

Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (Cariniana legalis, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades de luz

Light stress in jequitibá-rosa seedlings (Cariniana legalis Lecythidaceae): monitoring photosynthetic acclimation capacity under two light intensities

Tatiane de Oliveira Vieira^{*}
Frederico Lage-Pinto^{**}
Douglas Rodrigues Ribeiro^{***}
Thaís dos Santos Alencar^{****}
Angela Pierre Vitória^{*****}

O conhecimento da capacidade de aclimação e estabelecimento das espécies vegetais é importante para a implementação de programas de manejo e restauração ecológica de ecossistemas degradados. Estudos ecofisiológicos foram realizados (trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e teores de pigmentos fotossintéticos) para avaliar o efeito da intensidade luminosa sobre a atividade e capacidade fotossintética de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* Mart. Kuntze). As respostas das plântulas submetidas à condição de pleno sol sugerem que a radiação direta pode ter sido um fator estressante para a espécie, afetando seu desempenho, embora tenha sido verificada aclimação da capacidade fotossintética em função da maior intensidade luminosa.

*The knowledge of the capacity for acclimation and establishment of plant species is important for the implementation of management programs and ecological restoration of degraded ecosystems. Ecophysiological studies were performed (gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and photosynthetic pigments content) to evaluate the effect of light intensity on activity and photosynthetic capacity of jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* Mart. Kuntze). The responses of seedlings subjected to the condition of full sun suggest that direct radiation could be a stressor for this species, affecting their performance, although photosynthetic acclimation with increasing light intensity was observed.*

Palavras-chave: Secundária tardia. Fotoinibição. Ecofisiologia.

Key words: Late secondary. Photoinhibition. Ecophysiology.

^{*} Graduada em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, com ênfase em ecologia vegetal - ecofisiologia do estresse, atualmente é Mestranda do programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) pela UENF, Campos dos Goytacazes-RJ, Brasil. E-mail: vieirato2@gmail.com.

^{**} Doutorando em Ecologia e Recursos Naturais pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, Campos dos Goytacazes-RJ, Brasil. E-mail: fredlage1@gmail.com.

^{***} Mestrando do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, Campos dos Goytacazes-RJ, Brasil. E-mail: doug.rodriguesribeiro@gmail.com.

^{****} Graduada em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, Campos dos Goytacazes-RJ, Brasil. E-mail: thaistata_sa@hotmail.com.

^{*****} Atualmente é secretária da Sociedade Brasileira de Fisiologia Vegetal (gestão 2009-2011) e Profa. Associada na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, Campos dos Goytacazes-RJ, Brasil. E-mail: apvitoria@gmail.com.

Introdução

A Mata Atlântica é considerada um dos *hotspots* em biodiversidade, abrigando um elevado número de espécies endêmicas (MYERS et al., 2000). Atualmente possui remanescentes que correspondem a cerca de 7% da área original, distribuídos em pequenos fragmentos isolados (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, 2002) e circundados, em sua maioria, por áreas agrícolas e/ou pecuaristas, ou até mesmo originárias dessas práticas. A preocupação com a conservação desse bioma vem consolidando a união entre o poder público, as organizações não governamentais e os proprietários rurais para a implementação de programas de restauração e recuperação de áreas degradadas.

As práticas de recuperação de áreas perturbadas agem como meios de facilitar os processos de sucessão e manutenção dos fragmentos, já que restabelecem a estrutura e a composição florística por meio da regeneração natural (TABANEZ, 1995), otimizam os mecanismos naturais e, muitas vezes, permitem a conexão entre os fragmentos isolados. Dentro dessa proposta, diversas estratégias têm sido desenvolvidas, como por exemplo, a combinação de espécies de diferentes grupos sucessionais em razão das diferenças na velocidade de crescimento, capacidade de sombreamento e tolerância à luz.

A espécie secundária tardia jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* Mart. Kuntze), uma das inúmeras espécies arbóreas brasileiras que se encontram ameaçadas de extinção, é empregada em plantios mistos e programas de manejo e conservação (LORENZI 1992; INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE, 2011). A ampla utilização dessa espécie torna os estudos referentes à sua fisiologia fundamentais para compreender os efeitos da fragmentação e da interação dessa espécie com a comunidade vegetal e direcionar estratégias para a sua conservação.

