

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CAMPUS BOTUCATU

**Efeito da sazonalidade nos parâmetros ecofisiológicos de *Copaifera
langsdorffii* Desf. (Fabaceae-Caesalpinoideae) em Floresta Estacional
Semidecídua**

Aluno: Angelo Albano da Silva Bertholdi aluno de iniciação científica do departamento de
botânica (fisiologia vegetal) IBB, UNESP.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida, Departamento de Botânica, IBB,
UNESP Botucatu.

Botucatu-SP

Agosto/2013

Resumo

Os fatores ambientais podem causar estresse nas plantas acarretando alterações no metabolismo ou desenvolvimento, conseqüentemente modifica as condições ótimas que afetam o ciclo de vida e induz respostas em todos os níveis funcionais do organismo. A seca é um fator que tem grande influência nas plantas. Algumas espécies arbóreas desenvolveram mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos para superar eventual suprimento inadequado de água. A espécie estudada, *Copaifera langsdorffii* Desf. está presente em formações vegetais de transição do cerrado *stricto sensu* para a floresta semidecídua. Essa característica possibilita analisar respostas fisiológicas perante os efeitos sazonais da seca presente nestas formações florestais. O objetivo do trabalho foi comparar as respostas fisiológicas de *Copaifera langsdorffii* Desf. Em relação ao contraste hídrico característico de floresta estacional semidecídua. Para compreender os efeitos desta sazonalidade avaliamos alguns parâmetros ecofisiológicos como Condutância Estomática (g_s), Conteúdo Relativo de Água (*Relative Water Content* –RWC), Déficit Pressão de Vapor (DPV), potencial água foliar (Ψ_w) e fluorescência da clorofila. As avaliações foram feitas ao final da época úmida (FEU), final da época seca (FES) e início da época úmida (IEU) ao longo de 3 períodos do dia 5:00h (*Predawn* – PD), 12:00h (*Midday* – MD) e 17:00h (*Afternoon* – AF). Após as análises observamos queda de g_s e aumento do DPV, valores constantes de RWC e Ψ_w foliar no FES. Mesmo em condições de déficit hídrico as plantas não apresentaram mecanismos de fotoinibição.

Palavras chave: déficit hídrico, respostas fisiológicas, relações hídricas, fluorescência da clorofila *a*.

1. Introdução

Segundo Veloso (1991) o conceito ecológico da mata estacional semidecídua está condicionado a dupla estacionalidade climática, onde ocorre intensas chuvas de verão seguida por estiagens acentuadas e seguida de período seco, com seca fisiológica provocada pelo intenso frio do inverno, com temperaturas médias inferiores a 15° C. O tipo de solo pode ser um dos fatores que contribui na distribuição das espécies nessa

fitofisionomia, sendo que nas áreas tropicais há o predomínio de solos areníticos distróficos e nas áreas subtropicais solos basálticos eutróficos.

Em decorrência de fatores externos as plantas podem sofrer estresse o qual acarreta deficiência ou diminuição do metabolismo ou desenvolvimento e, portanto, altera as condições ótimas para o ciclo de vida e induz mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo (LARCHER, 2004). A estratégia de resistência ao estresse pode ocorrer através de mecanismos de respostas rápidas que evitam os efeitos dos fatores estressantes possibilitando a reparação dos danos causados às plantas. Independentemente de como tais resistências são moduladas, estão relacionadas com a constituição genética e as adaptações presentes no genoma (característica constitutiva) ou associadas com mecanismos de respostas (característica adaptativa) aos diferentes fatores ambientais (MOHR & SCHOPFER, 1995).

Um importante estresse abiótico que influencia a distribuição de espécies arbóreas e limita a produtividade dos ecossistemas, é a seca. Muitas espécies arbóreas desenvolveram mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos para superar eventual suprimento inadequado de água, como por exemplo, mudanças no padrão de crescimento e desenvolvimento de órgãos vegetativos, na condutância estomática, potencial osmótico dos tecidos e na produção de substâncias do metabolismo secundário (CARUSO *et al.*, 2008; XU *et al.*, 2008). Conforme Schäfer (2011) a condutância estomática (*g_s*) é alterada em eventos extremos. Segundo o mesmo autor, a condutância estomática das folhas de *Quercus velutina* e *Quercus coccínea*, tende a uma redução significativa sob condições de seca, e excesso de luz. Ronquim *et al.* (2009) analisou o potencial água e a capacidade fotossintética da *Copaifera langsdorffii* Desf. em condições de déficit hídrico. Os autores constaram que a capacidade fotossintética foi maior no período chuvoso e o baixo potencial água das folhas na estação seca foi suficiente para impor restrições significativas à fotossíntese líquida.

Copaifera langsdorffii Desf. é uma planta decídua ou semidecídua, heliófita, seletiva xerófita, característica das formações de transição do cerrado para a floresta semidecídua. Sua floração ocorre entre os meses dezembro e março, a maturação dos frutos entre os meses agosto e setembro, coincidindo com a época de queda das folhas. Pertence à família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae (SOUZA E LORENZI 2005).

Em populações de *C. langsdorffii*, a queda das folhas ocorre de forma regular e sincronizada com a diminuição da pluviosidade, sugerindo como possível fator desencadeador da queda foliar. De acordo com Matthes (1980), a baixa umidade na

estação seca, diminuição da temperatura e do comprimento do dia, estimulam a queda de folhas para a maioria das espécies. Martins (1982), estudando floresta semidecídua indicou que fatores hídricos e térmicos regulam a estratégia foliar em diferentes espécies.

A variação das condições de luz em diferentes fitofisionomias indica grande capacidade da *C. langsdorffii* sobreviver em ambientes contrastantes de irradiância. *C. langsdorffii* deverá apresentar na folha mecanismos fisiológicos e morfológicos que permitam a espécie superar o estresse hídrico sazonal em fisionomias florestais (RONQUIM et al.2009).

