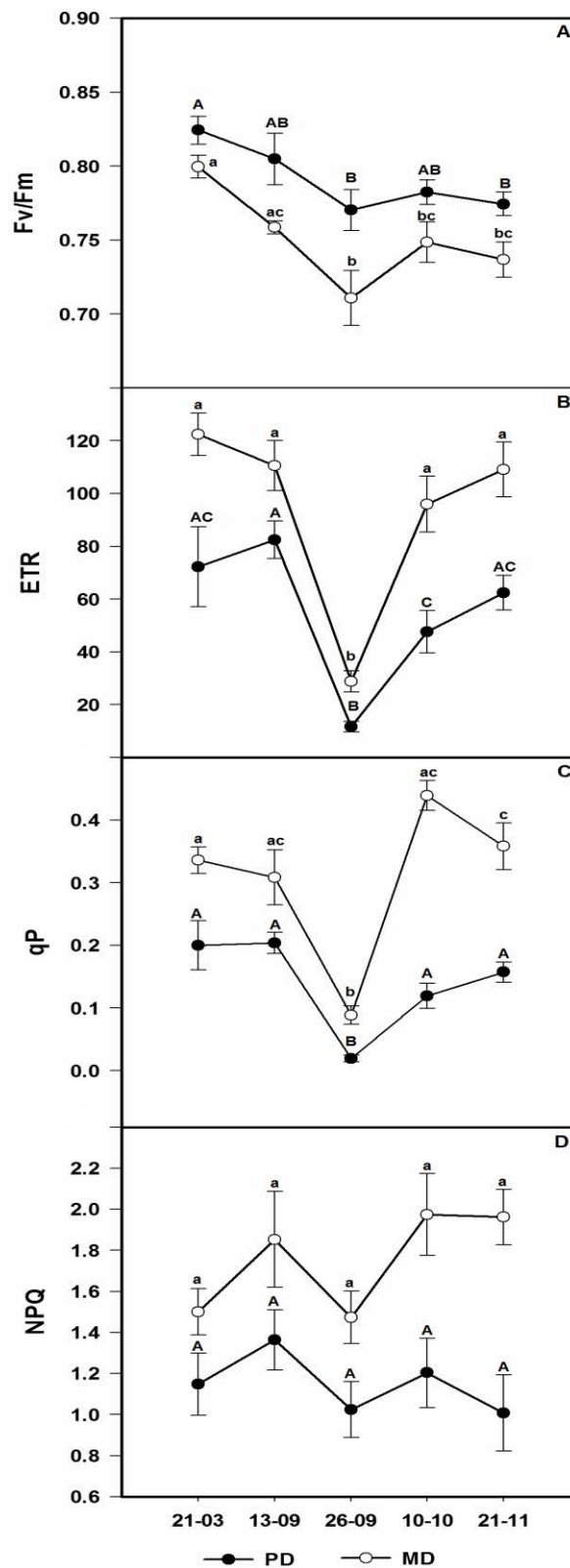


Figura 10 – A. Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m). B. Taxa de transporte de elétrons (ETR) referente a DFFF 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. C. *Quenching* fotoquímico (q_p) referente a DFFF 125 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. D. *Quenching* não fotoquímico (NPQ) referente a DFFF 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de *Copaifera langsdorffii* Desf. nos dias de análises ao longo do ano de 2012 em relação ao horário de *predawn* 6h00 (PD) e *midday* 12h00 (MD). Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%. Letras maiúsculas referentes ao PD e letras minúsculas referentes ao MD.

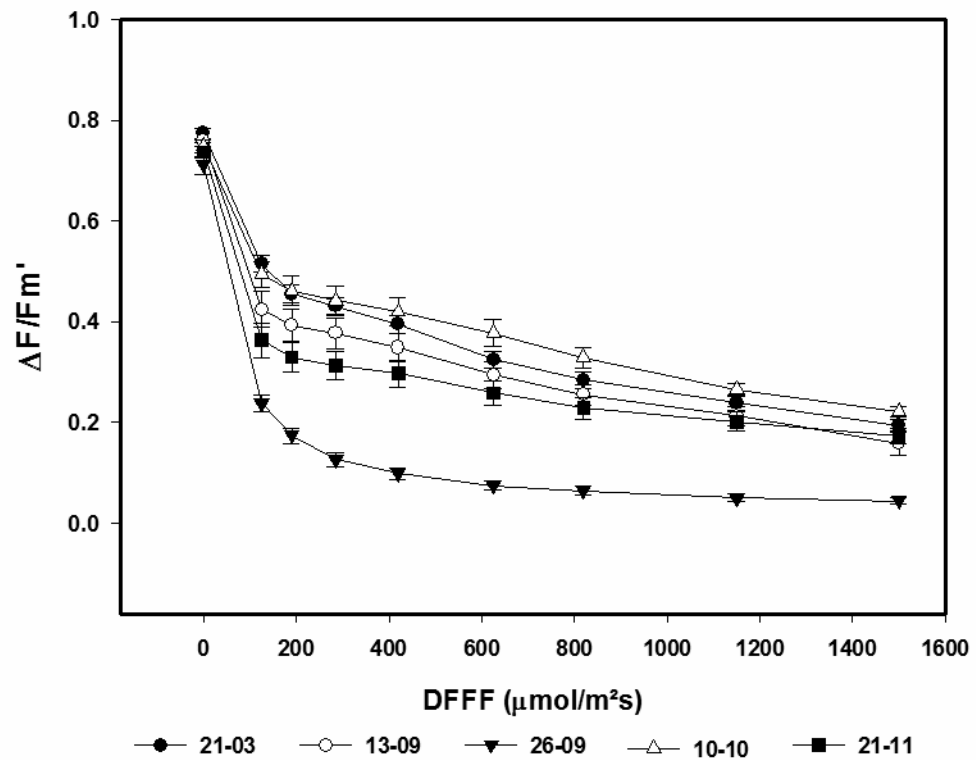


Figura 11 – Curva de luz do Rendimento quântico efetivo do PSII ($\Delta F/Fm'$) de *Copaiifera langsdorffii* Desf. ao longo do ano de 2012 indicativo ao horário de *midday*. Valores referentes às médias e erro padrão.

Tabela 3 – Aspectos ecofisiológicos avaliados em *Copaifera langsdorffii* Desf. ao longo do ano de 2012. Déficit pressão de vapor (**DPV**), Potencial água da folha ($\Psi_{w \text{ folha}}$), Condutância estomática (g_s), Eficiência quântica máxima do PSII (**Fv/Fm**), Taxa de transporte de elétrons (**ETR**), *quenching* fotoquímico (**qP**), *quenching* não-fotoquímico (**NQP**). De acordo com os períodos do dia em: **PD** – *predawn*. **MD** – *midday*. **AF** – *afternoon*

Aspectos		21/03	13/09	26/09	10/10	21/11
Ecofisiológicos						
DPV (KPa)	PD	0.67 ± 0.05 ^{AC}	1.07 ± 0.05 ^B	0.45 ± 0.07 ^A	1.16 ± 0.05 ^B	0.72 ± 0.08 ^C
	MD	1.74 ± 0.04 ^A	3.40 ± 0.04 ^B	0.79 ± 0.04 ^C	3.41 ± 0.06 ^B	2.83 ± 0.21 ^D
	AF	1.22 ± 0.05 ^A	2.67 ± 0.02 ^B	1.21 ± 0.08 ^A	2.04 ± 0.04 ^C	2.48 ± 0.05 ^B
$\Psi_{w \text{ folha}}$ (MPa)	PD	-1.71 ± 0.13	-1.93 ± 0.11	-1.70 ± 0.08	-2.25 ± 0.13	-2.12 ± 0.43
	MD	-2.50 ± 0.07 ^A	-2.76 ± 0.14 ^{AB}	-2.24 ± 0.06 ^A	-3.21 ± 0.20 ^{BC}	-3.36 ± 0.19 ^C
	AF	-2.43 ± 0.09 ^A	-2.01 ± 0.11 ^A	-2.98 ± 0.18 ^B	-2.36 ± 0.15 ^A	-3.14 ± 0.16 ^B
g_s (mmol/m ² s)	PD	35.44 ± 4.85 ^A	12.18 ± 1.35 ^B	15.17 ± 4.50 ^B	16.87 ± 1.66 ^B	11.11 ± 0.63 ^B
	MD	287.82 ± 16.33 ^{ACD}	207.34 ± 18.90 ^{AB}	87.92 ± 9.58 ^B	345.19 ± 32.52 ^C	220.13 ± 22.48 ^D
	AF	106.07 ± 17.36 ^{AB}	67.11 ± 18.07 ^A	112.14 ± 13.15 ^{AC}	149.39 ± 14.08 ^{BC}	173.96 ± 27.40 ^{BC}
Fv/Fm	PD	0.824 ± 0.01 ^{AD}	0.804 ± 0.02 ^{AC}	0.770 ± 0.01 ^{BC}	0.782 ± 0.01 ^{CD}	0.774 ± 0.01 ^C
	MD	0.799 ± 0.01 ^A	0.760 ± 0.00 ^{AC}	0.711 ± 0.01 ^B	0.748 ± 0.01 ^{BC}	0.737 ± 0.01 ^{BC}
	AF	0.782 ± 0.01 ^A	0.803 ± 0.00 ^A	0.739 ± 0.01 ^{BC}	0.777 ± 0.01 ^{AC}	0.792 ± 0.01 ^A
ETR	PD	72.27 ± 14.35 ^{AC}	82.45 ± 6.72 ^A	11.65 ± 1.85 ^B	47.63 ± 7.54 ^{CD}	62.45 ± 6.20 ^{AD}
	MD	122.45 ± 7.53 ^A	110.54 ± 8.98 ^A	28.77 ± 3.78 ^B	96.01 ± 9.94 ^A	109.07 ± 9.85 ^A
	AF	96.72 ± 12.28 ^A	43.57 ± 6.66 ^B	20.09 ± 5.27 ^B	87.13 ± 4.96 ^A	97.65 ± 7.88 ^A
qP	PD	0.545 ± 0.06 ^A	0.594 ± 0.02 ^A	0.244 ± 0.01 ^B	0.543 ± 0.04 ^A	0.584 ± 0.02 ^A
	MD	0.713 ± 0.01 ^A	0.634 ± 0.04 ^{AC}	0.351 ± 0.03 ^B	0.737 ± 0.03 ^{AC}	0.547 ± 0.06 ^C
	AF	0.555 ± 0.05 ^A	0.394 ± 0.05 ^B	0.313 ± 0.03 ^B	0.561 ± 0.03 ^A	0.634 ± 0.03 ^A
NQP	PD	1.015 ± 0.14	1.364 ± 0.14	1.024 ± 0.13	1.203 ± 0.16	1.008 ± 0.17
	MD	1.501 ± 0.10	1.853 ± 0.22	1.473 ± 0.12	1.974 ± 0.19	1.962 ± 0.13
	AF	1.461 ± 0.14 ^{AB}	1.971 ± 0.11 ^{AD}	1.135 ± 0.12 ^B	2.653 ± 0.16 ^C	2.243 ± 0.20 ^{CD}

Valores representados pelas médias ± erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância 5%. Diferença estatística entre as médias dos dias de análises diferenciados pelas letras maiúsculas na mesma linha.

Atividade enzimática

Os dados das enzimas analisadas de peroxidase (POD), superóxido dismutase (SOD) e catalase (CAT) não tiveram diferença significativa entre os dias avaliados, mas sofreram alterações em sua atividade conforme o acúmulo da precipitação. De acordo com o pulso de chuva (Figura 14), todas as enzimas analisadas apresentaram queda em sua atividade do

primeiro dia para o segundo dia de avaliação. O valor mais expressivo das enzimas avaliadas foi da catalase, com queda de 68% no valor correspondendo a disponibilidade hídrica. Mas com a continuidade do pulso de chuva entre as duas últimas avaliações (Dia 2 e Dia 3), todas as enzimas aumentaram outra vez suas atividades. Novamente o acréscimo mais expressivo foi da enzima catalase com aumento no Dia 3 em relação ao valor da análise anterior Dia 2, equivalente a 22% a menos do valor do primeiro dia de avaliação Dia 1, mesmo com menor aumento de pulso de chuva.