O regime luminoso influencia diretamente na dinâmica da população vegetal e, além de fonte de energia para a planta, a luz, bem como sua intensidade, influencia fortemente a fotossíntese, já que pode atuar como fator estressante quando em excesso e gerar um efeito destrutivo (ORT, 2001). Quando em excesso, a luz absorvida pelos organismos fotossintetizantes além da sua capacidade fotossintética pode desencadear uma condição de estresse conhecida como fotoinibição, processo definido como a inibição da fotossíntese pelo excesso de luz (ADIR et al., 2003). Alguns autores sugerem que espécies tolerantes à sombra são mais susceptíveis à fotoinibição e se recuperam em menor extensão que as espécies pioneiras ou dependentes de luz, espécies de clareiras ou ambientes abertos (RIDDOCH et al., 1991; LOVELOCK et al., 1998; KRAUSE et al., 2001). Essas características influenciam diretamente na escolha das espécies em programas de recuperação.

A capacidade de um indivíduo, ou espécie vegetal, em tolerar e responder de forma relativamente rápida às alterações do meio, seja como forma de maximizar o seu aproveitamento e/ou garantir a sua permanência, revela sua capacidade de aclimação, o que, em geral, está relacionado às características do grupo ecológico.

Nesse contexto, avaliou-se a influência de duas intensidades de luz (pleno sol e 50% sombreado) e a ocorrência de aclimação no desempenho fotossintético da espécie nativa de Mata Atlântica jequitibá-rosa (*C. legalis*), caracterizando-se e comparando-se o grau de aclimação às condições de luz ao longo do tempo.

Material e Métodos

Espécie estudada e período de estudo

O jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* Mart. Kuntze, Lecythidaceae) é uma espécie arbórea semidecídua nativa de Mata Atlântica, com características de secundária tardia. É considerada uma das maiores árvores da Região Sudeste, podendo chegar até a 60 m de altura e 400 cm de DAP na idade adulta (MORI & PRANCE, 1983; PEIXOTO et al., 1995). Seu crescimento é considerado de moderado a rápido, já que alcança de 3 a 5 metros entre 2 e 3 anos de idade. É uma planta monoica (SEBBENN et al., 2000), que floresce em períodos diversos de acordo com a localidade.

Sementes de jequitibá-rosa (*C. legalis*) foram germinadas e cultivadas em substrato Plantmax® em recipientes plásticos de 500g. Aos quatro meses de idade, as plântulas foram transplantadas e cultivadas em casa de vegetação em vasos de 5L com dois indivíduos por vaso, em mistura de solo esterilizado e adubo (4.14.8 – NPK). Em seguida foram iniciadas as avaliações ecofisiológicas por um período de 60 dias, em períodos de tempos 0 (zero), 15, 30, 45 e 60 dias (agosto – setembro de 2010). O experimento foi realizado no *campus* da UENF “Leonel Brizola” (Campos dos Goytacazes, RJ).

Tratamentos: pleno sol (PS) e 50% sombreado (SB)

Em uma área externa, sob condições naturais de fotoperíodo, temperatura, intensidade luminosa e umidade, 28 plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* Mart. Kuntze) com 4 meses de idade, foram divididas em dois lotes aleatoriamente, sendo submetidas aos tratamentos de luz: pleno sol (PS), radiação direta sobre as plantas, e 50% sombreado (SB), situação em que a radiação incidente foi reduzida com a utilização de sombrite 50%, com número amostral de 14 indivíduos por tratamento. No tratamento PS a radiação incidente foi de cerca de $2.300 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ e no tratamento SB, $1.290 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. As intensidades de luz foram determinadas semanalmente entre 11h30min e 13h30min durante o período de avaliação através de sensores quânticos do analisador de gás carbônico infravermelho (IRGA) CIRAS 2 da PP Systems, UK (n = 20). Os valores apresentados são as médias das aferições.