Os parâmetros ecofisiológicos monitorados na época úmida e na época seca podem indicar as estratégias de superação do período de déficit hídrico. Ainda estas avaliações permitem comparar os níveis de resposta da planta com as diferentes condições sazonais contrastantes da floresta estacional semidecídua.

A partir dessa hipótese temos como objetivo avaliar as respostas fisiológicas de *Copaifera langsdorffii* Desf. em diferentes condições de disponibilidade hídrica (época seca e úmida) por meio dos parâmetros relativos às relações hídricas e fluorescência da clorofila.

2. Justificativa

A compreensão da distribuição das espécies no gradiente vegetacional de Florestas Estacionais fornece dados importantes sobre as formas de adaptação fisiológica das plantas em relação à sazonalidade presente nesta paisagem. Espécies arbóreas estão distribuídas pelos fragmentos florestais, não apenas em função da dispersão de sementes, mas também pela capacidade de estabelecimento de plântulas e manutenção dos indivíduos adultos. Estratégias de sobrevivência podem estar relacionadas com o controle da perda de água, bem como com respostas bioquímicas que visam à retenção de água na planta.

No entanto, a espécie em estudo, embora presente no fragmento a ser estudado não está uniformemente distribuída. Avaliar as respostas ecofisiológicas desta espécie pode trazer importantes contribuições para a elucidação de mecanismos de retenção de água durante a estação seca. Além disso, os dados obtidos podem fornecer subsídios para pesquisas de manejo de áreas degradadas e estratégias de conservação destas espécies, também conhecidas pelas suas propriedades medicinais.

3. Material e métodos

Área de estudo: As avaliações ocorreram em um fragmento de mata estacional semidecídua, no município de Botucatu/SP/Brasil, no distrito de Rubião Jr. (22°53' 36,32"S 48°29'21,99" O). De acordo com a classificação climática de Köppen, um clima tipo Cwa, possui um clima temperado quente (mesotérmico) com chuvas no verão e seca no inverno, a temperatura média do mês mais quente é superior a 22 °C e precipitação pluviométrica é de 1.250mm aproximadamente ao ano.

Avaliação dos parâmetros ecofisiológicos: Foram avaliados os parâmetros ecofisiológico de 3 indivíduos (Condutância estomática, déficit de pressão de vapor, potencial água da folha, conteúdo relativo de água e fluorescência da clorofila) no final da época úmida (Março), final da época seca (Junho e Agosto) e início da época úmida (Dezembro). A condutância estomática, déficit de pressão de vapor, potencial água da folha, conteúdo relativo de água foram avaliados em dois horários, às 6:00h *Predawn* (PD) e 12:00h *Midday* (MD), a fluorescência da clorofila foi avaliada nos mesmos horários citados, além da terceira análise às 17:00h *Afternoon* (AF).

Condutância estomática (gs): As medições da condutância estomática foram efetuadas utilizando-se de um porômetro em estado de equilíbrio dinâmico (Leaf Prometer Modelo SC-1; DECAGON DEVICES, EUA). As medições foram realizadas em 3 indivíduo, 4 folhas por indivíduo, totalizando 12 repetições.

Déficit pressão de vapor (DPV): Os dados de DPV foram calculados através das variáveis (temperatura e umidade do ar atmosférico) que constam nas medidas de porômetro e seguindo os cálculos de Jones (1992).

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

Em que t é calculado pela equação:

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

A cada medida, foi determinado às variáveis de relações hídricas de três indivíduos por espécie, utilizando-se 4 folha por indivíduo.

Potencial água da folha (Ψ_w): foi analisado o potencial água da folha através do Analisador de Potencial de Água com Controlador de Temperatura, WP4-T (DECAGON DEVICES, EUA). Foram analisadas amostras de 4 folhas por indivíduo no decorrer dos três estações.

Conteúdo relativo de água (Relative Water Content – RWC): As folhas completamente expandidas e expostas, coletadas as 6:00h e as 12:00h, foram amostradas para determinar o conteúdo relativo de água (RWC) da folha. Foram coletadas 2 folhas por indivíduo. Os limbos de cada folha foram 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) em seguida levadas a estufa (temperatura $\approx 85^\circ\text{C}$ até peso constante) para obtenção de peso seco (PS) das amostras. Foi utilizado balança de precisão de 0,0001 g para determinação dos pesos fresco, turgido e seco. A determinação do RWC foi feita de acordo com Smart e Bingham (1974), utilizando-se a formula:

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

Fluorescência da clorofila (Fv/Fm): Segundo Baker (2008), a razão entre a fluorescência variável (Fv) e a fluorescência máxima (Fm), Fv/Fm, é usado para estimar o rendimento quântico do Fotossistema II (PSII) para reação fotoquímica. O rendimento quântico máximo do PSII está diretamente relacionado com o rendimento quântico de assimilação de CO₂ pelas folhas, além do Fv/Fm avaliamos a taxa de transporte de elétrons (ETR), quenching fotoquímico (qP) e o quenching não fotoquímico (NPQ). Foram selecionadas 3 folhas de cada indivíduo completamente expandidas e expostas para a realizar a medida da estimar o rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm) avaliadas com o Fluorômetro PAM – Junior (Chlorophyll – Fluorometer WALZ/Alemanha). As amostras das folhas foram cobertas com papel alumínio mantidas no escuro durante 30 minutos. A fluorescência foi aferida através do fluorômetro nos seguintes horários, às 6:00h (PD), 12:00h (MD) e 17:00h (AF) para verificar a porcentagem de alteração na fluorescência emitida com mínima e máxima exposição da planta a luz (XU et al, 2008;. YANG et al, 2010).