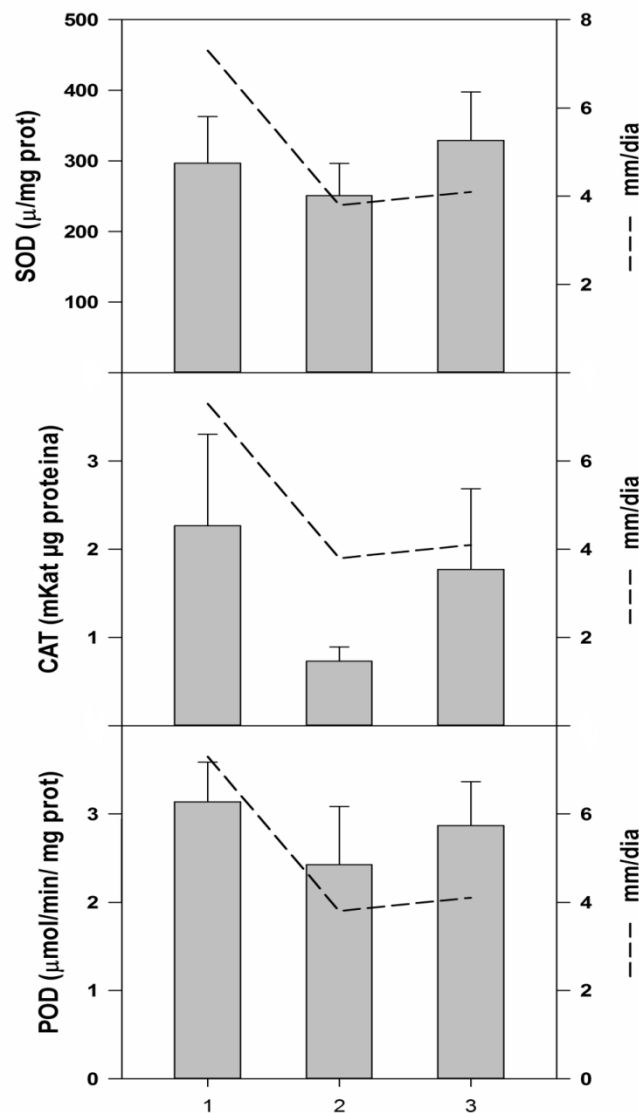


Figura 12 – Extratos enzimáticos de *Copaifera langsdorffi* Desf. em relação ao acúmulo de precipitação no período de reidratação após a época seca. **Dia 1** – 26/09; **Dia 2** – 10/10; **Dia 3** – 21/11. Barra referente às médias e erro padrão dos valores de cada enzima. Linha tracejada indicativa aos valores de média de precipitação por dia. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%.

Discussão

Os resultados sugerem que a *Copaifera langsdorffii* Desf. possui diferentes estratégias de superar o período de estiagem e manter o status hídrico. Os valores de g_s e Ψ_w folha são responsáveis pelo fluxo de água (condutividade hidráulica da planta) em atividade (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). O Ψ_w folha em *predawn* não apresentou diferença significativa entre os dias de análise ao longo do ano, mesmo na época seca. O Ψ_w folha no estado de equilíbrio (por exemplo, potencial água basal medido antes do amanhecer “*predawn*”, ou quando a transpiração é artificialmente suprimida) é especialmente informativo, pois corresponde aproximadamente ao potencial água da rizosfera (LARCHER, 2000; GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Essa resposta fisiológica mostra que a espécie possui mecanismos de recuperação de turgor tecidual durante o período noturno e mantém o status hídrico independente déficit hídrico sazonal. As espécies arbóreas apresentam grande distribuição do sistema radicular que pode atingir regiões da rizosfera com água disponível. Segundo Habermann e Bressan (2011) a capacidade da planta absorver água dos solos pode determinar o estabelecimento das espécies em ambientes secos. Para savanas neotropicais com a presença de períodos de deficiência hídrica, como o Cerrado, raízes mais profundas são importantes para a sobrevivência das plantas neste ambiente.

Os baixos valores de Ψ_w solo (Tabela 1) na avaliação de seca (13/09) condizem com a queda de condutância estomática (Figura 10D) nesta mesma avaliação no horário de *midday*. Em condições de déficit hídrico do solo conforme os baixos valores de Ψ_w solo (Tabela 1) e valores de Deficiência Hídrica neste período (Figura 8), as plantas podem prevenir ou evitar os impactos do estresse em seus tecidos com o fechamento parcial dos estômatos e regular a perda de água (FOTELLI; RADOGLU; CONSTANTINIDOU, 2000; BAQUEDANO; CASTILLO, 2006). Após a precipitação de chuva o Ψ_w solo apresentou os mesmos valores anteriormente encontrados ao final da época úmida que precedeu o período de seca (Tabela 1) fato que possibilitou a reidratação imediata dos tecidos foliares observado pelos valores de Ψ_w folha e conteúdo relativo de água.

O CRA foi o parâmetro mais sensível na primeira análise de reidratação (26/09). Apontando rápido aumento para valores de CRA acima de 70% nos horários de *predawn* e *midday* (Figura 10B) com os primeiros pulsos de chuva após o período de estiagem respondendo prontamente ao aumento da média de precipitação por dia (Figura 9A). De acordo com Chaves, Maroco e Pereira (2003) a planta apresenta recuperação completa da

fotossíntese em folhas que apresentam CRA até 60-70%. Da mesma forma, o Ψ_w foliar, uma vez que o déficit hídrico diminuiu, apresentou recuperação rápida retornando aos valores encontrados precedentes a seca.

No período de *midday* no primeiro dia após o maior pulso de chuva (26/09) g_s ainda manteve a tendência de queda, mesmo com o aumento da média de precipitação por dia (Figura 9A). A condutância estomática pode demorar várias horas, até dias, para recuperar os valores similares aos valores não estressados. Já o Ψ_w foliar, uma vez que o déficit hídrico diminuiu, a planta recupera rapidamente os valores equivalentes aos encontrados em condições não estressantes (GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005).

A resposta estomática lenta deve estar relacionada as alterações nos níveis de ácido abscísico (ABA) responsável pelo controle do fechamento estomático (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Com base nesta hipótese, os resultados encontrados de baixo g_s , após a reidratação dos tecidos, foi consequência da impossibilidade de reversão dos ajustes hormonais em relação à seca. O ABA desempenha um papel importante no desenvolvimento vegetativo em resposta a vários estresses ambientais como por exemplo em condições de seca (SEO; KOSHIBA, 2002). O efeito fisiológico de ABA depende das características metabólicas da espécie em sintetizar, translocar e degradar as moléculas. Nas folhas, o ABA citosólico aumenta durante o estresse hídrico e pode ser redistribuído para as células do mesofilo. Da mesma forma, as raízes em condições estressantes, sintetizam ABA antes mesmo que o potencial osmótico do solo decaia a valores críticos. As moléculas hormonais produzidas pelo sistema radicular devem ser redistribuídas através da planta pela corrente xilemática chegando até as folhas (HARTUNG; SCHRAUT; JIANG, 2005; URANO, et al., 2009; RAGHAVENDRA, et al., 2010; BOURSIAC, et al., 2013). Assim, a concentração de ABA nas folhas ainda deve ser suficientemente elevada e responsável pela manutenção da queda de g_s mesmo após o primeiro pulso de chuva.

O Ψ_w foliar em MD encontrado durante a época úmida após o primeiro pulso de chuva apresentou forte redução mesmo com a manutenção dos valores de CRA. Além disso, g_s atingiu o maior valor encontrado durante as avaliações. Isso ocorreu provavelmente devido ao aumento do DPV (10/10 e 21/11) que influenciou o gradiente de vapor d'água da folha para atmosfera. Schäfer (2011) indica que o déficit pressão de vapor (DPV) é a força motriz primária que leva a respostas no controle de abertura estomática em plantas que não estão em condições estressantes. Portanto, apesar de *C. langsdorffii* possuir a capacidade de rápida reidratação dos tecidos foliares, a condutância estomática pode não apresentar respostas rápidas devido dos níveis hormonais e a variação de DPV.

Ainda, a condutância estomática tem sido utilizada em modelos de estudos de estresse para expor a resposta das plantas à seca (FLEXAS; MEDRANO, 2002). Segundo Chaves, Maroco e Pereira (2003), em condições de campo, a intensidade e a duração da depressão do meio-dia na condutância estomática, se intensificam com alto DFFF e altas temperaturas. Quando as plantas superam o período de deficiência hídrica, os estômatos respondem de forma relativamente lenta. Presume-se que nos horários mais quentes do dia a condutância estomática diminua a ponto de evitar que o potencial água da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água (OREN et al., 1999). Durante o dia, nos períodos de *midday* e *afternoon*, ocorreu à queda esperada do $\Psi_{w \text{ folha}}$, comportamento previsto para a manutenção do fluxo de água na planta de acordo com Kudoyarova, Kholodova e Veselov (2013). Os autores afirmaram que, durante o dia, acontece a queda natural no $\Psi_{w \text{ folha}}$, situação não prejudicial à planta, pois o aumento no gradiente de potencial água entre solo e planta resulta no estímulo da entrada de água pelas raízes, favorecendo o transporte de água pela planta. A queda nos valores de $\Psi_{w \text{ folha}}$ não marcou prejuízo à planta, pois manteve valores similares aos outros dias de coleta ao longo do ano. Ronquim, Prado e Souza (2009) avaliaram que a assimilação de carbono de *Copaifera langsdorffii* Desf. em situações naturais de seca foi afetada indiretamente pela diminuição de $\Psi_{w \text{ foliar}}$. Portanto, menores valores de potencial água na folha pode limitar a assimilação de CO_2 na época seca em *C. langsdorffii*.

Os dados da eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) não apresentaram fotoinibição nas avaliações de *predawn* e *afternoon*. Na coleta de *midday*, na primeira (26/09) e terceira (21/11) análise de reidratação, os valores de Fv/Fm indicaram fotoinibição ($0,710 \pm 0,02$ e $0,737 \pm 0,01$ respectivamente) de acordo com os dados prescrito por Maxwell e Johnson (2000), onde Fv/Fm abaixo 0,75 indicam que o aparato fotossintético está danificado. Mas essa fotoinibição pode ser classificada como dinâmica (FARQUHAR et al., 1989), pois os valores retornam acima de 0,75 no horário de *afternoon* do mesmo dia, apresentando diminuição transitória da eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm). Uma fotoinibição dinâmica é vista como foto-proteção da planta mediante algum estresse segundo Baker (2008). Os dados de fotoinibição deste estudo são correlacionados aos dias de menores temperaturas (Tabela 1) mesmo com a disponibilidade hídrica indicada pelas maiores média de precipitação por dia (Figura 9A). Ogaya et al. (2011) relacionou a fotoinibição de *Phillyrea latifolia* L. às baixas temperaturas, pois o efeito da estação fria nas florestas mostrou ser mais forte que a disponibilidade de água no solo nos baixos valores de Fv/Fm. Os autores também confirmaram que em *Quercus ilex* L. e outras espécies do Mediterrâneo que, possuem folhas

sujeitas à alta radiação solar, durante as baixas temperaturas do inverno são mais fotoinibidas, portanto mostram menor eficiência fotoquímica de PSII (OGAYA et al., 2011).

Os dados de dissipação fotoquímica (qP) tiveram resposta semelhante aos valores da taxa de transporte de elétrons (ETR) e apresentaram queda significativa nos valores do primeiro dia de reidratação (26/09) em relação aos dados dos outros dias de avaliação nos horários de *predawn* e *midday* (Figura 10C) mesmo com o aumento do pulso de chuva (Figura 9A). A queda na condutância estomática induzida pelo estresse ambiental afeta o metabolismo do CO₂, processos de transporte de elétrons e também podem diminuir a eficiência fotoquímica dos centros de reação do PSII (medidos pelo qP). O ETR também diminuiu nestas condições, principalmente porque o estresse ambiental reduziu a eficiência de captura de energia de excitação dos centros de reação PSII, visto pelos baixos valores de qP. Portanto, a diminuição do qP sugere que a deficiência hídrica pode prejudicar centros de reação PSII e promover o fechamento de centros de reação do PSII (ROHÁČEK; BARTÁK 1999). Baker (2008) aponta os mecanismos específicos pelos quais o estresse pode ser analisado. O autor indica que a taxa de transporte de elétrons (ETR) e a baixa redução da quinona-A (dissipação fotoquímica, ou qP) podem ser indicativos de situação ambiental estressante. O decréscimo do qP reflete o estado reduzido do primeiro aceptor de elétrons estável do PSII, a QA, fornecendo estimativa da capacidade do PSII em utilizar a energia luminosa para redução do NADP⁺, indispensável à assimilação fotossintética do CO₂ (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Os maiores valores da eficiência fotoquímica na época úmida pode ser a explicação para o maior ETR, Fv/Fm e qP (Tabela 3) associada aos dados de maiores médias de precipitação por dia (Figura 9A). De acordo com Zhao et al. (2007), devido a maior capacidade fotossintética, a atividade dos centros de reação PSII aumenta (medida através de qP), então estimula a demanda da energia da luz para o transporte de elétrons na fotossíntese (ETR) e, assim a capacidade fotossintética de transporte de elétrons, diminuindo a fotoinibição da planta (maiores valores de Fv/Fm).