Avaliações ecofisiológicas

Foram feitas avaliações de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* a cada 15 dias (0, 15, 30, 45 e 60 dias) e conteúdo de pigmentos fotossintéticos no período de 60 dias.

As medidas de trocas gasosas foram realizadas no período da manhã, entre 7h30min e 9h30min. Foi utilizado um analisador de gás carbônico infravermelho (IRGA) portátil, de circuito fechado, modelo Ciras 2 (PP Systems, UK), cuja câmara foliar foi calibrada para $380 \mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2 , sob intensidade luminosa artificial de $1.200 \mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e umidade de 80%. Os parâmetros aferidos foram: assimilação de CO_2 (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s), carbono interno (C_i) e eficiência intrínseca no uso da água ($EIUA = A/g_s$). Os dados foram obtidos segundo Paiva et al. (2009), com número amostral de 14 indivíduos ($n=14$) por tratamento.

As medidas da emissão de fluorescência da clorofila *a* foram realizadas no período das 12h às 14h, com a utilização do fluorímetro modulado portátil (FMS-2 da *Hansatech*, UK). As medidas foram feitas na região central da superfície adaxial de folhas completamente expandidas e saudáveis, com pré-adaptação das folhas ao escuro de acordo com Genty et al. (1989) e Van Kooten & Snel (1990). As variáveis analisadas foram: rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_o), dissipação fotoquímica (qP) e dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ), com número amostral de 14 indivíduos ($n=14$) por tratamento.

A determinação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides) foi realizada em 7 indivíduos ($n=7$) por tratamento a partir da retirada de 1 disco foliar ($0,636 \text{ cm}^2$) de cada indivíduo. Os discos foram fatiados e colocados em tubos plásticos com rosca e capacidade de 15 mL contendo 5 mL do solvente orgânico dimetilsulfóxido (DMSO). Após cinco dias uma alíquota de 1,0 mL de cada amostra foi submetida a leituras em espectrofotômetro UV/VIS (Shimadzu modelo UV-1800) nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm (WELLBURN, 1994).

Resultados e Discussão

Trocas Gasosas

Na comparação entre os tempos, foi observado que a assimilação de CO_2 (A) (Figura 1A) apresentou valores crescentes em ambos os tratamentos ao longo dos tempos amostrados, com as médias variando de 0,6 a $9,8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ no tratamento pleno sol (PS) e de 2,0 a $10,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ no tratamento 50% sombreado (SB) para os tempos 0 (zero) e 60 dias, respectivamente. As médias obtidas para A nas plântulas do tratamento PS se mantiveram abaixo daquelas encontradas para o tratamento SB ao longo de todos os tempos de avaliação.

Embora a assimilação de CO_2 tenha aumentado nos dois tratamentos (PS e SB), as plântulas mantidas no tratamento SB foram fotossinteticamente mais ativas que as plântulas do tratamento PS ao longo do tempo amostrado. Esses resultados podem estar relacionados com a maior capacidade fotossintética das plântulas desta espécie secundária tardia a baixas intensidades luminosas, uma vez que as plântulas se desenvolvem comumente em condições sombreadas, embora os indivíduos adultos se estabeleçam em condições de pleno sol (no dossel da floresta).

Silvestrine (2000) e Ribeiro et al. (2005) trabalhando com espécies de sucessão tardia sob diferentes intensidades de luz, verificaram melhor desempenho fotossintético nas plântulas expostas à baixa irradiância, com as plântulas submetidas à intensidade de luz alta apresentando menor assimilação de CO_2 em ambos os trabalhos.