4. Resultados e Discussão

Os dados climáticos e fisiológicos foram obtidos a partir de avaliações realizadas ao longo de 12 meses e um conjunto de dados foram selecionados para caracterizar diferentes épocas do ano. No mês de março/2012 as avaliações foram realizadas com o intuito de caracterizar o final da época úmida (FEU) que ocorre normalmente com o fim do verão e coincide com o final do período de chuvas característico desta época do ano. Para determinar os dias de avaliação que poderiam caracterizar a época seca foi feito o acompanhamento dos dados climáticos no período de maio a setembro. No entanto, alguns pulsos de chuva ocorreram em abril e junho de forma atípica para a região, sendo os meses de julho e agosto com a pluviosidade mais baixa observada no ano (final da época seca - FES). Após o início do novo período de chuvas novas avaliações foram realizadas no mês de dezembro buscando obter dados do início da época úmida (IEU). Desta forma o FEU é caracterizado pelo acúmulo de água pluvial dos meses de primavera/verão e elevadas temperaturas; FES é caracterizado pela diminuição da pluviosidade e das temperaturas máximas e mínimas; e IEU apresenta a retomada dos níveis pluviométricos característicos da chegada do verão normalmente quente e chuvoso (Figura 1).

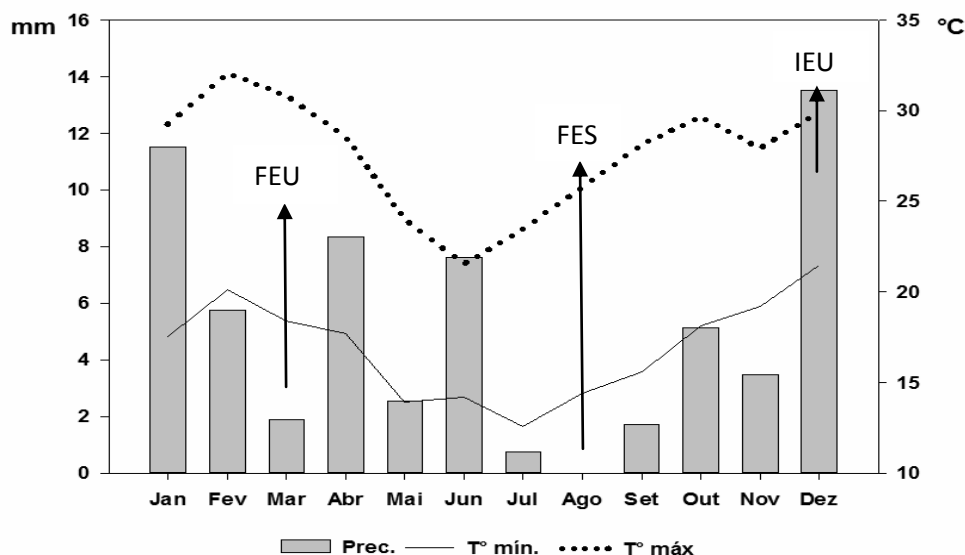


Figura 1: Dados meteorológicos do ano de 2012: Pluviosidade média mensal (mm) e Temperaturas máximas e mínimas (°C). Final da Época Úmida (FEU), Final da Época Seca (FES), Início da Épocas Úmida (IEU).

A partir da caracterização dos fatores ambientais no intervalo de tempo observado, podemos comparar os dados de déficit de pressão e vapor (DPV), condutância estomática (g_s), potencial água foliar (Ψ_{wf}) e conteúdo relativo de água (RWC) das diferentes épocas (FEU, FES e IEU).

No IEU ocorreu o aumento de DPV em PD, e queda em MD, quando comparado este dado com as outras épocas observadas (Figura 2). Ao mesmo tempo a condutância estomática (g_s) apresentou redução (Figura 3) no IEU provavelmente em função da diminuição de DPV em MD. Isso possivelmente ocorreu pelo elevado volume de chuvas indicado na Figura 1 no mês de dezembro o qual diminui a demanda evaporativa de água e consequentemente o DPV. Isso pode ser explicado pela diminuição do gradiente de pressão de vapor entre a folha e o ar atmosférico que afeta diretamente a velocidade de saída de vapor d'água pelos estômatos (SCHULZE, 1993, YONG et al., 1997).

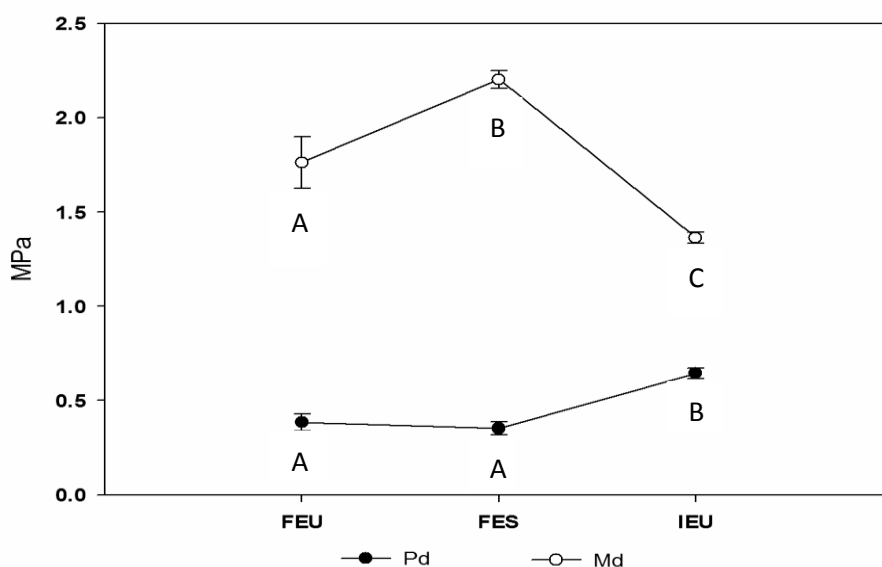


Figura 2: Deficit Pressão de Vapor - DPV (MPa): Final Época Úmida (FEU), Final Época Seca (FES), Início Época Úmida (IEU) em relação aos períodos do dia 6:00-Predawn (P D), 12:00-Midday (MD). Letras diferentes indicam nenhuma diferença significativa e iguais não significativas.

