

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 28/02/2020.



unesp

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



RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E ESTRUTURAIS EM PLANTAS SUBMETIDAS A ESTRESSE HÍDRICO RECORRENTE EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUZ

ANGÉLICA LINO RODRIGUES

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Câmpus de Botucatu,
UNESP, para obtenção do título de
Doutor no Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração: Fisiologia e
Bioquímica Vegetal.

Botucatu - SP

2018



unesp

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



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

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E ESTRUTURAIS EM PLANTAS
SUBMETIDAS A ESTRESSE HÍDRICO RECORRENTE EM
DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUZ

ANGÉLICA LINO RODRIGUES

PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA

ORIENTADOR

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

Botucatu – SP

2018

FICHA CATALOGRÁFICA

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Rodrigues, Angélica Lino.

Respostas fisiológicas e estruturais em plantas submetidas a estresse hídrico recorrente em diferentes condições de luz / Angélica Lino Rodrigues. - Botucatu, 2018

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida

Capes: 20303033

1. Secas. 2. Leguminosa. 3. Aclimação (Plantas). 4. Desidratação (Hídrica). 5. Plantas - Efeito da luz.

Palavras-chave: Copaifera langsdorffii; aclimação; luminosidade; marca de estresse; seca.

DEDICATÓRIA

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

*Aos meus pais, Sebastião e Célia.
Meus irmãos Luís Fernando e Mariana.
Minha cunhada quase irmã Luciene
Minha madrinha Maria Helena.
Pelo apoio incondicional, paciência e acreditarem em mim.
Amo vocês!*

AGRADECIMENTOS

À Deus, por sempre abençoar e guiar os meus passos.

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

Ao Instituto de Biociências de Botucatu - Universidade Estadual Paulista – Júlio de Mesquita Filho e à seção de pós-graduação.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudo.

À Profa. Dra. Tatiane Maria Rodrigues pela parceria e grande ajuda na confecção do primeiro capítulo da tese.

Aos docentes Dra. Elizabeth Orika Ono e Dra. Gisela Ferreira pela disponibilidade com os equipamentos nos laboratórios.

A Profa. Dra. Camila Kissmann e Prof. Dr. Fernando Broetto pela amizade e apontar temas essenciais para o desenvolvimento deste e de outros trabalhos científicos.

Aos queridos amigos do Laboratório de Ecofisiologia, Angelo Bertholdi, Danilo Miralha, Felipe Yamashita, Gabriela Vasconcellos, Luís Paulo Mantoan, Roberto Portella, Thais Arruda e Thayssa Schley, pela parceria, apoio e amizade tornando o ambiente de trabalho bem mais prazeroso. Também agradeço o Felipe Giroto e Carla Corrêa pelo auxílio nas coletas de dados de trocas gasosas.

Aos amigos do Laboratório de Pesquisas em Anatomia Vegetal, Diana Seixas, Fernanda Palermo, Juan de Nicolai e Stefany Cristina que me ajudaram durante a confecção do primeiro capítulo. Principalmente a Diana que pacientemente me ensinou e acompanhou todo o processo desde a coleta do material até a escrita.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica do IB, em especial à Shelly Favorito de Carvalho e Luciana Nascimento.

Aos amigos do Departamento de Botânica (novos e antigos), sempre que solicitados, contribuíram prontamente a este trabalho e principalmente nos momentos de descontração do dia a dia.

Aos outros docentes e funcionários do Departamento de Botânica que de alguma forma tornaram o ambiente de trabalho mais agradável.

Aos grandes amigos Caroline, Jennifer, Ricardo e Talita pela sólida amizade, me conhecerem tão bem e participar ativamente desta etapa.

À Cristiane e Ronaldo pela amizade e cuidarem tão bem de mim.

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

E finalmente à minha família, mãe, pai, irmãos, cunhados, sobrinhos, avó, tios e primos, por entenderem a minha ausência em vários momentos, por me apoiarem e me incentivarem a ir atrás do meu sonho.

Nada seria possível sem vocês, muito obrigada!