Os resultados de carbono interno (C_i), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) (Figuras 1B, C, e D), mostraram que as plântulas submetidas ao tratamento PS apresentaram, em geral, médias superiores às do tratamento SB. A concentração interna de CO_2 representa o balanço entre o consumo de CO_2 na fotossíntese, na respiração e na fotorrespiração e o fluxo de CO_2 do meio externo para o interior da folha pelos estômatos. Esse balanço é mantido pela sensibilidade e controle da abertura estomática, que é constantemente ajustada pelas oscilações dos fatores ambientais (LARCHER, 2000), como intensidade luminosa (DEMMIG-ADAM; ADAMS, 1992), aumento da temperatura (RIBEIRO et al., 2004), deficiência hídrica (SASSAKI; MACHADO, 1999; PAIVA et al., 2005) e principalmente pelo déficit de pressão de vapor devido à alta evaporação (NIYOGI, 1999). A abertura estomática está diretamente ligada à regulação das trocas gasosas e da transpiração, de modo que por meio da variação na abertura estomática é possível controlar o fluxo de CO_2 e água da folha.

A absorção de CO_2 do meio externo e a perda de água na forma de vapor são processos intimamente ligados, de modo que a redução da perda de água restringe também a entrada de CO_2 , uma vez que os estômatos são a rota comum de entrada e saída de CO_2 e água. Essa relação pode ser expressa numericamente pela razão entre assimilação de CO_2 e condutância estomática (A/g_s) e representa a eficiência intrínseca no uso da água ($EIUA$), ou seja, o balanço entre as trocas gasosas e a perda de água.

Os resultados de $EIUA$ sugerem que, de modo geral, as plântulas expostas ao tratamento SB foram mais eficientes, tendo apresentado maiores valores de $EIUA$ na maioria dos tempos amostrados (Figura 1E). Contudo, foi observado que as plântulas do tratamento PS foram capazes de otimizar sua $EIUA$ ao longo do experimento, chegando a valores similares aos das plantas do tratamento SB aos 60 dias.

Segundo Grime (1965) e Gandolfi et al. (2009), plantas expostas à alta irradiância, como as do tratamento PS, tendem a apresentar elevadas temperaturas na folha, em função do fechamento estomático. Segundo Valladares & Pearcy (1997), a exposição de plantas jovens à radiação direta pode levar à queda do potencial hídrico das folhas devido à alta demanda evaporativa provocada pela alta intensidade de luz.

Isso causa aumento da temperatura da folha e restrição estomática à transpiração que, eventualmente, intensifica os efeitos do estresse luminoso (fotoinibição).

Plântulas do tratamento PS apresentaram as maiores médias para condutância estomática (g_s) ao longo do experimento (Figura 1C), o que poderia estar relacionado aos elevados valores de transpiração (E) (Figura 1D) provavelmente para manutenção da temperatura foliar. Similarmente, Ribeiro et al. (2005), estudando a transpiração diária de jequitibá-rosa (*C. legalis*), não observaram diferenças significativas entre os regimes de irradiância (alta e baixa), entretanto as plântulas submetidas à alta irradiância tenderam a apresentar valores mais elevados de transpiração.