Para a proteção do aparato fotossintético em relação ao excesso de luz, ocorre o desvio da energia luminosa absorvida para a reação fotoquímica, em outros processos, tais como a dissipação térmica, conhecida como *quenching* não fotoquímico (SMIRNOFF, 1993). De acordo com os dados coletados, o *quenching* não-fotoquímico (NPQ) não apresentou diferença significativa nos horários de *predawn* e *midday* em todos os dias de avaliação (Figura 10D) indicando que este parâmetro não foi afetado pela sazonalidade do ambiente apresentada pela época sem precipitação (Figura 9A), baixa disponibilidade hídrica no solo (Figura 8) e altos valores de DPV (Tabela 3). Em *afternoon*, o primeiro dia das avaliações no

final do período de chuva (21/03) manteve-se similar até o primeiro dia de reidratação após a estiagem (26/09), não havendo alteração significativa também mesmo na análise da época seca (13/09). Somente apresentou aumento significativo no segundo e terceiro dia de reidratação (10/10 e 21/11) de 57 % e 50 % respectivamente (Tabela 3) mesmo com a constância dos pulsos de chuva (Figura 9A). Portanto, a dissipação térmica da energia em excesso tem o papel de fotoproteção da folha em condições estressante, caso não ocorra a fotoproteção morfológica. Este processo de fotoproteção pode dissipar termicamente 75% ou mais da energia dos fótons absorvidos pelas folhas (NIYOGI 1999). É assumido que a regulação da fotossíntese em resposta ao ambiente é altamente dinâmica e modulada, em curto prazo, pela dissipação de energia térmica. Esta dissipação de energia não radiante que ocorre, por exemplo, durante a depressão da eficiência quântica do PSII em *midday* nas folhas submetidas a alto DFFF, atua com o aumento na concentração dos componentes do ciclo das xantofilas (DEMMIG-ADAMS, 1990; SMIRNOFF, 1993; LARCHER, 2000; CHAVES; MAROCO; PEREIRA 2003; BAKER, 2008; CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO 2009). No entanto, o ciclo de xantofila, além da sua participação na dissipação de energia não fotoquímica (NPQ), pode ter ação antioxidante direta, aumentando a tolerância das membranas do tilacóide a peroxidação lipídica (NIYOGI 1999).

A curva do rendimento quântico efetivo do PSII ($\Delta F/F_m'$) indica a correlação entre os valores de F_v/F_m que não são suficientes para verificar a eficiência fotossintética da *C. langsdorffii*. Este parâmetro mede a proporção de luz absorvida pela clorofila associada ao PSII que é usado na reação fotoquímica (GENTY; BRIANTAIS; BAKER, 1989). Os maiores valores de $\Delta F/F_m'$ foram observados após o primeiro pulso de chuva em 400 DFFF na curva de luz. O aumento da intensidade da luz causa decréscimo de $\Delta F/F_m'$ apontando menor utilização da energia luminosa nas reações fotoquímicas da fotossíntese nesta espécie (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Segundo os mesmos autores não só o estresse hídrico e alta incidência de luz alteram os parâmetros de fluorescência, mas a ocorrência de danos fotoinibitório em resposta à alta temperatura e baixa temperatura.

Os valores dos extratos enzimáticos não apresentaram diferencial significativo entre as coletas de reidratação, mas responderam aos fatores ambientais como precipitação, DFFF e temperatura. As enzimas analisadas responderam as alterações ambientais discutidas acima aumentando sua atividade de todos os extratos enzimáticos (Figura 12). O fator ambiental que pode ter influenciado o aumento das atividades enzimáticas foi DFFF que apresentou valores maiores em 21/11 em relação aos outros dias de coleta (Tabela 1), correlacionando com os maiores valores das atividades enzimáticas mesmo com a disponibilidade hídrica após o pulso

de chuva (Figura 9A). Os dados deste estudo corroboram com Resende, Salgado e Chaves (2003) que apontaram outros fatores além da disponibilidade hídrica capazes de influenciar na maior produção das EROs e conseqüentemente na atividade das enzimas antioxidantes. Conforme os autores, fatores abióticos tais como, UV B (280 a 320 nm), extremos de temperatura (maiores ou menores), poluentes, estresse osmótico e mecânico, podem também aumentar a produção de EROs. Carvalho (2008) explica que o excesso de energia da luz que não é absorvido pela reação fotoquímica (qP), tem maior dissipação pelo Fv/Fm que podem também acarretar um estresse oxidativo através da alta excitação dos centros de reação do PSII que não são utilizados na reação fotoquímica, causando o aumento da produção de EROs nos cloroplastos. Neste estudo, a maior produção das enzimas antioxidantes foi concomitante aos dados no dia que apresentou fotoinibição (Figura 10A) de *C.langsdorffii* no horário de *midday* (21/11), com valores de Fv/Fm ($0,737 \pm 0,01$).

De acordo com Carvalho (2008), para mitigar o dano oxidativo causado por EROs, as plantas possuem este complexo sistema de defesa antioxidante que envolve as enzimas antioxidantes. Neste estudo, a enzima de maior alteração da atividade na *C.langsdorffii* em diferentes dias de reidratação, foi a catalase (CAT) (Figura 12). A queda expressiva atividade da enzima CAT com a reidratação (Dia 2) aponta o efeito do estresse no aparato bioquímico da *C. langsdorffii* com a maior atividade desta enzima antioxidante próximo ao período estiagem (Figura 12). Segundo Chelikani, Fita e Loewen (2004), a CAT desempenha papel crucial no sistema antioxidante, uma vez que funciona na dismutação do peróxido de hidrogênio (H₂O₂) em oxigênio e água. Esta enzima é considerada muito sensível às condições de pressão abiótica e serve como marcador de estresse. No estudo de Santos et al., (2013) foi observado o aumento na atividade da CAT em *Jatropha curcas* L. durante a estação seca, período com baixa disponibilidade de água no solo, alto DPV e DFFF. Portanto, esta enzima pode ser considerada como marcador sensível às condições de estresse abiótico de baixa disponibilidade hídrica e baixa temperatura, provando ser referência eficaz de estresse fisiológico da *C. langsdorffii* no Cerrado.

Conclusão

Podemos concluir que *C. langsdorffii* apresenta respostas ecofisiológicas em relação à disponibilidade hídrica, em diferentes épocas, úmida e seca, ao longo do ano no Cerrado. A espécie superou o período de déficit hídrico ajustando os valores do potencial água foliar, também diminuiu a perda de água com menores valores de condutância estomática na época

seca mas manteve a absorção de água do solo apresentada pelo potencial água foliar no *predawn* que não alterou mesmo na estiagem. Houve sinais de fotoinibição, classificado como fotoinibição dinâmica, não afetando permanentemente seu aparato fotossintético. A variável mais afetada pela deficiência hídrica foi o conteúdo relativo de água que respondeu prontamente aos primeiros pulsos de chuva com um aumento de 40% no valor de CRA em *predawn* comparado a análise da época seca. Estes resultados respondem as perguntas antes aplicadas ao estudo e podem explicar a ampla distribuição da *C. langsdorffii* em vários ecossistemas que consistem de sazonalidade marcante como o Cerrado.

Referências bibliográficas

- BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.89-113. 2008.
- BAQUEDANO, F.J.; CASTILLO, F.J. Drought tolerance in the Mediter- ranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepen- sis* and *Juniperus phoenicea*. *Photosynthetica* v.45, n.2, p.229–238. 2007.
- BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and applicable to acrylamide gels. *Anal. Biochem.*, v.44, p.276-87. 1971.
- BLAIN, G.C. Revisiting the probabilistic definition of drought: strengths, limitations and an agrometeorological adaptation. *Bragantia*, Campinas, v. 71, n. 1, p.132-141. 2012.
- BOR, M.; ÖZDEMİR, F.; TÜRKAN, I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L., *Plant Sci.* v. 164, p. 77-84. 2003.
- BOURSIAC, Y.; LÉLAN, S.; CORRATGÉ –FAILLIE, C.; GOJON, A.; KROUK, G.; LACOMBE, B. ABA transport and transportes, *Trends in Plant Science*, v. 18, n. 6, p. 325-333. 2013
- CARVALHO, M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species. *Plant Signaling & Behavior*, v.3, n.3, p.156 – 165. 2008.
- CASTRO, A.A.J.F.; MARTINS, F.R.; TAMASHIRO, J.Y.; SHEPERD, G.J. How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. v.86, p.192-224. 1999.

- CEPAGRI, Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura. 2013. Clima dos Municípios Paulistas. Disponível em <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_463.html> Acesso 04 de Março de 2013.
- CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. v.103, p.551–560. 2009.
- CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.P. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, v. 30, p.239 – 264. 2003.
- CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P.; OSÓRIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, v.89, p.907-916. 2002.
- CHELIKANI, P.; FITA, I.; LOEWEN, P.C. Diversity of structures and properties among catalases. *Cellular and Molecular Life Sciences*. v.61, p.192–208. 2004.
- COUTINHO, L.M. O bioma do cerrado. In *Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois* (A.L. Klein, ed.). São Paulo: Editora da Unesp, São Paulo, 2002. p.77-91.
- DEMMIG-ADAMS, B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, v.1020, p.1-24. 1990.
- DURIGAN, G.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M.F. A vegetação dos remanescentes de cerrado no estado de São Paulo. In *Viabilidade de conservação dos remanescentes de cerrado no Estado de São Paulo* (M.D. Bitencourt & R.R. Mendonça, orgs.). Annablume; FAPESP, São Paulo, p.29-56. 2004a.
- DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M.F.; FRANCO, G.A.D.C.; CONTIERI, W.A. A flora arbustivo-arbórea do Médio Paranapanema: base para a restauração dos ecossistemas naturais. In *Pesquisas em conservação e recuperação ambiental do Oeste Paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão* (O.V. Bôas & G. Durigan, orgs.). Páginas & Letras Editora e Gráfica, São Paulo, p.199-239. 2004b.
- ELSHEERY, N.I.; CAO, E.K.F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiology Plant*. v.30, p.769-777. 2008.

- EKLER, Z.; DUTKA, F.; STEPHENSON, G.R. Safener effects on acetochlor toxicity, uptake, metabolism and glutathione S-transferase activity in maize. *Weed Research*, v.33, p.311-8. 1993.
- FARQUHAR, G.D.; WONG, S.C.; EVANS, J.R.; HUBICK, K.T. 1989. Photosynthesis and gas exchange. In: Jones, H.G., Flowers, T.J., Jones, M.B. (Eds.), *Plants Under Stress*.
- FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* v.89, p.183 – 189. 2002.
- FOTELLI, M.N.; RADOGLU, K.M.; CONSTANTINIDOU, H.I.A. Water stress response of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* v.20, p.1065–1075. 2000
- GASPAR, T.; FRANCK, T.; BISBIS, B.; KEVERS, C.; JOUVE, L.; HAUSMAN, J.F.; DOMMES, J. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation*. v.37, p.263–285. 2002.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochimica et Biophysica Acta*, v.990, p.87-92. 1989.
- GIMENEZ, C.; GALLARDO, M.; THOMPSON, R.B. Plant–water relations. *Encyclopedia of Soils in the Environment*, p.231-238. 2005.
- HABERMANN, G.; BRESSAN, A.C.G. Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the cerrado sensu lato areas in Brazil. *Functional Plant Biology*, v. 38, p.209–218. 2011.
- HARTUNG, W.; SCHRAUT, D.; JIANG, F. Physiology of abscisic acid (ABA) in roots under stress-a review of the relationship between root ABA and radial water and ABA flows. *Australian Journal of Agricultural Research*, v.56, p.1253–1259. 2005.
- JONES, H. G. 1992. *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition. Cambridge University Press.
- KUDOYAROVA, G. R.; KHOLODOVA, V. P.; VESELOV, D. S. Current State of the Problem of Water Relations in Plants under Water Deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, v. 60, n. 2, p. 165–175. 2013.

- LARCHER, W. 2000. A Planta sob Estresse. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. p.341-478.
- MAILLARD, P.; COSTA-PEREIRA, P.S. Estimating the age of regeneration of Cerrado using Landsat images. *Revista Geográfica Acadêmica*, v.5, n.1, p. 34 – 47. 2011.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v. 51, n. 345, p. 659 – 668. 2000.
- NIYOGI K.K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* v.50, p.333–359. 1999.
- OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; ASENSIO, D.; LLUSIÀ, J. Chlorophyll fluorescence responses to temperature and water availability in two-co-dominant Mediterranean shrub and tree species in a long-term field experiment simulating climate change. *Environmental and Experimental Botany*, v.71, n. 1, p.123–127, 2011.
- OLIVEIRA P.S.; MARQUIS, R.J. 2002. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press: New York. 1ªEd. 289p.
- OREN, R.; SPERRY, J.S.; KATUL, G.G.; PATAKI, D.E.; EWERS, B.E.; PHILLIPS, N.; SCHAFER, K.V.R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, v.22, n.12, p.1515 – 1526. 1999.
- PEREIRA, A.R. Simplificando o balanço hídrico de Thornthwaite-Mather. *Bragantia*, Campinas, v.64, n.2, p.311-313. 2005.
- RAGHAVENDRA, A.; S.; GONUGUNTA, V.;K.; CHRISTMANN, A.; GRILL, E. ABA perception and signaling. *Trends in Plant Science* v.15, n.7, p. 395-401. 2010
- RESENDE, M.L.V.; SALGADO, S.M.L.; CHAVES, Z.M. Espécies Ativas de Oxigênio na Resposta de Defesa de Plantas a Patógenos. *Fitopatologia Brasileira*. v.28, n.2, p.123 – 130. 2003.
- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; BRUNINI, O. Occurrence of environmental conditions for flowering induction of sweet orange plants in the State of São Paulo. *Revista brasileira de Fruticultura*, v.28, p.247-253. 2006.

- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions, *Photosynthetica*, v.47, n.2, p. 215-222. 2009.
- ROHÁČEK, K.; BARTÁK, M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* v.37, p.339-363. 1999.
- RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.B.A.; SOUZA, J.D. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian Society of Plant Physiology*.v.21, n.3, p.197-208. 2009.
- SAPETA, H.; COSTA, J.M.; LOURENÇO, T.; MAROCO, J.; LINDE, P, OLIVEIRA, M.M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany* v.85, p.76– 84.2013.
- SCHÄFER, K.V.R. Canopy stomatal conductance following drought, disturbance, and death in an upland oak/pine forest of the New Jersey Pine Barrens, USA. *Frontiers in Plant Science - Functional Plant Ecology*.v.15, n.2, 7p.2011.
- SEO, M.; KOSHIBA, T. Complex regulation of ABA biosynthesis in plants. *Trends in Plant Science* v.7, n.1, p.41 – 48. 2002.
- SMA – Secretaria do Meio Ambiente. Sistema Ambiental Paulista.
<http://www.ambiente.sp.gov.br/> Acessado em 14 de maio de 2013.
- SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid estimates of relative water content. *Plant Physiology*, v. 53, p. 258-260. 1974.
- SMIRNOFF, N. Tansley Review No. 52 The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation, *New Phytologist*, v. 125, p.27-58.1993.
- SULLIVAN, C.Y.; EASTIN, J.D. Plant physiological responses to water stress. *Agricultural Meteorology*, v.14, p.113 – 127.1974.
- TEISSEIRE, H.; GUY, V. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed (*Lemna minor*), *Plant Sci.* v.153, p.65–72. 2000.

- URANO, K.; MARUYAMA, K.; OGATA, Y.; MORISHITA, Y.; TAKEDA, M.; SAKURAI, N.; SUZUKI, H.; SAITO, K.; SHIBATA, D.; KOBAYASHI, M.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in *Arabidopsis* by metabolomics. *The Plant Journal* v.57, p. 1065–1078. 2009.
- VEIGA, E.B.; HABERMANN, G. Instantaneously measured traits may detect non-plastic ecophysiological performances in response to drought, explaining distributions of *Styrax* species in the Cerrado. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-013-0919-4. 2013.
- XU, X.; PENG, G.; WU, C.; KORPELAINEN, H.; LI, C. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*. v. 28, p.1751-1759. 2008.
- YANG, F.; WANG, Y.; MIAO, L. Comparative physiological and proteomic responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Plant Physiology*. v.139, p.388 – 400. 2010.
- ZHANG, Y.H.; CHEN, L.J.; HE, J.L.; QIAN, L.S.; WU, L.Q.; WANG, R.F. Characteristics of chlorophyll fluorescence and antioxidative system in super-hybrid rice and its parental cultivars under chilling stress. *Biologia Plantarum*. v.54, n.1, p.164-168. 2010.
- ZHAO, L.Y. et al. 2007. *Chinese J. Eco-Agr.* 15: 63-66

Capítulo 2 - EFEITO DA REIDRATAÇÃO NOS PARÂMETROS ECOFISIOLÓGICOS DA *Copaifera langsdorffii* Desf. EM SISTEMA CONTROLADO

Resumo – A *Copaifera langsdorffii* Desf. tem como característica a sazonalidade na perda e produção de folhas na época seca, fato que tem sido observado para muitas espécies de Cerrado. A perda das folhas resulta em trocas gasosas menos intensas e economia de água, fator importante para o ambiente de estiagem como no Cerrado. O presente estudo objetivou avaliar as relações hídricas e parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, afetados pela suspensão da irrigação em mudas de *C. langsdorffii* e posterior reidratação. O conteúdo relativo de água (CRA) apresentou diferença estatística entre os tratamentos durante o período de déficit hídrico. No primeiro dia de reidratação, CRA respondeu prontamente aumentando 16,4% do seu valor em relação ao dia anterior, retomando os dados similares ao tratamento controle. Os valores de condutância estomática (g_s) foram diferentes estatisticamente entre os tratamentos após a suspensão da irrigação e não recuperaram os dados nos dias após a reidratação, indicando que a resposta de g_s não recupera prontamente os valores similares aos não estressados. A espécie apresentou fotoinibição dinâmica, pois os baixos valores de F_v/F_m foram recuperados com a reidratação. Apesar de não exibir diferença significativa na dissipação não fotoquímica (NPQ), dois dias após a reidratação NPQ apontou aumento de 22% do valor em relação ao dia anterior em *midday* indicando maior dissipação da energia na forma de calor mesmo em plantas reidratadas. Os parâmetros de ETR e qP diferiram estatisticamente, entre os tratamentos, somente dois dias após a reidratação. Este estudo apresentou as respostas ecofisiológicas de mudas de *C. langsdorffii* submetidas ao estresse e posterior reidratação, fatores que não são facilmente caracterizados em campo. Apesar dos parâmetros de relações hídricas exibirem alterações significativas, a eficiência fotoquímica recuperou os valores rapidamente com a disponibilidade hídrica. Portanto, os dados encontrados neste estudo fornecem subsídios para futuras pesquisas em espécies vegetais que sobrevivem em ambientes contrastantes com períodos de falta d'água.

Palavras-chave: Casa de vegetação, deficiência hídrica, relações hídricas, fluorescência da clorofila.

CHAPTER 2 - EFFECT OF REHYDRATION IN ECOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF *Copaifera langsdorffii* DESF. IN THE CONTROLLED SYSTEM

Abstract – The *Copaifera langsdorffii* Desf. is characterized by seasonality in production and loss of leaves during the dry season, a fact that has been observed for many species of Cerrado. The loss of leaves results in less intense gas exchange and water economy, an important factor for the environment as a drought in the Cerrado. The present study aimed to evaluate the water relations and chlorophyll fluorescence parameters, affected by the suspension of irrigation in seedlings of *C. langsdorffii* and rewatering. The relative water content (CRA) showed no statistical difference between treatments during water deficit. On the first day of rewatering, CRA responded promptly increasing 16.4% of its value over the previous day, resuming the data similar to the control treatment. The stomatal conductance (g_s) were statistically different between treatments after the suspension of irrigation and not recover the data days after rewatering, indicating that the response does not recover promptly g_s values similar to non-stressed. The species had dynamic photoinhibition, because the low values of F_v / F_m were recovered with rewatering. Although not show significant difference in non-photochemical dissipation (NPQ), two days after rehydration NPQ showed an increase of 22% in value over the previous day at midday indicating greater dissipation of energy as heat even in plants rehydrated. The parameters of ETR and qP differed statistically between treatments, only two days after rewatering. This study presented the ecophysiological responses of seedlings of *C. langsdorffii* subjected to stress and subsequent rewatering, factors that are not easily characterized in the field. Although the parameters of water relations exhibit significant changes, photochemical efficiency values recovered quickly with water availability. Therefore, the data in this study provide a basis for future research in plant species that survive in environments with contrasting periods of water shortage.

Keywords: Greenhouse, water deficit, water relations, chlorophyll fluorescence

Introdução

Copaifera langsdorffii Desf. pertence à família Fabaceae (sub-família Caesalpinioideae (APG III, 2009) e é popularmente conhecida como copaíba ou pau-óleo. O gênero *Copaifera* L. encontra-se distribuído na África Ocidental e, na América Latina, do México à Argentina. *C. langsdorffii* é a espécie de maior ocorrência deste gênero no Brasil. A *C. langsdorffii* é uma espécie arbórea semicaducifólia, longeva, de crescimento lento a moderado e com grande plasticidade fenotípica. Na Floresta Ombrófila Densa, na idade adulta, pode atingir 35 m de altura e 100 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), e no Cerrado e na Caatinga, apresenta porte menor, variando de 1,80 a 10 m de altura (CARVALHO, 2003). Aparece comumente em solos bem drenados e, de maneira geral, cresce melhor em solos de matas ciliares e matas semidecíduas, do que em solo de Cerrado (MACHADO, 1990).

A *C. langsdorffii* tem como característica a sazonalidade na perda e produção de folhas, coincidindo com a época seca, fato que tem sido observado para muitas espécies de Cerrado. Com a troca gradual de folhas, não havendo desfoliamento total e mantendo folhas ativas durante todo o ano, a espécie pode ser considerada como perenifolia. Estas observações coincidem com dados disponíveis para mata de galeria onde predominam espécies perenifólias nas quais o auge da mudança foliar ocorre no período seco (GOUVEIA; FELFILI, 1998). Segundo os mesmos autores, a perda das folhas na seca resulta em trocas gasosas menos intensas e economia de água. O pico de renovação das folhas ocorreu em sequência à perda de folhas, no final da época seca e início da úmida, parecendo estar relacionado com a precipitação, pois se iniciou logo após as primeiras chuvas de setembro. Para Miranda (1995), o período da seca, seguido das primeiras chuvas de setembro, pode ser um estímulo para o início do crescimento vegetativo.

Portanto, diferentes condições experimentais podem levar a diferentes resultados e auxiliar na explicação da capacidade de *C. langsdorffii* se distribuir em ambientes que têm períodos de intensa falta d'água como o Cerrado e floresta estacional. As variações experimentais destes fatores estão relacionadas com a velocidade que o estresse hídrico é aplicado e como se dá a recuperação dos dados de fluorescência da clorofila *a* e relações hídricas que serão avaliados.

Fluorescência da clorofila *a* é uma técnica não invasiva que permite monitorar o funcionamento do aparato fotossintético em resposta à seca e ao aquecimento. A eficiência quântica máxima do PSII, a razão F_v/F_m , são os parâmetros mais comuns usados nos parâmetros de fluorescência, que é inversamente proporcional aos danos nos centros de reação

do PSII (FARQUHAR et al., 1989). Baixos valores de Fv/Fm estão relacionados com fotoinibição, ou seja, a redução da capacidade fotossintética induzida pelo excesso luz (FARQUHAR et al. 1989). Altos ou moderados níveis de intensidade de radiação combinados com outros estresses ambientais podem levar a fotoinibição dinâmica (reduções reversíveis de Fv/Fm) ou fotoinibição crônica (redução persistente de Fv/Fm). Em todos os casos, a fotoinibição reflete na redução potencial da fotossíntese e, conseqüentemente, na redução do potencial de crescimento (FARQUHAR et al., 1989; PRIETO et al, 2009).

Paralelo a alterações nas trocas gasosas, alterações nos parâmetros de fluorescência da clorofila, como Fv/Fm também foram observados durante a suspensão da irrigação em viveiros (GUÀRDIA et al., 2012). Limitantes bioquímicos da fotossíntese podem ser responsáveis pela irregularidade em Fv/Fm observado em condições moderadas de seca na primavera das florestas mediterrânicas, mesmo em alta assimilação de CO₂ e condutância estomática. É demonstrado que a irregularidade na abertura estomática é responsável pela heterogeneidade da capacidade da Rubisco em *Rosa rubiginosa* L. (MEYER; GENTY, 1999). Estes resultados questionam se as mudanças observadas nos parâmetros de fluorescência da clorofila foram afetadas pela heterogeneidade dos estômatos ou por uma limitação bioquímica como o aumento das espécies reativas de oxigênio (GUÀRDIA et al., 2012).

Conforme a maioria dos cenários de mudanças climáticas para as regiões que apresentam deficiência hídrica como no Cerrado, por exemplo, a intensidade dos períodos de seca pode aumentar, bem como a frequência das secas mais severas. Portanto, a capacidade de superar o período limitante de água e posterior habilidade para rápida recuperação após primeiras chuvas, são características adaptativas das espécies encontradas principalmente nestas regiões (VAZ et al., 2010). A recuperação da eficiência bioquímica pode ser considerada através da elevada resiliência do aparato fotossintético nas espécies em condições de seca.

A *C. langsdorffii* é uma espécie neotropical que apresenta folhas com mecanismos fisiológicos e adaptação morfológica que permitem a espécie superar estresse hídrico sazonal presentes no Cerrado (CASTRO et al., 1999). As análises das relações hídricas e parâmetros da fluorescência da clorofila *a* em período de suspensão total de irrigação com posterior reidratação, tornará possível explicar a marcada tolerância aos estresses ambientais e a capacidade de reidratação de *C. langsdorffii*.

Este estudo visa analisar as respostas ecofisiológicas ao estresse e reidratação que não podem ser facilmente caracterizados em campo. Em condições semi-controladas de temperatura e umidade relativa do ar, nossa hipótese é que *C. langsdorffii* mantém o status

hídrico em condições de estresse e que as respostas a reidratação controlada devem ser rápidas e eficientes possibilitando a retomada das funções fisiológicas. Para tanto, os objetivos do trabalho são: i) expor plantas jovens de *C. langsdorffii* ao deficit hídrico com suspensão da irrigação; ii) verificar quais variáveis fisiológicas são afetadas pela falta de água; iii) avaliar quais variáveis respondem prontamente a reidratação conforme os estudos realizados em campo.

Material e métodos

Material biológico e local do experimento

O estudo foi executado em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. A casa de vegetação possui sistema controlado com umidade relativa do ar de 50 - 70%, temperatura de 25 - 29°C e DFFF até 800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$.