SUMÁRIO

Resumo	08
Abstract.....	10
INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	16
CAPÍTULO 1	20
Resumo	20
Abstract:.....	20
1. Introdução.....	22
2. Material e métodos	24
3. Resultados.....	27
4. Discussão.....	28
5. Referências bibliográficas	32
CAPÍTULO 2	45
Resumo.	45
Abstract:.....	46
1. Introdução.....	47
2. Material e métodos	49
3. Resultados.....	55
4. Discussão.....	60
5. Referências bibliográficas	68
CONSIDERAÇÕES FINAIS	104
APÊNDICES	106

RODRIGUES, A.L. **Respostas fisiológicas e estruturais em plantas submetidas a estresse hídrico recorrente em diferentes condições de luz.** 2018. 114p. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

Resumo: As plantas estão expostas à seca extrema e cada vez mais frequente devido aos cenários das mudanças climáticas. A superação dos períodos de estresse hídrico e a rápida recuperação com o retorno da estação chuvosa são características de ajuste importantes para o estabelecimento e distribuição dos vegetais. Para amenizar os danos causados pela seca e intensa radiação, o metabolismo vegetal dispõe de mecanismos bioquímicos, anatômicos e epigenéticos que auxiliam na eliminação de radicais livres, no transporte e reserva de água e garantem respostas mais rápidas à reidratação assim que a água estiver novamente disponível no ambiente. Neste contexto, estudos baseados na deficiência hídrica se limitam em expor plantas a apenas um ciclo de déficit, o que não acontece normalmente no ambiente. Os vegetais armazenam informações de estresses precedentes que não se resumem a padrões de sinalização isolados, mas funcionam como marcas deixadas anteriormente que auxiliam nas respostas a adversidades futuras. Deste modo, as consequências da seca de forma recorrente relacionando o estresse e a reidratação pós-estresse ainda não são bem compreendidos. A espécie utilizada para este estudo foi a *Copaifera langsdorffii* Desf. que possui folhas com mecanismos anatômicos e fisiológicos para superação das alterações ambientais. É conhecida pelas propriedades medicinais por meio do óleo amplamente consumido pela população em geral. *Copaifera langsdorffii* que ocorre em ambientes de diferentes regimes hídricos e luminosos é uma espécie chave para compreender a influência das variações ambientais extremas devido ao seu potencial adaptativo de ajuste ao ambiente de acordo com a exposição aos estresses hídricos de forma recorrente. Para isso temos os objetivos; a) avaliar quais os mecanismos fisiológicos, estruturais e bioquímicos que foram diferenciados em plantas

submetidas ao estresse hídrico recorrente ao longo da reidratação, comparado a plantas que foram submetidas a evento único de estresse; b) testar se a diferença na intensidade luminosa favorece ou inibe as estratégias de aclimatação da espécie.

Palavras-chave: seca, marca de estresse, luminosidade, *Copaifera langsdorffii*, aclimatação.

Physiological and structural responses in plants under recurrent water stress in different light conditions

Abstract: Plants are exposed to extreme drought increasingly frequent due to climate change scenarios. Overcoming periods of water stress and fast recovery with the rainy season return are characteristics of important adjustment for the establishment and wide vegetables distribution. To mitigate the damages caused by drought and intense radiation, plant metabolism features biochemical, anatomical and epigenetic mechanisms that assist in scavenging free radicals, increase the transport and water supply and ensure faster response to rehydration as soon as water is available in the environment again. In this context, studies based on water deficiency are limited to exposing plants only in one deficit cycle, which does not normally happen in the environment. Vegetables store information from previous stresses that are not limited to isolated signaling patterns, but function as previously left imprint that assist in responses to future adversities. Thus, the consequences of recurrent drought form related to stress and post-stress rehydration are not well understood yet. The species used for this study was *Copaifera langsdorffii* Desf. which has leaves with anatomical and physiological mechanisms to overcome environmental changes. The species has medicinal properties through the oil widely consumed by Brazilian population. It is present in several vegetation types in Brazil and South America that have different water and light pattern. These factors, among others, make this one of the most important tree species, from the floristic point of view, in Cerrado. Therefore, *C. langsdorffii* is a key species to understand the influence of extreme environmental variations due to its adaptive potential to adjust to the environment according to exposure to water stress recurrently. For this we have the objectives; a) to evaluate the physiological, morphological, anatomical and biochemical mechanisms that were differentiated in plants submitted to recurrent water stress during rehydration, compared to plants that were submitted to a single stress event; b) also test

whether the difference in light intensity favors or inhibits the acclimatization strategies of the species.