No FEU a g_s aumentou significativamente em MD (Figura 3), por influência da menor incidência de chuva no mês de março (Figura 1). Nos meses precedentes a avaliação desta época, a precipitação foi intensa tornando o solo saturado e permitindo a

possível manutenção dos níveis de absorção de água. Neste caso, podemos supor que a disponibilidade hídrica no solo pode ser o principal responsável pelos níveis de g_s observados, uma vez que a demanda evaporativa aumentou na medida em que a quantidade de chuva diminuiu. Esse fato pode ser atribuído a distribuição do sistema radicular capaz de retirar água de diferentes extratos do solo e chegar aos lençóis freáticos oriundos da recarga de chuva precedente (BAQUEDANO, CASTILLO, 2007; HABERMANN, BRESSAN, 2011).

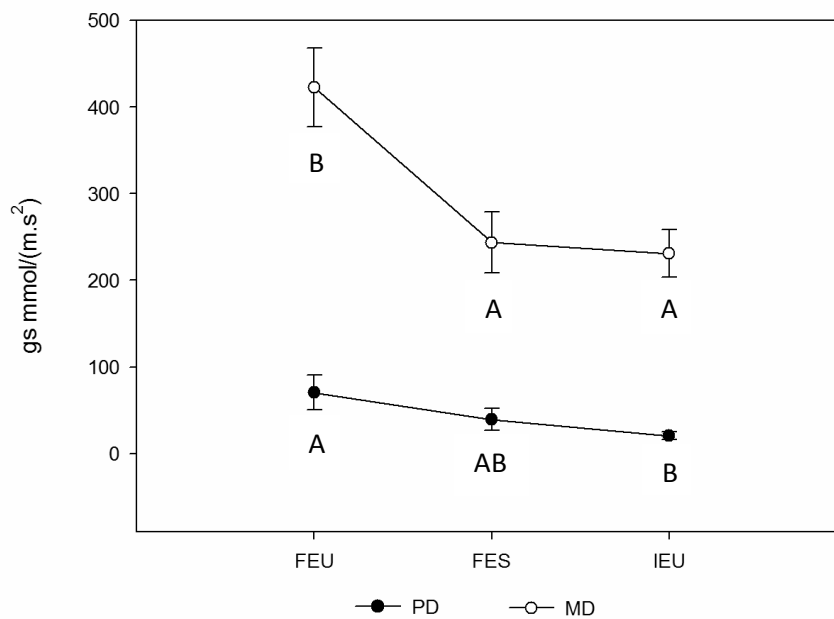


Figura 3: Condutância estomática - g_s ($\text{mmol}/\text{m.s}^2$): Final Época Úmida (FEU), Final Época Seca (FES), Início Época Úmida (IEU) em relação aos períodos do dia 6:00-*Predawn* (PD), 12:00-*Midday* (MD). Letras diferentes indicam nenhuma diferença significativa e iguais não significativas.

O potencial água foliar (Ψ_{wf}) e o conteúdo relativo de água (RWC) não apresentaram alterações significativas dos parâmetros em MD nas diferentes épocas avaliadas (Tabela 1), indicando a manutenção do turgor das células do mesofilo. Os mesmos resultados foram observados por Levitt (1980) e Mediavilla e Escudero (2004) onde os valores de Ψ_{wf} e RWC em espécies de cerrado permaneceram constantes em condições de déficit hídrico e são responsáveis pela manutenção da abertura estomática. Ainda, em condições de deficiência hídrica, efeitos osmorregulatórios ajudam na manutenção do volume celular retardando a perda da turgescência das células do

mesofilo e células guarda permitindo por maior tempo a abertura estomática (LARCHER, 2004).

A perda de água da câmara subestomática para a atmosfera exige a presença de água nas células do mesofilo, de onde evapora para espaços intercelulares da folha. O vapor de água sai da folha através dos poros estomáticos. A saída de água na forma de vapor pelos estômatos ocorre devido ao gradiente de pressão de vapor folha-atmosfera. Portanto, elevados valores de DPV da atmosfera leva ao aumento da *gs* resultando na saída de água da folha em forma de vapor (TAIZ E ZEIGER, 2009).

Tabela1 Análise de variância e comparação entre médias* dos parâmetros avaliados: Potencial Água Foliar (Ψ_w) e Conteúdo relativo de água (Relative water content – RWC) em três períodos do ano, final da época úmida (FEU), final da época seca (FES) e início da época úmida (IEU).

Variáveis				
Épocas	Ψ _w (MPa)		RWC(%)	
	Períodos			
	PD	MD	PD	MD
FEU	-2.086 ± 0.057 B	-2.828 ± 0.146 A	68.355 ± 1.950AB	57.726 ± 3.113 A
FES	-1.760 ± 0.135 A	-2.813 ± 0.238 A	53.420 ± 4.554 A	53.837 ± 4.307 A
IEU	-1.505 ± 0.074 A	-3.194 ± 0.166 A	59.671 ± 4.642 A	63.109 ± 3.199 A

*Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem entre si; $p < 0.05$ pelo teste t LSD. As coletas dos dados foram realizadas em dois horários do dia, PD – *Predawn* (6h) e MD - *Midday* (12h) e três estações do ano FEU – Final Época Úmida, FES – Final Época Seca e IEU – Início Época Úmida.