O experimento consistiu em expor plantas de *Copaifera langsdorffii* Desf. em deficiência hídrica e posterior reidratação. As plantas com 35 cm de altura foram irrigadas todos os dias e mantidas à capacidade de campo até o início do experimento. A capacidade máxima de armazenamento de água dos vasos foi calculada pelo peso dos vasos irrigados e drenados seguindo a metodologia de Varone et al. (2012). O estudo foi dividido em dois tratamentos: T1 como grupo de plantas controle, vasos mantidos a capacidade máxima de armazenamento de água ao longo do experimento e T2 o grupo das plantas submetidas ao estresse hídrico com posterior reidratação. O experimento teve início no 1º dia com a suspensão total da irrigação que se estendeu por 35 dias, somente em T2. A reidratação dos vasos estressados se fez até alcançar a capacidade máxima de armazenamento de água do vaso inicial, do 1º dia de experimento. Os aspectos fisiológicos de reidratação foram analisados no dia seguinte, 36º dia, no 37º e 39º dia de experimento.



Figura 13 – Experimento montado com os indivíduos de *Copaifera langsdorffii* Desf. em casa de vegetação. Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu SP. Botucatu - SP, 2013.



Figura 14 – Indivíduos de *Copaifera langsdorffii* Desf. em casa de vegetação. Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu SP. Botucatu - SP, 2013.

Avaliação do desempenho ecofisiológico:

Potencial água do solo ($\Psi_{W_{solo}}$): As amostras do solo foram coletadas e posteriormente analisadas em Analisador de Potencial Água com Controlador de Temperatura, WP4-T (Decagon/EUA). As análises aconteceram logo após a coleta do material biológico.

Condutância estomática (g_s): As medições da condutância estomática foram efetuadas utilizando-se de um porômetro em estado de equilíbrio dinâmico Leaf Porometer

Modelo SC-1 (Decagon/EUA). As análises aconteceram respeitando os mesmos horários de *predawn* e *midday*.

Conteúdo relativo de água (CRA): As folhas completamente expandidas e expostas foram amostradas para determinar o conteúdo relativo de água da folha (CRA). Uma folha de cada planta tiveram seus limbos cortados em forma de retângulo e pesados imediatamente para obtenção do peso fresco (PF) durante as coletas do período de *midday*. Em seguida as amostras foram colocadas em placas de Petri, com papel de filtro, imersos em água deionizada e acondicionados por 24 horas a 5°C para reidratação de acordo com Elsheery e Cao (2008). Após esse período as amostras foram pesadas obtendo o peso turgido (PT) e em seguida levadas a estufa (temperatura \approx 60°C até peso constante) para obtenção de peso seco (PS) das amostras. Foi utilizada balança de precisão de 0,0001 g para determinação dos pesos fresco, túrgido e seco. A determinação do CRA foi feita de acordo com Smart e Bingham (1974), utilizando-se a fórmula:

$$CRA (\%) = \frac{(PF - PS)}{(PT - PS)} * 100$$

Fluorescência da clorofila *a*: Foram selecionadas folhas completamente expandidas e expostas para realizar medidas das variáveis da fluorescência da clorofila *a*, avaliadas com auxílio de um fluorômetro PAM – Junior, Chlorophyll – Fluorometer (WALZ/Alemanha). Diversas variáveis fotoquímicas foram calculadas com base em parâmetros de fluorescência da clorofila *a*: a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), rendimento quântico efetivo do Φ_{PSII} ($\Phi_{PSII} = \Delta F/F_m'$) medido de acordo com Genty et al. (1989), taxa de transporte de elétrons ($ETR = \Delta F/F_m' \times DFFF \times 0,5 \times 0,84$), dissipação fotoquímica [$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$] e dissipação não-fotoquímica [$NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$] (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Para a estimativa ETR, 0,5 foi usada como a fração de energia de excitação distribuída entre os fotossistemas, e 0,84 como a fração de absorção de luz (BAKER, 2008). As amostras das folhas foram cobertas com papel alumínio mantidas no escuro durante aproximadamente 30 minutos. A intensidade da curva de luz chega até 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ de DFFF (Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos). Os parâmetros da fluorescência da clorofila *a* foram aferidos através do fluorômetro nos horários de *predawn* (6 horas) e *midday* (12 horas), a fim verificar a porcentagem de alteração na fluorescência emitida com mínima e máxima exposição da planta a luz durante o dia (XU et al, 2008;. YANG; WANG; MIAO, 2010).

Análise dos dados

Todas as médias foram submetidas à análise de variância ANOVA e posteriormente feito o teste Tukey com valor de significância a 5% entre as médias.

Resultados

Relações hídricas

O conteúdo relativo de água na folha (CRA) apresentou diferença estatística entre os tratamentos no último dia da suspensão da irrigação, quando T2 estava há 35 dias sem irrigação e T1 manteve-se irrigado ao longo dos dias. Após a reidratação, os tratamentos não apontaram alteração estatística entre eles (Figura 15). O conteúdo relativo de água da folha (CRA) do tratamento estressado (T2) respondeu prontamente a reidratação, com aumento de 16,4% do seu valor de CRA submetido ao estresse para o dia seguinte a reidratação. Durante o último dia de estresse hídrico, T2 foi diferente significativamente que T1, e apresentou aproximadamente 15% de CRA menor que o tratamento controle (Figura 15).

A condutância estomática, g_s apresentou diferença estatística entre os tratamentos T1 e T2 em *predawn* (PD) no segundo e quarto dia após a reidratação (Figura 16PD). Em *midday* (MD), a diferença entre T1 e T2 ocorreu a partir do período de estresse em que T2 foi submetido. Após a reidratação, os tratamentos mantiveram a diferença estatísticas em todos os dias seguintes de avaliação (Figura 16MD).

O potencial água do solo ($\Psi_{w\ solo}$) em T2 foi avaliado para estimar a disponibilidade de água no solo durante o experimento. No início do experimento, antes da suspensão da irrigação, o valor de $\Psi_{w\ solo}$ foi de -0,005MPa. Após a interrupção da irrigação, o $\Psi_{w\ solo}$ em T2 caiu para -1,050 MPa no último dia do período de estresse hídrico (35° dia). No quarto dia após a reidratação dos vasos submetidos ao estresse hídrico, o $\Psi_{w\ solo}$ em T2 aumentou para -0,100 MPa.

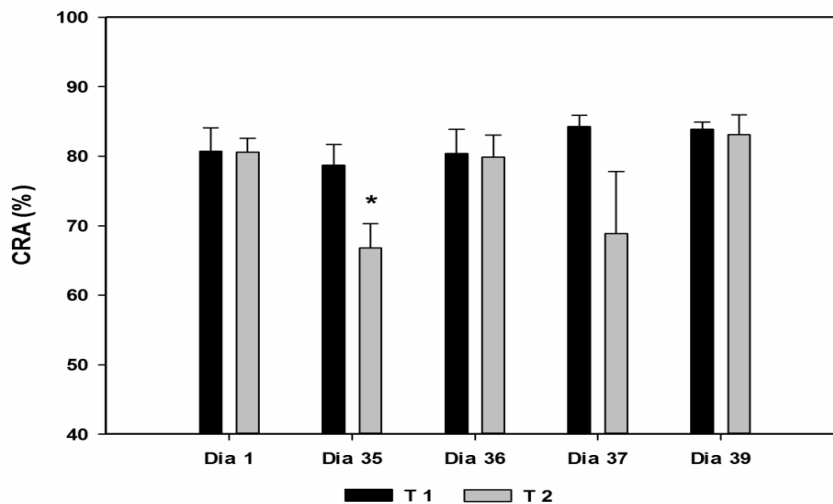


Figura 15 – Conteúdo Relativo de Água – CRA (%) de *Copaifera langsdorffii* Desf. nos dias de análises da suspensão de irrigação e posterior reidratação. T 1 – Tratamento Controle. T 2 – Tratamento submetido ao estresse. **Dia 35** – último dia de estresse (T 2). **Dia 36** – primeiro dia de reidratação. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%.

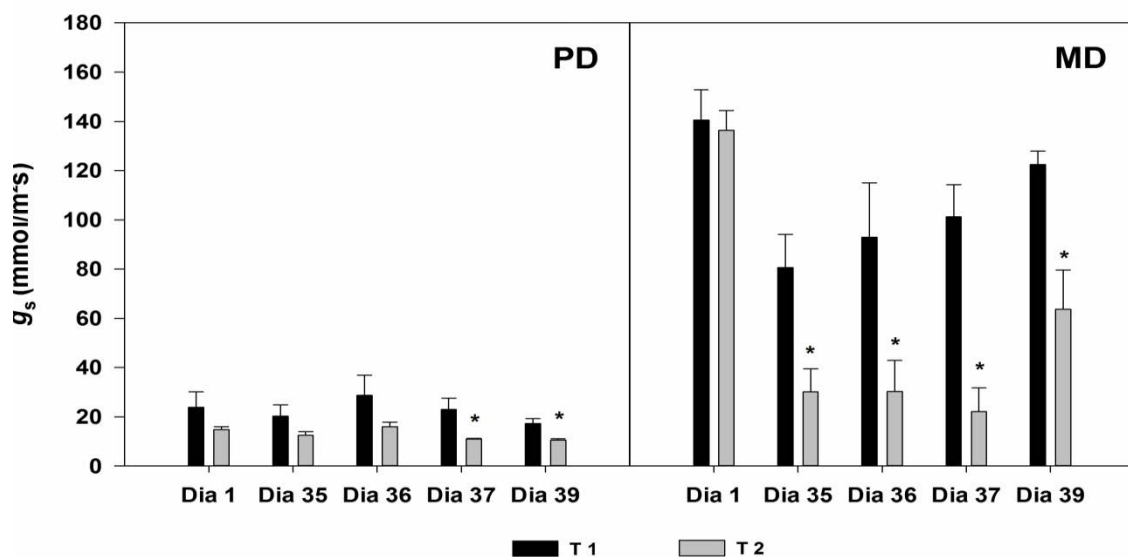


Figura 16 – Condutância estomática – g_s (mmol/m²s) de *Copaifera langsdorffii* Desf. nos dias de análises da suspensão de irrigação e posterior reidratação em relação aos horários do dia de *predawn* 6h00 (PD), *midday* 12h00 (MD). T 1 – Tratamento Controle. T 2 – Tratamento submetido ao estresse e posterior reidratação. **Dia 35** – último dia de estresse (T 2). **Dia 36** – primeiro dia de reidratação. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%.

Fluorescência da clorofila *a*

Os dados de eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos (T1 e T2) em nenhum dos horários analisados em PD e MD. Os menores valores apresentados de Fv/Fm foram 0,741 (\pm 0,02) em T2 referente ao quarto

dia após a reidratação em PD (Figura 17A-PD) e $0,722 (\pm 0,02)$ em T1 no primeiro dia de experimento em MD (Figura 17A-MD), valores que indicam fotoinibição.

A taxa de transporte de elétrons (ETR) exibiu alteração significativa entre os tratamentos (T1 e T2) em PD no 35º dia de tratamento, onde o T2 foi submetido ao estresse hídrico (Figura 17B-PD). Em MD, houve diferença significativa entre T1 e T2 no segundo dia de reidratação, com T2 70% maior que o valor de T1 (Figura 17B-MD). A dissipação fotoquímica (qP) somente apresentou diferença significativa entre os tratamentos (T1 e T2) no segundo dia de reidratação em MD (Figura 17C-MD). A dissipação não fotoquímica (NPQ), assim como em Fv/Fm, não indicou diferença estatística entre os tratamentos (T1 e T2) em nenhum horário das análises.

A curva de luz dos parâmetros da fluorescência da florofila *a* foi elaborada apenas no dia em que os parâmetros citados acima apresentaram diferença estatística entre os tratamentos. O 37º dia de avaliação indicou diferença estatística entre T1 e T2 em ETR e qP (Figura 17B e C). Os valores de ETR em T2 com $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ da curva, é 41,3% maior que o valor de T1 na mesma intensidade de DFFF. Em qP, o valor de T2 na intensidade de $125 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ é 30,8% maior que T1. Apesar de NPQ não indicar diferença significativa entre os tratamentos, T1 foi 18,2% maior que T2 com $420 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ na curva de DFFF. Ao final da curva, com $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, os valores de NPQ dos tratamentos são próximos, com $1,466 (\pm 0,20)$ em T1 e $1,458 (\pm 0,29)$ em T2 (Figura 18).

A curva de luz do rendimento quântico efetivo do PSII (Φ_{PSII}) foi elaborada nos dois tratamentos (T1 e T2) referenciando ao 35º dia, como o último dia em que T2 estava submetido ao estresse hídrico e no 37º dia quando as análises dos parâmetros de fluorescência da clorofila (ETR e qP) em MD apresentaram diferença significativa (Figura 17B e C) entre os tratamentos. No 35º dia, T2 apresentou maior Φ_{PSII} que T1 mesmo submetido ao estresse hídrico. Ao final da curva, com maior DFFF, os dois tratamentos (estressado e controle) possuem o mesmo Φ_{PSII} . Dois dias após a reidratação (37º dia), a diferença entre T2 e T1 aumentou, sendo o Φ_{PSII} de T2 maior em comparação com T1 (Figura 19).