Keywords: acclimation, *Copaifera langsdorffii*, drought, luminosity, stress imprint.

INTRODUÇÃO GERAL

Conforme alterações nos cenários globais, os períodos de seca podem aumentar na frequência, intensidade e duração. Conseqüentemente, a tolerância das plantas aos períodos de estresse hídrico e a rápida recuperação com o retorno da estação chuvosa são características de ajuste frequentemente encontradas em plantas de regiões expostas às mudanças extremas (VAZ et al., 2010), sendo indispensável incluir os estudos relacionados com vários ciclos de estresse. Como está prevista para as próximas décadas maior constância de eventos de seca, serão necessárias maior número de pesquisas para elucidar os mecanismos de recuperação pós-seca que irão auxiliar as previsões de produtividade do ecossistema e otimizar os sistemas de irrigação (RODRIGUES et al., in press). Ainda, no contexto das mudanças climáticas globais e padrões irregulares de precipitação e temperatura que afetam diretamente a queda foliar, pesquisas que examinam a relação de fatores como o déficit hídrico e o estresse luminoso são fundamentais. Como por exemplo, o desenvolvimento da planta pode ser prejudicado pela seca e alteração na disponibilidade de luz em longo prazo devido às causas dos efeitos sinérgicos desses fatores estressantes (CARNEIRO; PEREIRA; SOUZA, 2015).

Nas regiões tropicais, os níveis de irradiação ultrapassam daqueles que as plantas realmente utilizam na fotossíntese. Sob intensa irradiação, o fotossistema II é o primeiro complexo proteico afetado. Portanto, é essencial a organização do aparato fotossintético para dissipar o excesso de energia absorvida. Essa regulação é vista com parâmetros de fluorescência da clorofila *a* através da dissipação fotoquímica e não fotoquímica (FRANCO; MATSUBARA; ORTHEN, 2007; COSTA et al., 2015). Ambientes com maior incidência luminosa geralmente apresentam temperaturas mais elevadas e conseqüentemente maiores índices de déficit de pressão de vapor, intensificando os efeitos da falta d'água no metabolismo vegetal. Nestas condições, os estômatos normalmente se fecham para diminuir perda de água para o ambiente, resultando na menor captação de CO₂ e conseqüentemente

menor taxa fotossintética (FAVARETTO et al., 2011). Outra importante defesa das plantas frente aos estresses ambientais é o metabolismo antioxidante que desempenha um papel importante na proteção contra os danos causados pela seca, temperaturas extremas, poluentes, radiação ultravioleta e altos/baixos níveis de luz. O aprimoramento da defesa antioxidante nas plantas pode aumentar a tolerância a esses fatores estressantes (ZHU et al., 2017). A variação de qualquer fator ambiental, a partir da condição ideal, não provoca necessariamente estresse em plantas devido à plasticidade e capacidade de aclimação dos vegetais. O estresse inicia-se com a restrição ou variação imprevisível dos fatores biótico e/ou abióticos que prejudicam o desempenho de alguma função vital para a planta e têm como consequência a perturbação da homeostase fisiológica (LARCHER, 2000). Portanto, a compreensão da dinâmica das respostas fisiológicas e estruturais aos diferentes regimes de luz, associadas a outros fatores ambientais limitantes como o déficit hídrico, é importante para explicar a distribuição ecológica e a sucessão de espécies.

Estudos com restrição na disponibilidade hídrica são utilizados para testar as respostas das plantas que apresentam melhor tolerância/resistência em relação à seca. No ambiente onde muitas vezes a seca se desenvolve durante o período de crescimento da planta, os indivíduos aclimatados conseguem sobreviver e completar o ciclo de crescimento (WALTER et al., 2013). No entanto, esses estudos se limitam a investigar o impacto de apenas eventos únicos de seca sobre plantas. Deste modo, as consequências da seca de forma recorrente relacionando o estresse e a reidratação pós-estresse ainda não são bem compreendidos (WALTER et al., 2011). As respostas ecofisiológicas da seca recorrente, simulando as reais condições que ocorrem no ambiente, fornecem subsídios para a compreensão do processo de aclimação (HARB et al., 2010). A aclimação auxilia na rápida resposta a um evento de estresse recorrente, como “marca de estresse” deixado pela pressão ambiental anterior (BRUCE et al., 2007).