Na Figura 4 é possível notar a distribuição de Densidade de Fluxo de Fótons Fotossintéticos (DFFF) no FEU, FES e IEU em 3 períodos do dia PD, MD e AF. Os valores de DFFF em PD são semelhantes no FEU, FES, IEU apresentando índices próximos a 0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$. No FEU em MD os valores de DFFF sobem para faixa de 2300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$, indicando o maior valor de DFFF das 3 épocas observadas, em AF ocorre queda do DFFF para aproximadamente 1600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$. No FES em MD os valores se aproximam de 2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$, posteriormente em AF há queda do DFFF para 600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$. No IEU em MD os valores de DFFF estão na faixa dos 1600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$, em AF estes índices decrescem para 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$.

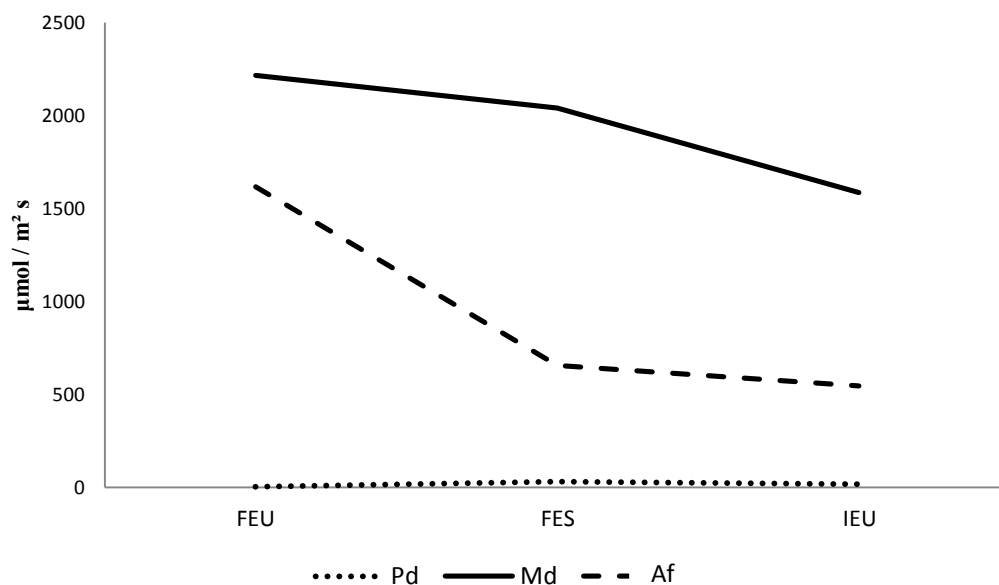


Figura 4: Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos – DFFF ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$): em relação aos períodos do dia, do dia *Predawn* (PD), *Midday* (MD) e *Afternoon* (AF) e três estações do ano FEU – Final Época Úmida, FES – Final Época Seca e IEU – Início Época Úmida.

Mudanças sazonais na cobertura das nuvens são os principais fatores que determinam a variação na DFFF, geralmente na estação seca há menor taxa de cobertura de nuvens em decorrência da menor pluviosidade, isso propicia maior incidência de radiação solar durante o dia e maior perda de energia radiativa da superfície durante a noite (ROCHA et al., 2004 e SOUZA et al., 2005). A intensidade, qualidade e duração da radiação solar influenciam no desenvolvimento e crescimento da planta (BECKMANN et al., 2006; ATROCH et al., 2001; ALVARENGA et al., 2003; SOUZA, 2009). O aumento da irradiância solar permite maior produção de fotoassimilados, essa disponibilidade contribui no crescimento da planta. No entanto, quando há excesso na densidade de fluxo de fótons fotossintetizados (DFFF) pode haver estresse luminoso seguido de aumento de temperatura, aumentando a taxa transpiratória da planta e resultando em fechamento estomático e diminuição da fotossíntese (ANDRIOLO, 2000; LARCHER, 2004; ORT, 2001; GANDOLFI, 2009).

No FES é possível observar a influência do DFFF no DPV. O alto valor de DFFF está relacionado com a menor pluviosidade (Figura 1) no FES, devido ao período de estiagem no mês de agosto e baixos níveis de chuva nos meses de junho e julho (Figura 1). Consequentemente a escassa presença de nuvens permitiu elevada incidência de DFFF nas folhas possibilitando o aumento no DPV. Todos estes parâmetros,

portanto, podem caracterizar o período de déficit hídrico ocorrido durante a época seca. Perante esse cenário o aumento de DPV no período de seca pode levar as plantas a mecanismos de restrição de perda de água, como, por exemplo, a diminuição da condutância estomática (PEREZ E MORAES 1991; FRANCO 1998; FINI et al 2012).

Além dos parâmetros ecofisiológicos referentes às relações hídricas (g_s , DPV, RWC e Ψ_{wf}) também analisamos a fluorescência da clorofila frente aos efeitos da variação da disponibilidade hídrica. A fluorescência da clorofila *a* possibilita a análise dos efeitos do estresse hídrico na planta ao longo do dia. Para a obtenção desses dados é necessário a análise da porcentagem máxima e mínima de fluorescência (XU et al, 2008;. YANG et al, 2010), esta porcentagem é obtida quando a planta é submetida a variação de DFFF ao longo do dia (Figura 4). Portanto para a obtenção desses resultados acrescentamos o AF (*afternoon*-final da tarde 17:00h) aos períodos de coleta.