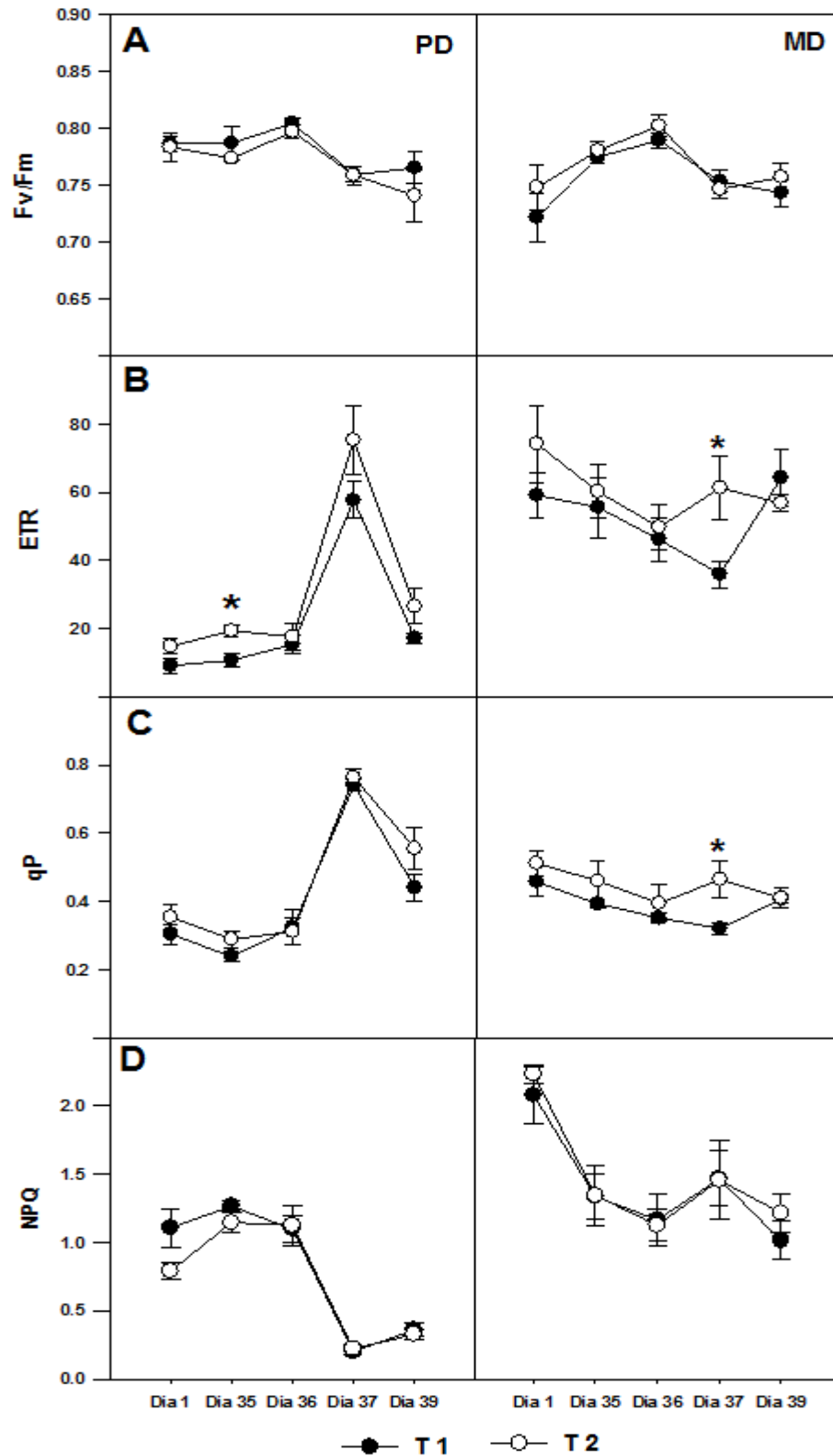


Figura 17 – A. Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m). B. Taxa de transporte de elétrons (ETR) referente a DFFF $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. C. *Quenching* fotoquímico (q_p) referente a DFFF $125 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. D. *Quenching* não fotoquímico (NPQ) referente a DFFF $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* analisados ao longo dos dias de experimento em ambos os tratamentos. T1 – tratamento controle, T2 – tratamento submetido ao estresse hídrico e posterior reidratação. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%. (*) com diferença estatística entre os tratamentos.

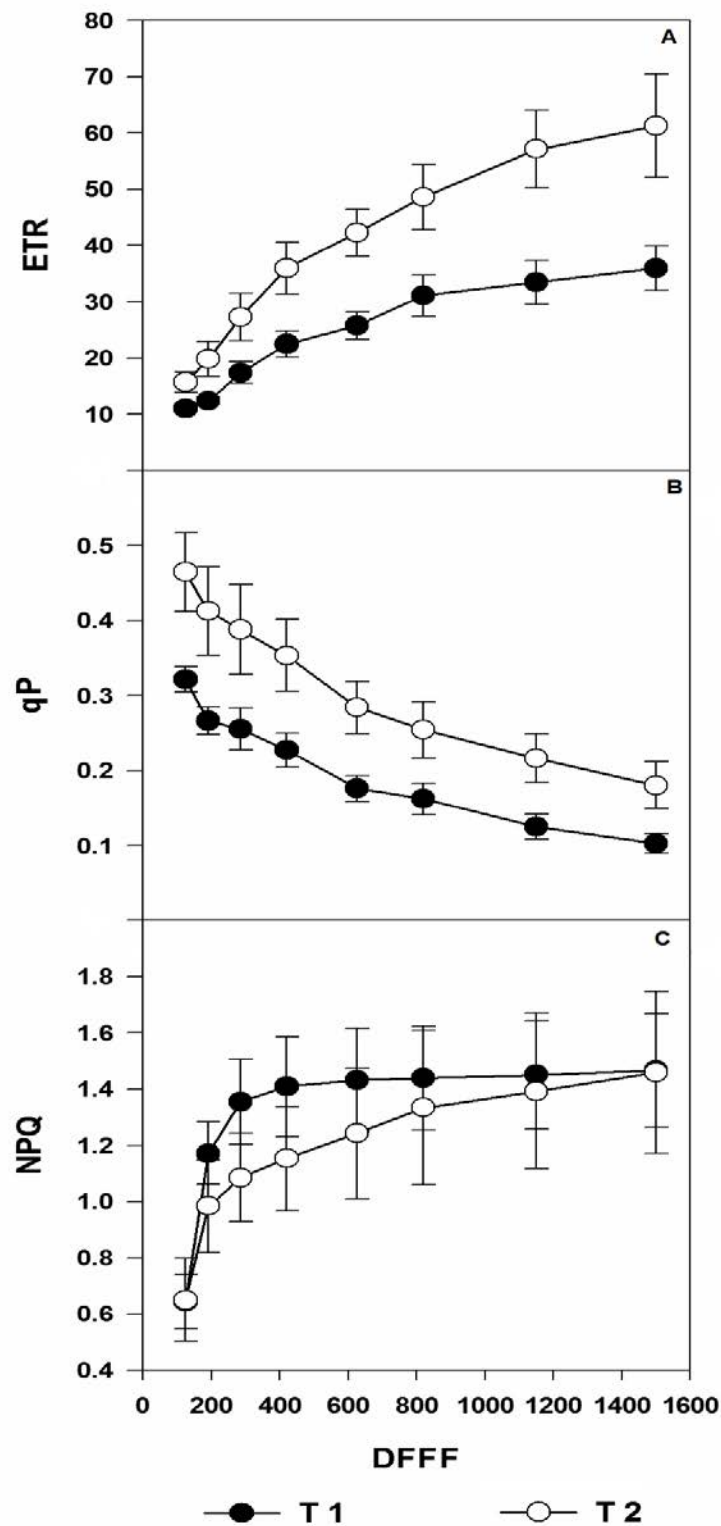


Figura 18 – Curva de luz em relação aos parâmetros de fluorescência de clorofila *a* do **Dia 37** (2º dia de reidratação) no período de *midday*. Dia de avaliação que apresentou diferença estatística entre os tratamentos. **T1** – tratamento controle, **T2** – tratamento submetido ao estresse hídrico e posterior reidratação. **A.** **ETR** – taxa de transporte de elétrons. **B.** **qP** – *quenching* fotoquímico. **C.** **NPQ** – *quenching* não fotoquímico. Valores referentes às médias e erro padrão. Dados submetidos à análise de variância (ANOVA) e posterior teste de Tukey com nível de significância a 5%.

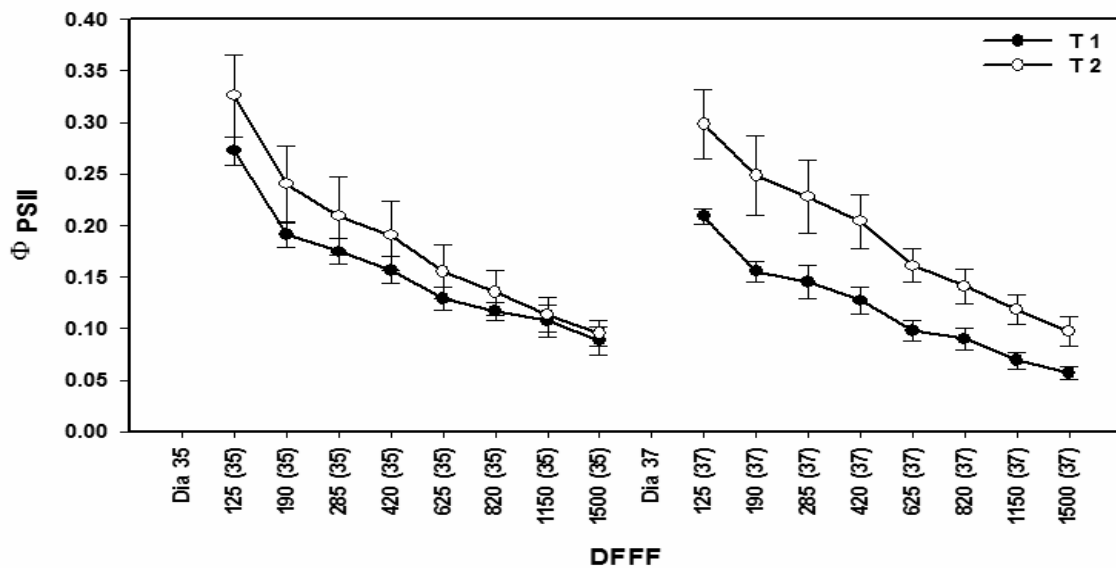


Figura 19 - Curva de luz do Rendimento quântico efetivo Φ PSII. De acordo com os tratamentos T1 (Controle) e T2 (Estressado e reidratado). **Dia 35** último dia de suspensão de irrigação em T2. **Dia 37** dois dias após a reidratação que apresentou diferença significativa entre os tratamentos ($P < 0,05$) em T2. Valores referentes às médias e erro padrão

Discussão

Os resultados deste estudo apresentam as respostas de relações hídricas e eficiência fotoquímica de *C. langsdorffii* para superar o período de déficit hídrico e posterior recuperação com a reidratação controlada. Com a reidratação, as plantas de *C. langsdorffii* apresentaram valores de CRA acima de 70%. Segundo Chaves, Maroco e Pereira (2003) a partir desse valor não ocorrem graves danos a fotossíntese, reforçado com o estudo de Bacelar et al. (2007), que mostra a relação direta do estado hídrico da planta com as alterações da eficiência fotossintética.

A condutância estomática (g_s) em *midday* (MD) apresentou diferença significativa entre os tratamentos no último dia do estresse hídrico (35º dia) e nos quatro dias seguintes a reidratação. O tratamento estressado (T2) não recuperou g_s totalmente mesmo quatro dias depois da reidratação (Figura 16MD), corroborando com Gimenez, Gallardo e Thompson (2005), g_s pode demorar várias horas, até dias, para recuperar os valores similares aos valores não estressados, uma vez que o déficit hídrico diminui. A lenta resposta de g_s se contrapõem a rápida recuperação dos valores de CRA. Portanto, menores valores de g_s indicam um mecanismo de controle de perda de água de *C. langsdorffii* para superar o déficit hídrico controlado provavelmente por regulação hormonal. Por meio da regulação da abertura estomática, a planta é capaz de modular as taxas de condutância estomática de acordo com as possibilidades e as necessidades do seu balanço hídrico (SULLIVAN; EASTIN, 1974;

FARQUHAR; SHARKEY, 1982; LARCHER, 2000; ENGELBRECHT; KURSAR; TYREE, 2005; ZHANG et al., 2010; CARVALHO, 2008; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013).

O rápido aumento da eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) com a reidratação encontrados neste estudo (Figura 17A), está de acordo com Cornic (2000), e indica que respostas instantâneas na eficiência quântica das plantas reidratadas sugere que os mecanismos fotoquímicos e bioquímicos não foram danificados pela escassez de água, mesmo com a diminuição de g_s (Figura 16) e apesar do rápido aumento de CRA (Figura 15). F_v/F_m não apresentou diferença significativa entre os tratamentos (T1 e T2) em nenhum dos períodos das coletas de *predawn* (PD) e *midday* (MD). O menor valor de F_v/F_m foi 0,74 em T2 quatro dias após a reidratação em PD. Este valor indica fotoinibição segundo Maxwell e Johnson (2000), onde valores de F_v/F_m abaixo de 0,75 indicam danos fotossintéticos na planta. A recuperação dos valores de F_v/F_m para acima de 0,75 no mesmo dia indicando fotoinibição dinâmica, ou seja, fotoproteção de acordo com Souza e Ribeiro (2008). Segundo Farquhar et al. (1989), altos ou moderados níveis de intensidade de radiação combinados com outros estresses ambientais, neste caso a deficiência hídrica, podem levar a fotoinibição dinâmica (reduções reversíveis de F_v/F_m) não afetando portanto seu crescimento. As estratégias de ajuste da espécie em estudo, encontrada em fisionomias do Cerrado, corroboram os dados de Veiga e Habermann (2013) que apontam espécies deste ecossistema capazes de exibir comportamento de fotoproteção quando estão em deficiência hídrica.