Há evidências para a existência de “marca” ou “memória” de estresse ambiental. No entanto, os mecanismos e as consequências ainda não são bem investigados. A memória de estresse das plantas individuais pode auxiliar na estabilização das comunidades de plantas em situações frequentes de extremos climáticos e resultar no aumento da resiliência (WALTER et al., 2013). Existem mecanismos nas plantas que armazenam informações de exposição prévia que não são apenas cascatas de sinalização por eventos de estresse. Foi definido “marca de estresse” como uma modificação genética ou bioquímica que ocorre na planta após a exposição ao estresse anterior e que, conseqüentemente, possibilita à planta respostas mais rápidas aos eventos de estresses futuros (BRUCE et al., 2007; WALTER et al., 2011). Possíveis mecanismos básicos na memória de estresse ecológico encontrado nas plantas são, por exemplo, o acúmulo de proteínas para a diminuição do potencial osmótico, fatores de transcrição, modificações epigenéticas ou alterações morfológicas (WALTER et al., 2013).

A espécie utilizada para este estudo foi a *Copaifera langsdorffii* Desf. pertencente à família Fabaceae, subfamília Detarioideae (LPWG, 2017) e popularmente conhecida como copaíba ou pau-óleo. A espécie possui grande importância na diversidade vegetal, além de suas propriedades medicinais por meio do bálsamo ou óleo de copaíba (LORENZI, 2002). *Copaifera langsdorffii* é uma espécie arbórea, 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). É caracterizada como uma espécie semidecídua, pois perde parte das folhas durante a época seca diminuindo a perda de água para o ambiente (GOUVEIA; FELFILI, 1998). A chegada do período chuvoso em setembro pode ser um estímulo para o início do crescimento vegetativo quando ocorre a renovação das copas (MIRANDA, 1995). Outra característica marcante da espécie é a capacidade de alterar a alocação de biomassa entre parte aérea e subterrânea de acordo com o estresse hídrico e disponibilidade de luz, uma vez que a espécie pode ser encontrada em

ambientes de pouca e/ou muita luz. Durante a primeira estação seca há maior acúmulo de biomassa nas raízes. Em seguida, com a disponibilidade hídrica favorável, as plantas jovens apresentam translocação de recursos para as folhas, o que resulta em aumento da eficiência fotossintética (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2009). Outra importante característica fisiológica da espécie é a rápida reidratação e maior eficiência fotoquímica mesmo após restrição hídrica. Mostrando que esta espécie pode ser utilizada como modelo em estudos fisiológicos devido ao seu ajuste desenvolvido em resposta a diferentes regimes ambientais (RODRIGUES et al., in press).

A espécie apresenta alterações anatômicas nas folhas em relação às diferenças encontradas em solos, relacionando os fatores nutricionais e na capacidade de retenção de água, bem como nas diferentes temperaturas e intensidade luminosa (RODRIGUES; TEIXEIRA; MACHADO, 2011; MELO JUNIOR; BONA; CECCANTINI, 2012; RODRIGUES et al., 2014). A ampla distribuição geográfica de *C. langsdorffii* é um reflexo da plasticidade potencial exibida pela espécie em resposta aos diferentes regimes climáticos, produzindo diferenças fisiológicas, morfológicas e anatômicas intraespecíficas em suas populações. Portanto, *C. langsdorffii* é uma espécie chave para compreender a influência das alterações climáticas atuais sobre seu potencial adaptativo de ajuste ao ambiente de acordo com a exposição aos estresses hídricos de forma recorrente.

Visando identificar estratégias na aclimação de *Copaifera langsdorffii* Desf. ao déficit hídrico recorrente, este estudo tem como hipótese: as plantas submetidas ao estresse hídrico recorrente apresentarão respostas mais rápidas de reidratação do que as plantas submetidas ao ciclo único de estresse. Plantas submetidas a exposição prévia de estresse terão melhor desempenho fisiológico pelas trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, sinais químicos de estresse ou mudanças estruturais mesmo em diferentes situações de luminosidade. Deste modo, os objetivos deste estudo serão: a) avaliar quais os mecanismos fisiológicos e estruturais que foram diferenciados ao longo da reidratação nas plantas de *C.*