A participação do qP e ETR na transformação da energia luminosa em energia química permite observar a relação entre essas variáveis. Nossos resultados mostram a relação entre qP/ETR no FES. Nesta época foi observado menores valores de ETR e qP em PD (Tabela 2), onde ETR possivelmente afetou qP, propiciando menor eficiência fotossintética da planta no período da seca. (PANDA et al, 2006, TOTH et al, 2007). A diminuição nos valores qP e ETR podem ser acompanhados por danos aos complexos proteicos do aparato fotossintético, ocasionados pela ação da deficiência hídrica (BAKER E ROSENQVIST ,2004). Possivelmente a alta DFFF no FES em PD (Figura 4) afetou a queda dos valores de qP e ETR. O elevado valor de DFFF no FES ocorreu devido baixa precipitação e incidência de nuvens, expondo as plantas á extrema irradiância, isso ocasionou o comprometimento do centro de reação do PSII e consequentemente a fotodestruição de pigmentos fotossintéticos e estruturas do tilacóide. A fotodestruição interrompe o processo fotossintético e a eficiência do PSII diminui (LARCHER, 2004).

O quenching fotoquímico (qP) permite aferir a utilização da energia luminosa das reações fotoquímicas da fotossíntese. A energia dissipada na fase fotoquímica é responsável pelo poder redutor do transporte de elétrons e pela formação da molécula de ATP, que influencia a fase bioquímica do processo fotossintético. Durante a transformação da energia luminosa em energia química, os fótons de luz incididos na folha irão estimular o fotossistema II (PSII) e permitir o transporte de elétrons (ETR) pelo PSII contribuindo na formação de ATP (CAMPOSTRINI, 2001; TERAMOTO et

al, 2001,2002, PEREIRA, 2001; LAZÁK, 1999). Variações dos fatores do ambiente como alta incidência de nuvens e precipitação, competição por luz e auto sombreamento do dossel podem afetar significativamente a intensidade luminosa no ambiente, prejudicando o rendimento quântico do PSII (SCHREIBER et al, 1994). Rossato et al (2010) observa que em folhas de ambientes com alta luminosidade (folhas de sol) apresentaram maior rendimento quântico do FSII, em contrapartida folhas de sombra sob luz intensa apresentaram baixa capacidade de transferência de energia do FSII limitando o processo fotossintético. Segundo o mesmo autor a diferença no rendimento quântico do FSII pode estar associada á alta luminosidade ou a diferença na proporção de centros de reação do FSII nos dois tipos de folhas (sombra e sol). Em folhas de sombra, menores proporções de centros de reação do FSII, são indicativos da saturação do transporte de elétrons associada à baixa capacidade do complexo antena em dissipar níveis elevados de energia (Horton et al. 1996). Portanto, a energia luminosa absorvida em excesso por estas folhas podem resultar em maiores chances de fotoinibição (Melis 1999).

Tabela 2 Análise de variância e comparação entre médias* dos parâmetros avaliados: Taxa de transporte de elétrons (ETR), Quenching fotoquímico (qP), Quenching não fotoquímico(NPQ) e Razão entre fluorescência variável e fluorescência máxima(Fv/Fm).

Variáveis	Períodos	Épocas		
		FEU	FES	IEU
ETR	PD	28.433 ± 6.134 A	8.911 ± 1.736 B	26.133 ± 3.053 A
	MD	88.188 ± 11.035 A	80.233 ± 7.123 A	72.633 ± 5.764 A
	AF	71.366 ± 8.49 A	81.577 ± 6.367 A	71.888 ± 13.200 A
qP	PD	0.090 ± 0.020 A	0.027 ± 0.005 B	0.083 ± 0.011 A
	MD	0.396 ± 0.061 A	0.341 ± 0.030 A	0.311 ± 0.034 A
	AF	0.280 ± 0.041 A	0.340 ± 0.030 A	0.325 ± 0.066 A
NPQ	PD	1.096 ± 0.060 A	0.768 ± 0.104 AB	1.292 ± 0.187 A
	MD	1.561 ± 0.138 A	1.992 ± 0.176 A	2.019 ± 0.098 A
	AF	1.270 ± 0.084 B	2.101 ± 0.092 A	2.012 ± 0.171 A
Fv/Fm	PD	0.802 ± 0.010 A	0.789 ± 0.005 AB	0.817 ± 0.003 A
	MD	0.696 ± 0.023 A	0.736 ± 0.012 A	0.745 ± 0.020 A
	AF	0.734 ± 0.024 A	0.755 ± 0.014 A	0.714 ± 0.025 A

*Médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si; p<0.05% pelo teste t LSD. As coletas dos dados foram realizadas em três horários do dia, Pd – *Predawn* (6h), Md - *Midday* (12h) e AF- *Afternoon* (17h) e três estações do ano FEU – Final Época Úmida, FES – Final Época Seca e IEU – Início Época Úmida. Os valores determinados utilizando a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) 800 - 1150μmol / m² s.

No FES em PD pudemos observar baixos índices de NPQ e aumento moderado nos valores de Fv/Fm (Tabela 2), indicando a manutenção da planta frente ao alto DFFF no FES em PD (Figura 4). Foi observado que o alto DFFF não aumentou o NPQ e não diminuiu significativamente o Fv/Fm, isso pode ter ocorrido devido a competição na dissipação de energia entre o Fv/Fm e NPQ, mostrando a inexistência da fotoinibição na *C. langsdorffii*, mesmo com os efeitos da sazonalidade. A sazonalidade contribuiu nesses resultados, pois no FES houve baixa pluviosidade nos meses de julho e agosto (Figura 1) ocasionando baixa incidência de nuvens, influenciando diretamente nos altos índices de DFFF principalmente em MD(Figura4).