As respostas da dissipação não fotoquímica e, principalmente, da fotoquímica (NPQ e q_P , respectivamente), demonstraram correlação com às variações no CRA (Figura 15) que aumentou prontamente seus valores com a reidratação de T2 em MD no dia seguinte mas caiu novamente no segundo dia de reidratação (37 ° dia) onde apresentou diferença estatística entre os tratamentos em q_P (Figura 17C). Essas alterações indicam que o fluxo elétrons pode ter sido desviado de processos fotoquímicos para mecanismos de dissipação de energia não fotoquímica no período de baixa disponibilidade hídrica comprovado pelo baixo CRA (ÖGREN, 1990; TEZARA et al., 2003). Portanto, quando uma planta não é capaz de se ajustar ao déficit hídrico e usar a quantidade de radiação incidente para fotossíntese, o excesso de energia não utilizado na reação fotoquímica deve ser dissipado para evitar a produção de espécies reativas de oxigênio (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009).

O aumento dos valores de ETR e q_P (Figura 18A e B) apresentado no segundo dia de reidratação em MD indica que a proporção de centros de reação que estão “abertos” é maior (LU; ZHANG, 1999) e a capacidade de transporte de elétrons foi otimizada (Zhao et al.,

2007). O aumento na capacidade fotossintética, através otimização da "abertura" dos centros de reação PSII (medida como qP), resulta na energia da luz e aumento da capacidade fotossintética em função do aumento do transporte de elétrons (medido como ETR) (ZHAO et al. , 2007). Fv/Fm e qP diminuíram em condições de déficit hídrico, referente ao último dia de estresse de T2, principalmente porque o déficit hídrico reduziu a eficiência de captura de energia nos centros de reação do PSII. Concluímos que a diminuição do qP nesta situação sugere que a deficiência hídrica pode prejudicar centros de reação do PSII e promover o fechamento de centros de reação do PSII (ROHÁČEK; BARTÁK, 1999) avaliados neste estudo. Com a reidratação das plantas, qP apresentou aumento principalmente no segundo dia da reidratação (37º dia) tanto em PD como em MD (Figura 17C).

A curva de luz do rendimento quântico efetivo do PSII (Φ_{PSII}) apresentou diferença entre os tratamentos de acordo com o último dia de estresse hídrico e dois dias após a reidratação (dias 35º e 37º respectivamente). De acordo com Baker (2008) quando Φ_{PSII} diminui à medida que aumenta DFFF ocorre a queda da eficiência operacional do PSII do aparato fotossintético. No último dia de estresse hídrico, o tratamento controle (T1) apresentou eficiência menor que o tratamento submetido ao estresse (T2), indicando que o estresse hídrico não afetou Φ_{PSII} da *C. langsdorffii* e no ponto de saturação da curva de luz, os valores de eficiência quântica dos tratamentos se assemelham corroborando Baker (2008) dito anteriormente.

Conclusão

A variável que respondeu prontamente a reidratação foi o CRA, no período de *midday* com a reidratação, quando as plantas submetidas ao estresse se igualaram ao tratamento controle. As plantas em déficit hídrico apresentaram diminuição dos valores da condutância estomática como mecanismos de controle da perda de água. Esta variável não respondeu prontamente a reidratação controlada. O tratamento submetido ao estresse hídrico recupera a capacidade de fotoproteção assim que retorna a disponibilidade hídrica.

Referências Bibliográficas

APG III. THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, v.161, n. 2, p. 105-121, Oct. 2009.

- BACELAR, E. A.; SANTOS, D.L.; MOUTINHO-PEREIRA, J.M.; LOPES, J.I.; GONÇALVES, B.C.; FERREIRA, T.C.; CORREIA, C.M. Physiological behaviour, oxidative damage and antioxidative protection of olive trees grown under different irrigation regimes. *Plant and Soil*, v.292, p.1 – 12. 2007.
- BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.89-113. 2008.
- CARVALHO, P.E.R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, v.1. 1039p. 2003.
- CARVALHO, M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species. *Plant Signaling & Behavior*, v.3, n.3, p.156 – 165. 2008.
- CASTRO, A.A.J.F.; MARTINS, F.R.; TAMASHIRO, J.Y.; SHEPERD, G.J. How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. v.86, p.192-224. 1999.
- CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. v.103, p.551–560. 2009.
- CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.P. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, v. 30, p.239 – 264. 2003.
- CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Science*, v.5, p.187-188. 2000.
- ELSHEERY, N.I.; CAO, E.K.F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiology Plant*. v.30, p.769-777. 2008.
- ENGELBRECHT, B.M.J.; KURSAR, T.A.; TYREE, M.T. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*. v. 19, p. 312–321. 2005.
- FARQUHAR, G.D.; WONG, S.C.; EVANS, J.R.; HUBICK, K.T. 1989. Photosynthesis and gas exchange. In: Jones, H.G., Flowers, T.J., Jones, M.B. (Eds.), *Plants Under Stress*.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, v.33, p. 317 – 345.1982.

- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochimica et Biophysica Acta*, v.990, p.87-92. 1989.
- GIMENEZ, C.; GALLARDO, M.; THOMPSON, R.B. 2005. Plant–water relations. *Encyclopedia of Soils in the Environment*, 2005, p. 231-238.
- GOUVEIA, G.P.; FELFILI, J.M. Fenologia de comunidades de cerrado e de mata de galeria no Brasil central. *Revista Árvore* v.22, n.4, p. 443 – 450. 1998.
- GUÀRDIA, M.; FERNÁNDEZ, J.; ELENA, G.; FLECK, I. Stomatal patchiness in the Mediterranean holm oak (*Quercus ilex* L.) under water stress in the nursery and in the forest. *Tree Physiology*. v.32, p.829–838. 2012.
- KUDOYAROVA, G. R.; KHOLODOVA, V. P.; VESELOV, D. S. Current State of the Problem of Water Relations in Plants under Water Deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, v. 60, n. 2, p. 165–175. 2013.
- LARCHER, W. 2000. A Planta sob Estresse. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. p.341-478.
- LU, C.; ZHANG, J. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* v.50, p.1199 – 1206. 1999.
- MACHADO, J. W. B. Relação origem/solo e tolerância à saturação hídrica de *Copaifera langsdorffii* Desf. 1990. 140 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1990
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v. 51, n. 345, p. 659 – 668. 2000.
- MEYER, S.; GENTY, B. Heterogeneous inhibition of photosynthesis over the leaf surface of *Rosa rubiginosa* L. during water stress and abscisic acid treatment: induction of a metabolic component by limitation of CO₂ diffusion. *Planta* 210, p.126-131. 1999.
- MIRANDA, I.S. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de cerrado em Alter-do-Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica* v.18, p.235 – 240. 1995.

- ÖGREN, E. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a probe for drought stress in willow leaves. *Plant Physiology*. v.93, p.1280- 1285. 1990.
- PRIETO, P.; PEÑUELAS, J.; LLUSIÀ, J.; ASENSIO, D.; ESTIARTE, M. Effects of long-term experimental night-time warming and drought on photosynthesis, Fv/Fm and stomatal conductance in the dominant species of a Mediterranean shrubland. *Acta Physiologiae Plantarum*. v.31, p.729–739. 2009.
- ROHÁČEK, K.; BARTÁK, M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* v.37, p.339-363. 1999.
- SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid estimates of relative water content. *Plant Physiology*, v. 53, p. 258-260. 1974.
- SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V. Respostas fisiológicas às variações ambientais de espécies tropicais arbóreas de diferentes classes sucessionais: alterações na fluorescência da clorofila, trocas gasosas e dissipação térmica. In: PRADO, C.H.B.A.; CASALI, C.A. *Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral*. Barueri, editora Manole. 2008.
- SULLIVAN, C.Y.; EASTIN, J.D. Plant physiological responses to water stress. *Agricultural Meteorology*, v.14, p.113 – 127.1974.
- TEZARA, W.; MARTÍNEZ, D.; RENGIFO, E.; HERRERA, A. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. *Annals of Botany*. v.92, p.757-765. 2003.
- VARONE, L.; RIBAS-CARBO, M.; CARNODA, C.; GALLÉ, A.; MEDRANO, H.; GRATANI, L.; FLEXAS, J. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress. *Environmental and Experimental Botany*, v.75, p. 235– 247. 2012.
- VAZ, M.; PEREIRA, J.S.; GAZARINI, L.C.; DAVID, T.S.; DAVID, J.S.; RODRIGUES, A.; MAROCO, J.; CHAVES, M.M. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). *Tree Physiology* v.30, p.946–956. 2010

- VEIGA, E.B.; HABERMANN, G. Instantaneously measured traits may detect non-plastic ecophysiological performances in response to drought, explaining distributions of *Styrax* species in the Cerrado. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-013-0919-4. 2013.
- XU, X.; PENG, G.; WU, C.; KORPELAINEN, H.; LI, C. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*. v. 28, p.1751-1759. 2008.
- YANG, F.; WANG, Y.; MIAO, L. Comparative physiological and proteomic responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Plant Physiology*. v.139, p.388-400. 2010.
- ZHAO, L.Y. et al. *Chinese J. Eco-Agr.* 15: 63-662007.
- ZHANG, Y.H.; CHEN, L.J.; HE, J.L.; QIAN, L.S.; WU, L.Q.; WANG, R.F. Characteristics of chlorophyll fluorescence and antioxidative system in super-hybrid rice and its parental cultivars under chilling stress. *Biologia Plantarum*. v.54, n.1, p.164-168.2010.

5. Considerações finais

A espécie *C. langsdorffii* apresentou as mesmas respostas fisiológicas quando submetidas ao estresse hídrico no Cerrado e em casa de vegetação. É possível dizer que a espécie está ajustada as condições de deficiência hídrica ao exibir a capacidade de recuperação das variáveis fisiológicas analisadas. A intensidade do estresse causado pelo déficit hídrico leva a diferentes níveis de ajustes fisiológicos inerentes ao local de experimentação. Em condições de campo o período de exposição à seca é maior, porém o porte dos indivíduos permite supor que o sistema radicular está amplamente distribuído até as regiões mais profundas do solo. Por outro lado, em condições semi-controladas, embora o contato das raízes com a água esteja relacionado com a capacidade de campo imposta nos tratamentos (controle e reidratação), o porte dos indivíduos estudados é menor. Estas diferenças podem influenciar os resultados obtidos, porém o padrão de resposta e ajustes hídricos e bioquímicos pôde ser observado.

Os referenciais bibliográficos referentes às relações hídricas e eficiência fotoquímica apontam inúmeros estudos realizados em diferentes condições experimentais. No entanto, as avaliações das respostas fisiológicas de plantas nativas do Cerrado possibilitam a compreensão de estratégias ecofisiológicas evolutivamente moldadas pelas condições sazonais típicas das fisionomias vegetacionais onde o Cerrado é caracterizado. Respostas à falta de água e interpretação da variação da disponibilidade hídrica ao final da época seca fazem das espécies do Cerrado bons modelos biológicos de estudo na fisiologia vegetal sobre o efeito sazonal do ambiente. O estudo do efeito dos fatores abióticos na produção de espécies reativas de oxigênio, analisando os extratos enzimáticos, correlaciona o estresse oxidativo a capacidade de resposta às condições de seca. O conjunto desses dados, aliados a estudos futuros que envolvam aspectos moleculares da rota de biossíntese do ABA, efeito das aquaporinas na condutância hidráulica e avaliações hormonais em diferentes condições hídricas poderão trazer avanços sobre a capacidade de ajuste das plantas a diferentes ambientes.

6. Referências Bibliográficas

- AB'SABER, A. 2007. Os domínios de Natureza no Brasil. Potencialidades Paisagísticas. 4ª ed. Ateliê Editorial. São Paulo. 160p.
- ALMEIDA, L.F.R. et. al. 2012. Efeito do déficit hídrico nas respostas fisiológicas de *Copaifera langsdorffii* desf. Dados não publicados.
- APG III. THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, v.161, n. 2, p. 105-121, Oct. 2009.
- BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.89-113. 2008.
- BATALHA, M.A. 2011. O cerrado não é um bioma. *Biota neotropica*. São Paulo, v.11, 4p.
- BERGONCI, J.I.; BERGAMASCHI, H.; BERLATO, M.A.; SANTOS, A.O. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.35, n.8, p.1531 – 1540. 2000.
- BLAIN, G.C. Revisiting the probabilistic definition of drought: strengths, limitations and an agrometeorological adaptation. *Bragantia*, Campinas, v. 71, n. 1, p.132-141. 2012.
- BUSSOTI, F.; NALI, C. Chlorophyll fluorescence: From theory to (good) practice. An introduction. *Environmental and Experimental Botany*, v. 73, p. 1–2. 2011.
- CARUSO, A.; CHEFDOR, F.; DEPIERREUX, C.; DELMOTTE, F.M.; KAHLEM, G.; MORABITO, D. Physiological characterization and identification of genes 17 differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. *Journal of Plant Physiology*. v. 165, p. 932-941. 2008.
- CARVALHO, M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species. *Plant Signaling & Behavior*, v.3, n.3, p.156 – 165. 2008.
- CARVALHO, P.E.R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, v.1. 1039p. 2003.