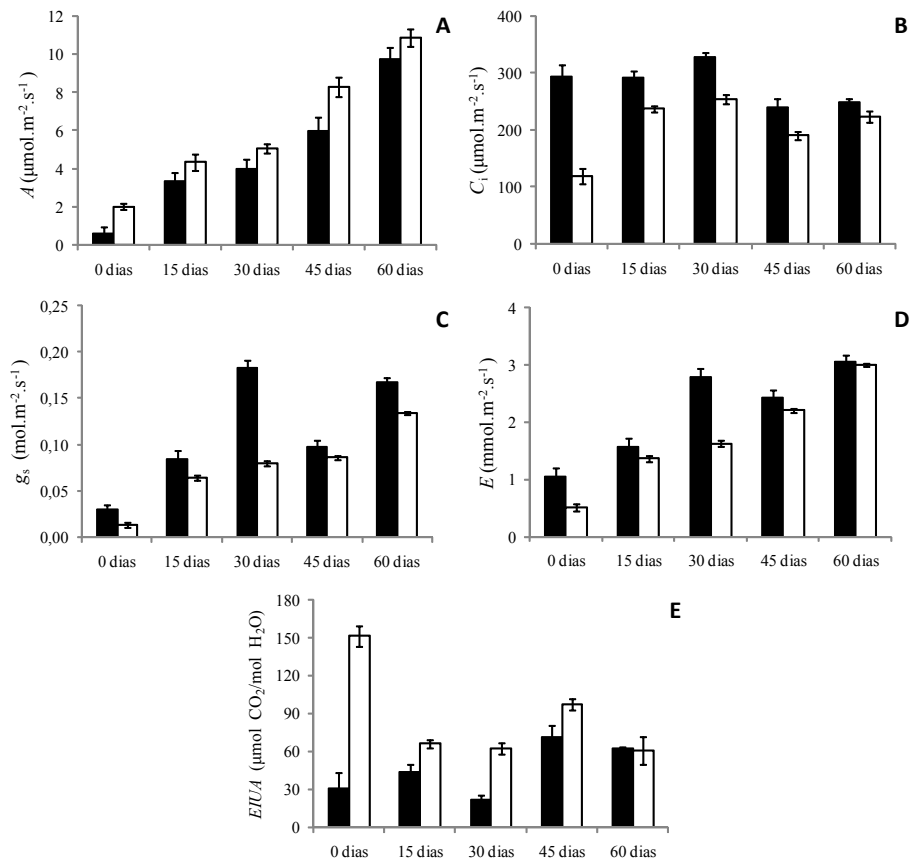


Figura 1 - Parâmetros de trocas gasosas avaliados em plântulas de jequitibá-rosa (*C. legalis*) nos tratamentos: pleno sol (PS - ■) e 50% sombreado (SB - □), nos tempos: 0, 15, 30, 45 e 60 dias. A – assimilação de CO_2 (A); B – carbono interno (C_i); C- condutância estomática (g_s); D – transpiração (E); E – eficiência intrínseca no uso da água (E_{iUA}). Os dados representam média \pm erro padrão (n=14).

Fluorescência da clorofila a

Os resultados dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* avaliados (F_v/F_m , F_v/F_o , qP , qNP , e NPQ) são apresentados na Tabela 1. No que se refere à variação temporal, foi verificado aumento gradativo do rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m), da taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_o), da dissipação fotoquímica (qP) e queda gradativa nos valores de dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ) ao longo do experimento.

Os valores encontrados para a razão F_v/F_m (Tabela 1) em ambos os tratamentos sugerem condição de estresse fotoquímico, uma vez que, com exceção das plântulas de jequitibá do tratamento SB do 60º dia, nos demais tempos amostrados, as médias mantiveram-se abaixo da faixa de 0,75 a 0,85 sugerida por Bolhàr-Nordenkampf et al. (1989) como condições normais de funcionamento do aparato fotossintético. Quando relacionamos A , C_i e a razão F_v/F_m , verificamos que, embora o CO_2 esteja disponível (Figura 1B), a assimilação de CO_2 (A) (Figura 1A) não aumenta na mesma proporção que a sua disponibilidade. Isto pode ser devido a problemas na etapa fotoquímica, uma vez que, sob condição de estresse fotoquímico, a energia luminosa pode não estar sendo convertida em energia química (ATP e $NADPH_2$) de forma eficiente e/ou suficiente. Espécies adaptadas a ambientes sombreados, quando expostas à alta irradiância, podem ter seu rendimento fotossintético reduzido, com ocorrência de danos ou mesmo inativação dos centros de reação do fotossistema II, fato que caracteriza o fenômeno de fotoinibição.

No presente estudo, as plântulas de jequitibá dos tratamentos PS e SB tiveram seu rendimento quântico (F_v/F_m e F_v/F_o) e a assimilação fotossintética máxima (A) afetados pela intensidade de luz. Quando se comparam os valores obtidos (Tabela 1 e Figura 1A) com os valores sugeridos para F_v/F_m por Bolhàr-Nordenkampf et al. (1989) caracteriza-se a fotoinibição crônica (TAIZ; ZEIGER, 2009). De acordo com Osmond (1994) e Tais e Zeiger (2009), a fotoinibição crônica resulta da exposição a altos níveis de luz, que danificam o sistema fotossintético, afetando tanto a eficiência na captação de luz, quanto a assimilação fotossintética máxima. Segundo os mesmos autores, o outro tipo de fotoinibição (dinâmica) representa um declínio na eficiência da captação de luz, causado por um desvio da energia luminosa absorvida para a dissipação de calor, sem alterar a assimilação fotossintética máxima, diferente do que foi observado em nosso estudo.