O quenching não-fotoquímico (NPQ) segundo Pospisil (1997) é o decréscimo do rendimento quântico da fluorescência associado à dissipação da energia de excitação em forma de calor, tal dissipação está relacionada com as reações do ciclo das xantofilas (DEMMIG et al, 1987). A dissipação do excesso de energia em forma de calor age como mecanismo de proteção da planta e permite a proteção do sistema fotossintético, podendo auxiliar na adaptação das plantas á ambientes quentes com baixa disponibilidade de água e alta intensidade de luz (CAMPOSTRINI, 2001). De acordo com Baker (2008) quanto maior DFFF, maior será o NPQ, esta interação acontece devido a relação da dissipação do excesso de fótons na atividade fotossintética da planta, ocorrendo excesso de energia luminosa que é dissipada na forma de calor por meio do ciclo das xantofilas. Outro parâmetro que permite a observação da dissipação da energia em excesso é o Fv/Fm, ele é usado para estimar o rendimento quântico do Fotossistema II (PSII) para reação fotoquímica, tal estimativa ocorre através da dissipação energética na forma de luz. O alto DFFF pode ser um dos fatores que despertam a queda de Fv/Fm, os baixos valores de Fv/Fm indicam fotoinibição, isso ocorre em consequência á redução da capacidade fotossintética em razão da alta intensidade luminosa.(FARQUAR et al. 1989; LONG et al 1994). Ambos os processos de dissipação da energia luminosa pelas moléculas de clorofilas são competitivos, ou seja, alterações nas taxas fotossintéticas e na dissipação de calor causará alterações complementares na emissão da fluorescência, tais alterações podem mostrar a ausência ou presença de interferências no processo fotossintético (CAMPOSTRINI, 2001; MEDINA et al., 2002; RIBEIRO et al., 2009.).

Em Elsheery e Cao (2008) foi possível observar respostas semelhantes em cultivares de manga submetida á deficiência hídrica e alto DFFF. Tais resultados apresentaram nenhuma alteração do Fv/Fm, conseqüentemente a inexistência de fotoinibição nos centros de reação do PSII (FOYER et al. 1994; ASADA 1999), o NPQ apresentou um aumento pouco significativo, contribuindo com a inexistência da fotoinibição. A contribuição do NPQ foi expressiva, pois a energia de excitação em excesso pode ser dissipada em calor através do ciclo das xantofilas (KRAUSE E WEIS, 1991) antes do comprometimento dos centros de reações do PSII (GILMORE, 1997).

Concluimos que *C.langsdorffii* localizada em Floresta estacional semidecídua apresentou respostas fisiológicas que impedem que seu metabolismo seja danificado perante a seca. O estresse hídrico gerado na estação seca permite a observação de mecanismos de tolerância á dessecação como, por exemplo, baixos valores de *gs* no IEU, sistemas radiculares estendidos por influencia do alto valor de *gs* no FEU e a capacidade das células sobreviverem a baixos potenciais hídricos.

O ETR e o qP apresentaram baixos índices no FES, indicando menor eficiência fotossintética da planta no período da seca. Os baixos valores de NPQ e aumento moderado nos índices de Fv/Fm no FES, indicaram possível compensação entre NPQ e FV/Fm na dissipação de energia fotossintética em excesso, evitando fotoinibição minimizando os efeitos da seca na atividade fotossintética.

Os parâmetros relativos à fluorescência da clorofila *a* e relações hídricas permitiram a observação das possíveis respostas da *C.langsdorffii* frente a diferentes condições sazonais da floresta estacional semidecídua. Na época seca tais respostas tiveram maior destaque, pois neste período detectamos estratégias de superação á deficiência hídrica.

5.Referências

ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E. M.; JUNIOR, E. C. L.; MAGALHÃES, M. M. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil, **Revista Árvore**, v.27, n.1, p.53-7, 2003.

ANDRIOLO, J. L. Fisiologia da produção de hortaliças em ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 18, p. 26-33, 2000.

ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.50, p. 601–639, 1999.

ATROCH, E. M.A.C.; SOARES, A. M.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link. Submetidas à diferentes condições de sombreamento. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.25, n. 4, p. 853-862, 2001.

BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence a Probe of Photosynthesis In Vivo **Review of Plant Biology**, v. 59 p. 89-113. 2008.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p. 1607–21. 2004.

BAQUEDANO, F.J.; CASTILLO, F.J. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, and *Juniperus phoenicea*. **Photosynthetica**, v.45, p. 229-238, 2007.

BECKMANN, M. Z.; DUARTE, G. R. B.; PAULA, V. A.; MENDEZ, M. E. G.; PELIL, R. M. N. Radiação solar em ambiente protegido cultivado com tomateiro nas estações verão-outono do Rio Grande do Sul. **Ciência Rural**, v.36, n.1, p. 86-92, 2006.

CAMPOSTRINI, E. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas, 2001 (Apostila 31 páginas). Disponível em: <www.uenf.br/downloads/ApostiladeFluorescencia.pdf>. Acesso em 10 de mar. 2013.

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.

DEMMIG, B.; WINTER, K.; KRÜGER, A.; CZYGAN, F.C. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves : a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. **Plant Physiology**, v. 84, p. 218, 1987.

ELSHEERY, N.I.; CAO, E.K.F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, p. 769-777, 2008.

FARQUHAR, G.D.; WONG, S.C.; EVANS J.R.; HUBICK, K.T. Photosynthesis and gas exchange. In: JONES, H.G.; FLOWERS, T.J.; JONES, M.B.; (eds) *Plants under stress: Biochemistry, Physiology and Ecology and their Applications to Plant Improvement*. **Cambridge University Press**, p. 47-69, 1989.

FINI, A.; BELLASIO, C.; POLLASTRI, S.; TATTINI, M.; FERRINI, F. Water relations, growth, and leaf gas exchange as affected by water stress in *Jatropha curcas*. **Journal of Arid Environments**, v. 89, p. 21-29, 2012.