- CASTRO, A.A.J.F.; MARTINS, F.R.; TAMASHIRO, J.Y.; SHEPERD, G.J. How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. v.86, p.192-224. 1999.
- CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; BOSABALIDIS, A.M. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. *Environmental and Experimental Botany*. v. 42, p.113-120. 1999.
- CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. v.103, p.551–560. 2009.
- CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.P. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, v. 30, p.239 – 264. 2003.
- CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P.; OSÓRIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, v.89, p.907-916. 2002.
- COUTINHO, L. M. O conceito de Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* ed.1, v.1, p.17-23. 1978.
- COUTINHO, L.M. O bioma do cerrado. In *Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois* (A.L. Klein, ed.). São Paulo: Editora da Unesp, São Paulo, 2002. p.77-91.
- DEMMIG-ADAMS, B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, v.1020, p.1-24. 1990.
- DURIGAN, G.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M.F. Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil, *Scientia Agricola* v.64, n.4, p.355-363. 2007.
- DURIGAN, G.; NISHIKAWA, D.L.L.; ROCHA, E.; SILVEIRA, E.R.; PULITANO, F.M.; REGALADO, L.B.; CARVALHAES, M.A.; PARANAGUÁ, P.A.; RANIERI, V.E.L. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de Cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. *Acta Botânica Brasílica*. v.16, ed.3, p.251-262. 2002.
- ELSHEERY, N.I.; CAO, E.K.F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiology Plant*. v.30, p.769-777. 2008.

- ENGELBRECHT, B.M.J.; KURSAR, T.A.; TYREE, M.T. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*. v. 19, p. 312–321. 2005.
- FARQUHAR, G.D.; WONG, S.C.; EVANS, J.R.; HUBICK, K.T. 1989. Photosynthesis and gas exchange. In: Jones, H.G., Flowers, T.J., Jones, M.B. (Eds.), *Plants Under Stress*.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, v.33, p. 317 – 345.1982.
- FAVORETTO, V.F.; MARTINEZ, C.A.; SORIANI, H.H.; FURRIEL, R.P.M. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. *Environmental and Experimental Botany*. v.70, p.20–28. 2011.
- FRANCO, A.C. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA P. S, MARQUIS, R. J (Eds). *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Irvington: Columbia University Press.,2002, p. 178-197.
- FREITAS, C. V.; OLIVEIRA, P. E. Biologiareprodutiva de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v.25, n.3, p.311-321,2002.
- GAO, S.; OUYANG, C.; WANG, S.; XU, Y.; TANG, L.; CHEN, F. Effects of salt stress on growth, antioxidant enzyme and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. seedlings. *Plant Soil Environment*, v.54, n.9, p.374–381,2008.
- GASPAR, T.; FRANCK, T.; BISBIS, B.; KEVERS, C.; JOUVE, L.; HAUSMAN, J.F.; DOMMES, J. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation*,v.37,n. 1, p.263–285,2002.
- GIMENEZ, C.; GALLARDO, M.; THOMPSON, R.B. Plant–water relations. *Encyclopedia of Soils in the Environment*, p.231-238, 2005.
- GOUVEIA, G. P.; FELFILI, J. M. Fenologia de comunidades de cerrado e de mata de galeria no Brasil central. *Revista Árvore*, v.22, n.4, p. 443 – 450,1998.
- GUO, J.; YANG, Y.; WANG, G.; YANG, L.; SUN, X. Ecophysiological responses of *Abiesfabri* seedlings to drought stress and nitrogen supply. *Physiologia Plantarum*, v.139, p.335-347. 2010.

- HABERMANN, G.; ELLSWORTH, P.F.V.; CAZOTO, J.L.; SIMAO, E.; BIERAS, A.C. Comparative gas exchange performance during the wet season of three Brazilian *Styrax* species under habitat conditions of cerrado vegetation types differing in soil water availability and crown density. *Flora*, v.206, p.351–359, 2011.
- HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.24, n. 1, p.519 – 570,1973.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE) Climate Change. 2007. *Synthesis Report*. Cambridge University Press. 1330p.
- JACKSON, R. B.; SPERRY, J. S.; DAWSON, T. E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, v.5, n. 1, p.482-488, 2000.
- KRONKA, F. J. N.; NALON, M. A.; MATSUKUMA, C. K.; KANASHIRO, M. M.; YWANE, M. S. S.; PAVÃO, M.; DURIGAN, G.; LIMA, L. M. P. R.; GUILLAUMON, J. R.; BAITELLO, J. B.; BORGIO, S. C.; MANETTI, L. A.; BARRADAS, A. M. F.; FUKUDA, J. C.; SHIDA, C. N.; MONTEIRO, C. H. B.; PONTINHA, A. A. S.; ANDRADE, G. G.; BARBOSA, O.; SOARES, A. P. 2005. Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Florestal, Imprensa Oficial, São Paulo.
- KUDOYAROVA, G. R.; KHOLODOVA, V. P.; VESELOV, D. S. Current State of the Problem of Water Relations in Plants under Water Deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, v. 60, n. 2, p. 165–175,2013.
- LARCHER, W. 2000. A Planta sob Estresse. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. p.341-478.
- LIU, C.; LIU, Y.; GUO, K.; FAN, D.; LI, G.; ZHENG, Y. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, v. 71, n. 1, p.174–183, 2011.
- LORENZI, H. 2002. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum: Nova Odessa, São Paulo. 2ª Ed. 349p.
- MACHADO, J. W. B. Relação origem/solo e tolerância à saturação hídrica de *Copaifera langsdorffii* Desf. 1990. 140 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1990

- MAILLARD, P.; COSTA-PEREIRA, P.S. Estimating the age of regeneration of Cerrado using Landsat images. *Revista Geográfica Acadêmica*, v.5, n.1, p. 34 – 47,2011.
- MARTINEZ, C.A.; LOUREIRO, M.E.; OLIVA, M.A.; MAESTRI, M. Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum curtilobum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress. *Plant Science*, v.160, n. 1, p. 505–515,2001.
- MELO JUNIOR, J. C. F.; BONA, C.; CECCANTINI, G. Anatomia foliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas de Cerrado. *Biotemas*, v.25, n.4, p. 29 –36, 2012.
- MIRANDA, I.S. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de cerrado em Alter-do-Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica*, v.18,n. 1, p.235 – 240, 1995.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente – *Bioma Cerrado*. Disponível em: <http://www.mma.gov.br>. Acesso em 07 de maio de 2013.
- MOONEY, H. A.; PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J. Plant physiological ecology today. *Bio Science*, v.37, n.1, p.18 – 20,1987.
- OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; ASENSIO, D.; LLUSIÀ, J. Chlorophyll fluorescence responses to temperature and water availability in two-co-dominant Mediterranean shrub and tree species in a long-term field experiment simulating climate change. *Environmental and Experimental Botany*, v.71, n. 1, p.123–127,2011.
- OLIVEIRA P.S.; MARQUIS, R.J. 2002. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press: New York. 1ªEd. 289p.
- OSMOND, C.B.; AUSTIN, M.P.; BERRY, J.A.; BILLINGS, W.D.; BOYER, J.S.; DACEY, J.W.H.; SMITH, S.D.; WINNER, W.E. Stress physiology and the distribution of plants. *Bioscience, How Plants Cope: Plant Physiological Ecology*, v. 37, n. 1p. 38 – 48.1987.
- PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; SANTOS, F.A.M. Fenologia da copaíba (*Copaiferalangsdorffii*Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v.25, n.2, p.183-194. 2002.
- PEREIRA, A.R. Simplificando o balanço hídrico de Thornthwaite-Mather. *Bragantia*, Campinas, v.64, n.2, p.311-313. 2005.

- RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*. v.60, p.57-109.2003.
- RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, v.80, p.223–230.1997.
- RESENDE, M.L.V.; SALGADO, S.M.L.; CHAVES, Z.M. Espécies Ativas de Oxigênio na Resposta de Defesa de Plantas a Patógenos. *Fitopatologia Brasileira*. v.28, n.2, p.123 – 130. 2003.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: S. M. Sano & S. P. Almeida (eds.), Cerrado: ambiente e flora. EMBRAPA - CPAC, Planaltina. p. 89-166.
- RIBEIRO, R.V.; SOUZA, G.M.; MANZATTO, A.G.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. *Revista Árvore*, v.28, n.1, p.21 – 27. 2004.
- RODRIGUES, R.R.; NAVES, A.G. 2000. Heterogeneidade florística de matas ciliares. In: Rodrigues RR, Leitão-Filho HF (Eds), Matas ciliares: conservação e recuperação, p. 45-72. EDUSP, FAPESP, São Paulo.
- RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.B.A.; SOUZA, J.D. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian Society of Plant Physiology*. v.21, n.3, p.197-208. 2009.
- SANKARAN, M.; HANAN, N.P.; SCHOLLES, R.J.; RATNAM, J.; AUGUSTINE, D.J.; CADE, B.S.; GIGNOUX, J.; HIGGINS, S.I.; LE ROUX, X.; LUDWIG, F.; ARDO, J.; BANYIKWA, F.; BRONN, A.; BUCINI, G.; CAYLOR, K. K.; COUGHENOUR, M.B.; DIOUF, A.; EKAYA, W.; FERAL, C.J.; FEBRUARY, E.C.; FROST, P.G.H.; HIERNAUX, P.; HRABAR, H.; METZGER, K.L.; PRINS, H.H.T.; RINGROSE, S.; SEA, W.; TEWS, J.; WORDEN J.; ZAMBATIS, N. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, London, v.438, n.8, p.846-849. 2005.
- SANTOS, C.M.; VERISSIMO, V.; WANDERLEY FILHO, H.C.L.; FERREIRA, V.M.; CAVALCANTE, P.G.S.; ROLIM, E.V.; ENDRES, L. 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 subject to water stress. *Industrial Crops and Products*, v.41, p. 203– 213. 2013.

- SAPETA, H.; COSTA, J.M.; LOURENÇO, T.; MAROCO, J.; LINDE, P, OLIVEIRA, M.M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany* v.85, p.76– 84.2013.
- SCHÄFER, K.V.R. Canopy stomatal conductance following drought, disturbance, and death in an upland oak/pine forest of the New Jersey Pine Barrens, USA. *Frontiers in Plant Science - Functional Plant Ecology*.v.15, n.2, 7p.2011
- SHAO, H.-B.; CHU, L.-Y.; JALEEL, C.A.; ZHAO, C.-X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*. v. 331, p.215–225. 2008.
- SHEFFIELD, J.; WOOD, E.F. Project changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics*.v.31, p.79-105. 2008.
- SILVA, J.M.C.; BATES, J.M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*, v.52, p.225-233, 2002.
- SKARPE, C. Dynamics of savanna ecosystems. *Journal of Vegetation Science*.v.3, p. 293-300.1992.
- SMIRNOFF, N. Tansley Review No. 52 The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation, *New Phytologist*, v. 125, p.27-58.1993.
- SULLIVAN, C.Y.; EASTIN, J.D. Plant physiological responses to water stress. *Agricultural Meteorology*, v.14, p.113 – 127.1974.
- SWAINE, M.D. Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *Journal of Vegetation Science* v.3, p. 365-374.1992.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2004. Fisiologia vegetal. 3.ed. Artimed, Porto Alegre. 820p.
- VARGAS, M.A.T.; HUNGRIA, M. 1997. Biologia dos solos dos cerrados. Embrapa-CPAC, Planaltina.
- VARONE, L.; RIBAS-CARBO, M.; CARNODA, C.; GALLÉ, A.; MEDRANO, H.; GRATANI, L.; FLEXAS, J. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in

nurseries: Different response to water stress. *Environmental and Experimental Botany*, v.75, p. 235–247.2012.

VAZ, M.; PEREIRA, J.S.; GAZARINI, L.C.; DAVID, T.S.; DAVID, J.S.; RODRIGUES, A.; MAROCO, J.; CHAVES, M.M. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). *Tree Physiology* v.30, p.946–956.2010.

VEIGA, E.B.; HABERMANN, G. Instantaneously measured traits may detect non-plastic ecophysiological performances in response to drought, explaining distributions of *Styrax* species in the Cerrado. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-013-0919-4. 2013.

VETAAS, O. R. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science*.v.3, p.337-344.1992.

XU, X.; PENG, G.; WU, C.; KORPELAINEN, H.; LI, C. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*. v. 28, p.1751-1759. 2008.

ZHANG, Y.H.; CHEN, L.J.; HE, J.L.; QIAN, L.S.; WU, L.Q.; WANG, R.F. Characteristics of chlorophyll fluorescence and antioxidative system in super-hybrid rice and its parental cultivars under chilling stress. *Biologia Plantarum*. v.54, n.1, p.164-168.2010.