Tabela 1 - Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* avaliados em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*) nos tratamentos: pleno sol (PS) e 50% sombreado (SB), nos tempos: 0, 15, 30, 45, e 60 dias. A - F_v/F_m – rendimento quântico máximo do fotossistema II; B - F_v/F_o – taxa variável pela fluorescência mínima; C - qP – *quenching* fotoquímico; D - qNP - *quenching* não fotoquímico; E - NPQ - *quenching* não fotoquímico. Letras maiúsculas comparam os tratamentos. Letras minúsculas comparam os tempos. Letras distintas indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão (n=14).

Tratamento	Parâmetros	0 dias	15 dias	30 dias	45 dias	60 dias
Pleno Sol (PS)	F_v/F_m	0,58 \pm 0,03	0,54 \pm 0,04	0,56 \pm 0,04	0,64 \pm 0,02	0,71 \pm 0,02
	F_v/F_o	1,60 \pm 0,14	1,36 \pm 0,17	1,38 \pm 0,05	1,87 \pm 0,18	2,52 \pm 0,20
	qP	0,74 \pm 0,05	0,84 \pm 0,05	0,91 \pm 0,01	0,93 \pm 0,01	0,94 \pm 0,01
	qNP	0,42 \pm 0,06	0,46 \pm 0,07	0,36 \pm 0,02	0,27 \pm 0,04	0,19 \pm 0,05
	NPQ	0,40 \pm 0,06	0,48 \pm 0,07	0,34 \pm 0,02	0,25 \pm 0,04	0,18 \pm 0,04
50% Sombreado (SB)	F_v/F_m	0,67 \pm 0,02	0,56 \pm 0,03	0,60 \pm 0,02	0,69 \pm 0,02	0,75 \pm 0,02
	F_v/F_o	2,14 \pm 0,17	1,46 \pm 0,18	1,59 \pm 0,16	2,44 \pm 0,24	3,27 \pm 0,34
	qP	0,67 \pm 0,03	0,84 \pm 0,04	0,87 \pm 0,03	0,95 \pm 0,01	0,95 \pm 0,01
	qNP	0,44 \pm 0,04	0,49 \pm 0,05	0,39 \pm 0,04	0,23 \pm 0,03	0,19 \pm 0,03
	NPQ	0,46 \pm 0,05	0,53 \pm 0,08	0,37 \pm 0,05	0,21 \pm 0,04	0,17 \pm 0,03

Diversos trabalhos avaliando a fluorescência da clorofila *a* em espécies de sucessão tardia em condições de luz contrastantes, sol e sombra, verificaram melhor desempenho fotoquímico e maiores razões F_v/F_m nas plantas expostas à baixa irradiância (FAVARETTO, 2009; SILVESTRINE, 2000). Alguns estudos, como o de Ribeiro et al. (2005), observam condição de estresse luminoso severo para espécies tardias decorrente de fotoinibição crônica quando expostas a pleno sol.

Para os coeficientes de extinção, foi verificada uma tendência de aumento da dissipação fotoquímica (q_p) e redução da dissipação não fotoquímica (q_{NP} e NPQ), ao longo dos tempos, em ambos os tratamentos, fato que sugere que, embora tenha sido verificada a condição de estresse, as plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*) foram capazes de se ajustar ao longo do período de exposição às diferentes condições de luz às quais foram submetidas, tratamentos PS e SB.

Pigmentos fotossintéticos

Para as concentrações de clorofila *a*, o menor valor encontrado foi para as plântulas expostas à baixa luminosidade, tratamento SB (Tabela 2), conforme se verifica no trabalho de Engel (1989), que, avaliando a influência do sombreamento sobre o crescimento de espécies nativas do Brasil, afirma que a síntese de clorofila *a* é sensível à redução da luminosidade, com a produção deste pigmento reduzida. Diferente do esperado, não foi verificada diferença no conteúdo total de clorofilas entre os tratamentos PS e SB.