FOYER C. H.; LELANDAIS M.; KUNERT K. J. Photooxidative stress in plants. **Physiology Plant**, v. 92, p. 696–717. 1994.

FRANCO, A.C. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, in evergreen savanna species. **Plant Ecology**, v. 136, p. 69-76, 1998.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; FILHO, H. F. L. “Gaps of deciduosness”: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola Journal**, vol.6, n.2, p.280-284, 2009.

GILMORE A.M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycledependent photo-protection in higher plant chloroplasts and leaves. **Physiology Plant**, v. 99, p. 197–209, 1997.

HABERMANN, G.; ANNA C. G. BRESSAN. 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.

JONES, H.G.; SUTHERLAND, R. A. Stomatal control of xylem embolism. **Plant Cell Environment**, v.14, p.607-612, 1991.

KRAUSE G.H.; WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.42, p. 313–349. 1991.

KURSAR, T.A.; COLEY, P.D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. **Oecologia**, v.121, p. 489-498, 1999.

LARCHER, W. A Planta sob Estresse. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e Textos, p.341-478, 2004.

LAZÁK, D. Chlorophyll a fluorescence induction. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.1412, p.1-28,1999.

LEVITT, J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt and Other Stresses. **Academic Press**, v.2, 1980.

LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.45, p. 633-662, 1994.

MARTINS, F.R. O balanço hídrico sequencial e o caráter semidecíduo de floresta do Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro, SP. **Revista Brasileira de Estatística**, v.43, p. 353-391, 1982.

MATTHES, L.A.F. **Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás**. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1980.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. **Forest Ecology and Management**, v.187, p. 281- 294, 2004.

MEDINA, C.L.; SOUZA, R.P.; MACHADO, E.C.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, J.A.B. Photosynthetic response of citrus grown under reflective aluminized polypropylene shading nets. **Scientia Horticulturae**, v.96, p.115-125, 2002.

MOHR, H.G.; SCHOPFER, P. **Plant Physiology**. Berlin: Springer-Verlag, 629p, 1995.

ORT, D. R. When there is too much light. **Plant Physiology**, v.125, p.29-32, 2001.

PANDA, D.; RAO, D.N.; SHARMA, S.G.; STRASSER, R.J.; SARKAR, R.K. Subemergence effects on rice genotypes during seedling stage: probing of subemergence driven changes of photosystem 2 by chlorophyll a fluorescence induction O-J-I-P transients. **Photosynthetica**, v.44, p. 69 – 75, 2006.

POSPISIL, P. Mechanisms of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in higher plants. **Photosynthetica**, v.34, p. 343-355, 1997.

PEREZ, S.C.J.G.A.; MORAES, J.A.P.V. Determinação de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerradão. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.391, p. 27 – 37, 1991.

PEREIRA, W. E. **Trocas gasosas, fluorescência da clorofila, crescimento e composição mineral de quatro porta-enxertos de citros submetidos a estresse por Alumínio, em Cultivo Hidropônico**. Viçosa, Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa 123 p. 2001.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Seasonal and diurnal changes in photosynthetic limitation of young sweet orange trees. **Environmental and Experimental Botany**, v.66, p.203-211, 2009.

ROCHA, H.R.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; C. MENTON, M.C.; PINTO, L.D.V.O.; FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M.S. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in East Amazonia. **Ecological Applications**, v. 14, p.S22-S32, 2004.

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.; TAKAHASHI, F.S.C.; SILVA, L.C.R.; FRANCO, A.C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n.3, p. 640-647, 2010.

SASSENATH-COLE, G.F.; PEARCY, R.W. Regulation of photosynthetic induction state by the magnitude and duration of low light exposure. **Plant Physiology**, v.105, p.1115-1123, 1994.

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, p. 7, 2011.

SCHULZE, E. D. Soil, water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. In Water deficits: plant responses from cell to community. **BIOS Scientific Publisher**, Oxford, United Kingdom, p.98-125. 1993.

SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. **Ecophysiology of photosynthesis**. New York: Springer, v.49, 1994.

SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid estimates of relative water content. **Plant Physiology**, v. 53, p. 258-260. 1974.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Instituto Plantarum: Nova Odessa, SP, 640p, 2005.

SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R. V.; OLIVEIRA, R. F.; MACHADO, E. C. Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree

species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 47-59, 2005.

SOUZA, G. M; BALMANT, B. D; VÍTOLO, H. F; GOMES, K. B. P; FLORENTINO, T. M; CATUCHI, T. A; VIEIRA, W. L. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botanica. Brasilica**, v. 23, n. 2, p. 474-485, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Artmed: Porto Alegre, 719 p, 2004.

TERAMOTO, H.; NAKAMORI, A.; MINAGAWA, J.; ONO, T. Ligth-Intensity-Dependent expression of Lhc gene family encoding light-harvesting chlorophyll-a/b proteins of photosystem II in *Chlamydomonas reinhardtii*. **Plant Physiology**, v. 130, p.325-333, 2002.

TERAMOTO, H.; ONO, T.; MINAGAWA, J. Identification of Lhcb gene family encoding the light-harvesting chlorophyll-a/b proteins II in *Chlamydomonas reinhardtii*. **Plant and Cell Physiology**, v.42, p. 849-856, 2001.

TOTH, S.Z.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R.J. A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. **Photosynthesis Research** v. 93, p. 193-203, 2007.

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

WATLING, J.R.; BALL, M.C.; WOODROW, I.E. The utilization of lightflecks for growth in four Australian rain-forest species. **Functional Plant Ecology**, v.11, p. 231-239, 1997.

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. **Physiology Plant** v.139, p.388–400, 2010.

YONG, J. W. H.; WONG, S. C., FARQUHAR, G.D. Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between the leaf and air. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p. 1213-1216, 1997.