langsdorffii submetidas ao estresse hídrico recorrente, comparado às plantas de evento único de estresse; b) testar se a diferença na intensidade luminosa favorece ou inibe a estratégia de aclimação da *C. langsdorffii* ao estresse hídrico recorrente alterando algum padrão nas respostas avaliadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BRUCE, T.J.A.; MATTHES, M.C.; NAPIER, J.A.; PICKETT, J.A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, v.173, p.603-608, 2007.
- CARNEIRO, I.C.S.; PEREIRA, E.G.; SOUZA, J.P. Combined effects of low light and water stress on *Jatropha curcas* L. promotes shoot growth and morphological adjustment. *Acta Botanica Brasilica*, v.29, p.467-472, 2015.
- CARVALHO, P.E.R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, v.1. 1039p. 2003.
- COSTA, A.C.; REZENDE-SILVA, S.L.; MEGGUER, C.A.; MOURA, L.M.F.; ROSA, M.; SILVA, A.A. The effect of irradiance and water restriction on photosynthesis in young jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) plants. *Photosynthetica*, v.53, p.118-127, 2015.
- FAVARETTO, 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.; MATSUBARA, S.; ORTHEN, B. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, v.27, p.717-725, 2007.

- 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.
- HARB, A.; KRISHNAN, A.; AMBAVARAM, M.M.R.; PEREIRA, A. Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology*, v.154, p.1254-1271, 2010.
- LARCHER, W. 2000. A Planta sob Estresse. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. p.341-478.
- LORENZI, H. 2002. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum: Nova Odessa, São Paulo. 2ª Ed. 349p.
- LPWG - The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, v. 66, p. 44-77, 2017.
- 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.
- RODRIGUES, A.L.; LIMA, L.; SCHLEY, T.R.; ALMEIDA, L.F.R. Water deficit ensures the photochemical efficiency of *Copaifera langsdorffii* Desf. *Revista Árvore*, in press.
- RODRIGUES, T.M.; BUARQUE, P.F.S.M.; CONEGLIAN, A.G.; REIS, D.C. Light and temperature induce variations in the density and ultrastructure of the secretory spaces in the diesel-tree (*Copaifera langsdorffii* Desf.—Leguminosae). *Trees*, v.28, p.613-623, 2014.
- RODRIGUES, T.M.; TEIXEIRA, S.P.; MACHADO, S.R. The oleoresin secretory system in seedlings and adult plants of copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf., Leguminosae—Caesalpinioideae). *Flora*, v. 206, p. 585–594, 2011.

- 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.
- 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.
- WALTER, J.; JENTSCH, A.; BEIERKUHNLIN, C.; KREYLING, J. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, v.94, p.3– 8, 2013.
- WALTER, J.; NAGY, L.; HEIN, R.; RASCHER, U.; BEIERKUHNLIN, C.; WILLNER, E.; JENTSCH, A. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, v.71, p.34–40, 2011.
- ZHU, H.; LI, X.; ZHAI, W.; LIU, Y.; GAO, Q.; LIU, J.; GAO, Q.; LIU, J.; REN, L.; CHEN, H.; ZHU, H. Effects of low light on photosynthetic properties, antioxidant enzyme activity, and anthocyanin accumulation in purple pak-choi (*Brassica campestris* ssp. *Chinensis* Makino). *PLoS ONE*, v.12, p. 1-17, 2017.

anteriores que facilitaram a captação de luz e o transporte de água. Os dados deste estudo reforçam a discussão inicial sobre a capacidade de *C. langsdorffii* de se aclimatar em locais com diferentes condições hídricas e de luminosidade contrastante. Sugerimos que as marcas de estresse deixadas pelas pressões ambientais anteriores podem estar relacionadas à ampla distribuição da espécie em locais com a sazonalidade marcante.

5. Referências bibliográficas

- BRUCE, T.J.A.; MATTHES, M.C.; NAPIER, J.A.; PICKETT, J.A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, v.173, p.603-608, 2007.
- CAO, K-F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Canadian Journal of Botany*, v. 78, p. 1245-1253, 2000
- 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.
- DEMMING-ADAMS, B.; ADAMS, W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 43, p. 599-626, 1992.
- DICKISON, W.C. Integrative plant anatomy. San Diego: Harcourt Academic Press, 533 p. 2000
- 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.

- HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, v. 91, p. 475-484, 2003.
- JACOBSEN, A.L.; EWERS, F.W.; PRATT, R.B.; PADDOCK, W.A.; DAVIS, S.D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, v. 139, p. 546-556, 2005.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill, New York.
- LORENZI, H. 2002. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum: Nova Odessa, São Paulo. 2ª Ed. 349p
- LPWG - The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, v. 66, p. 44-77, 2017.
- 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.
- MELO JUNIOR, J.C.F.; BOEGER, M.R.T. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from Restinga in Southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana*, v.21, p. 51-62, 2016.
- 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.
- NOBEL, P.S.; ZARAGOZA, L.J. SMITH, W.K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiology*, v. 55, p.1067-1070, 1975.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; MCCULLY, M.E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *Protoplasma*, v.59, p. 368-373, 1964.

- PINHEIRO, M.H.O.; MONTEIRO, R. Contribution of forest species to the floristic composition of a forested savanna in southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 49, p. 763-774, 2006.
- RODRIGUES, T.M.; MACHADO, S.R. Developmental and structural features of secretory canals in root and shoot wood of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Tress*, v.23. p. 1013–1018, 2009.
- RODRIGUES, T.M.; TEIXEIRA, S.P.; MACHADO, S.R. The oleoresin secretory system in seedlings and adult plants of copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf., Leguminosae–Caesalpinioideae). *Flora*, v. 206, p. 585–594, 2011.
- 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.
- ROSSATTO, D.R.; HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasílica*, v. 23, p. 499-508, 2009.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal 5.ed. Artimed, Porto Alegre. 820p. 2013.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R. W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, v. 81, n. 7,p. 1925-1936, 2000.
- WALTER, J.; JENTSCH, A.; BEIERKUHNLEIN, C.; KREYLING, J. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, v.94, p.3– 8, 2013.
- WALTER,J.; NAGY,L.; HEIN,R.; RASCHER,U.; BEIERKUHNLEIN,C.; WILLNER, E.; JENTSCH, A. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, v.71, p.34–40, 2011.

WONG, S-L.; CHEN, C-W.; HUANG, H-W.; WENG, J-H. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree physiology*, v.32, n. 5, p. 535-44, 2012.

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.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Copaifera langsdorffii apresentou respostas relevantes no estudo de espécies nativas expostas a ambientes com eventos extremos de seca e maior intensidade luminosa. Quando submetidas ao estresse recorrente folhas de *C. langsdorffii* exibiram maior comprimento dos folíolos, espessura do parênquima paliçádico e área do lume dos elementos de vaso como marca do estresse hídrico anterior que facilitaram a captação de luz e o transporte de água. Esses dados reforçam a capacidade da espécie se adaptar em locais com diferentes condições hídricas e de luminosidade contrastante, o que ajuda na ampla distribuição da espécie.

A seca de forma recorrente aumentou as taxas de trocas gasosas, principalmente na assimilação de carbono, eficiência no uso da água e eficiência da carboxilação. Entretanto, plantas que foram submetidas ao estresse único apresentaram menores valores de trocas gasosas ao longo da reidratação ocasionando em menor acúmulo de fotoassimilados.

No entanto, mesmo com o aumento nas taxas de trocas gasosas, não garantiu proteção das plantas aos danos fotoquímicos, visto que ambos os grupos submetidos ao estresse hídrico (único e recorrente) exibiram perdas acumuladas na etapa fotoquímica mesmo após a reidratação na condição máxima de luz, conseqüentemente não exibiram total eficiência da captação da energia luminosa ativando mecanismos de dissipação de energia térmica e fluorescente.

Desta maneira, levando em consideração ao hábito semidecíduo da espécie na época de estiagem, os possíveis danos impressos nas folhas como consequência da seca recorrente serão eliminados com a renovação foliar com o retorno do período de chuva. Como a espécie está presente em diversos ambientes de luminosidade contrastante, podemos destacar que plantas de *C. langsdorffii* quando na menor condição de luz, são mais sensíveis aos danos causados pela seca, apresentando maiores mecanismos de defesas antioxidantes mesmo depois de reidratadas. Portanto, a condição luminosa interfere na aclimação e distribuição da

espécie, pois *C. langsdorffii* apresentou marcas dos estresses anteriores que irão assegurar o melhor estabelecimento e desenvolvimento.