Estudos relacionando o conteúdo de pigmentos de folhas de sol e sombra mostram que a concentração de clorofilas totais é maior em folhas de sombra quando comparadas às folhas de sol (ALVARENGA et al., 2003; CARVALHO et al., 2007; CHAVES et al., 2008). Essa diferença na produção desses pigmentos se deve a um ajustamento da fisiologia das plantas sob sombreamento, o que amplia a eficiência da captura de luz (KITAO, et al., 2000; GONÇALVES et al., 2001). De acordo com Sarijeva et al. (2007), Dymova & Golovko (2007) e Lichtenthaler & Babani (2007), folhas expostas ao sol respondem à alta irradiância e reduzem a porção de clorofila que compõe o complexo antena, entretanto, não observamos diferença nos teores de clorofila total em função dos tratamentos.

Os resultados encontrados para os teores de clorofila *b* mostram maior valor em plântulas submetidas à baixa luminosidade (SB) (Tabela 2). Alguns estudos indicam que a maior concentração desse pigmento em plantas expostas à baixa intensidade de luz está relacionada a um mecanismo de aclimação à baixa luminosidade (SCALON et al., 2002; REGO; POSSAMAI, 2006; DIAS; MARENCO, 2007). Por meio da clorofila *b* as plantas capturam energia em outros comprimentos de onda previamente absorvidos pelas folhas do dossel e transferem a energia absorvida para a clorofila *a* do centro de reação (P_{680}) do fotossistema II, que inicia o processo fotoquímico da fotossíntese.

As plântulas de jequitibá do tratamento SB apresentaram menor razão clorofila *a/b* do que as plântulas de jequitibá do tratamento PS (Tabela 1). Segundo Mendes et al. (2001), Ishii et al. (2006) e Dymova & Golovko (2007), as plantas de sombra tendem a apresentar menor razão clorofila *a/b* se comparadas às plantas de sol em função da alta porção de clorofila *b* atribuída ao complexo antena (LHC). Desse modo, a aclimação a condições de baixa luminosidade promove a produção de complexos coletores de luz em detrimento dos centros de reação.

Os teores de carotenoides do presente estudo apresentaram maiores valores nas plântulas de jequitibá do tratamento PS, confirmados pela queda na razão clorofila total/carotenoides (Tabela 1). Os carotenoides, além de pigmento acessório na captação de energia, são agentes fotoprotetores das plantas. O excesso de energia luminosa pode levar à produção de espécies tóxicas como peróxido, superóxidos e oxigênio singlete, que podem gerar danos ao aparato fotossintético (MÜLLER et al., 2001). Devido ao seu papel como antioxidante, esses pigmentos interagem com os compostos tóxicos, impedindo e/ou reduzindo a ocorrência de processos danosos. Estudos mostram maior concentração de carotenoides sendo encontrada em plantas de sol, ou plantas expostas à alta irradiância (MUNNÉ-BOSCH & ALEGRE, 2000; GONÇALVES et al., 2001, PAIVA et al., 2003) e relacionam a ação fotoprotetora desses pigmentos ao seu papel relevante na dissipação de energia na forma de calor (qNP e NPQ) (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 2006).

Tabela 2 - Teores de pigmentos fotossintéticos em plântulas de jequitibá-rosa (*C. legalis*) nos tratamentos pleno sol (PS) – plantas expostas à radiação direta por 60 dias e 50% sombreado (SB) – plantas mantidas com sombrite 50% por 60 dias. Letras maiúsculas comparam entre os tratamentos. Clo *a* – clorofila *a*; Clo *b* – clorofila *b*; Clo total – Clorofila *a* + Clorofila *b*; Caro – carotenoides; Clo *a/b* - relação clorofila *a/b*; Clo total / Caro - relação clorofilas total / Carotenoides. Os dados representam média ± erro padrão (n=7).

Pigmentos	Pleno Sol	50% Sombreado
Clo <i>a</i> (nmol/cm ²)	17,4 ± 0,8	16,2 ± 0,7
Clo <i>b</i> (nmol/cm ²)	5,6 ± 0,3	6,6 ± 0,5
Caro (nmol/cm ²)	4,8 ± 0,5	4,0 ± 0,2
Clo <i>a/b</i>	3,1 ± 0,1	2,6 ± 0,1
Clo total/Caro	5,2 ± 0,4	5,9 ± 0,4
Clo total	23,0 ± 1,0	22,7 ± 1,0

Conclusão

Com base nos resultados obtidos no presente trabalho, a utilização do jequitibá-rosa (*C. legalis*) em práticas de manejo com plântulas mantidas em condição de pleno sol não é aconselhada. Embora a espécie tenha apresentado capacidade de aclimação nas duas condições de luz às quais foi exposta, o plantio da mesma sob pleno sol pode tornar os projetos de recuperação de áreas degradadas mais dispendioso, pois é necessário o acompanhamento direto (hidratação diária). Desse modo, recomenda-se o plantio sob condições de baixa luminosidade, principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento da plântula.

Os dados indicaram que as plântulas da espécie jequitibá-rosa (*C. legalis*) apresentaram comportamento fisiológico comum a secundárias tardias, e embora tenham apresentado tolerância em pleno sol, a luz foi considerada um fator estressante. Assim, é possível considerar o processo de fragmentação e suas consequências como agentes agravantes do processo de extinção dessa espécie. A fragmentação acentua condições desfavoráveis ao desenvolvimento das espécies tardias, impede ou reduz drasticamente a capacidade de regeneração de uma área perturbada, torna fundamental o desenvolvimento de práticas de manejo e a implementação de programas de recuperação e restauração em áreas impactadas por atividades agropecuárias e urbanas.

Referências

- ADIR, N.; ZER, H.; SHOCHAT, S.; OHAD, I. Photoinhibition – a historical perspective. *Photosynthesis Research*, v.76, p.343-370, 2003.
- ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; LIMA JUNIOR, E. C.; 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- 57, 2003.
- BOLHÀR-NORDENKAMPE, H. R.; LONG, S. P., BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology*, v.3, p.497-514, 1989.
- CARVALHO, A. P. F.; BUSTAMANTE, M. M. C.; KOZOVITS, A. R.; ASNER, G. P. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica*, v.30, n.1, p.19-27, 2007.
- CHAVES, A. R. M.; TEN-CATEN, A.; PINHEIRO, H. A; RIBEIRO, A.; DA MATA, F. M. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees*, v.22, p.351- 361, 2008.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, v.172, p.11-21, 2006.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection and other responses of plants to highlight stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.43, p.599-626, 1992.
- DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Efeito da nebulosidade nos parâmetros da fluorescência em *Minquartia guianensis* Aubl. *Revista brasileira de Biociências*, v.5, n.2, p.54-56, 2007.
- DYMOVA, O. V.; GOLOVKO, T. K. Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions. *Russian Journal of Plant Physiology*, v.54, n.1, p.39-45, 2007.
- ENGEL, V. L. *Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de espécies nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia*. Dissertação (Mestrado) – ESALQ, USP, Piracicaba, São Paulo, 202p. 1989.
- FAVARETTO, V. F. *Estudo comparativo dos mecanismos de defesa contra radicais livres em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras de Mata Mesófila Semidecidual*. Tese (Doutorado) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, USP, Ribeirão Preto, São Paulo, 2009. 196p..
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA. *Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990-1995*, São Paulo, 2002.
- GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; FILHO, H. F. L. “Gaps of deciduousness”: cyclical gaps in tropical forests. *Scientia Agricola Journal*, vol.6, n.2, p.280-284, 2009.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J-M.; BAKER, N. D. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*, 990, p. 87-92, 1989.

GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Brazilian Journal of plant physiology*, v.13, n.2, p.149-157, 2001.

GRIME, J. P. Shade tolerance in flowering plants. *Nature*, v.5006, n.208, p.161-163, 1965.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE. *Lista da flora ameaçada de extinção com ocorrência no Brasil*. Disponível em: <<<http://www.biodiversitas.org.br/floraBr/grupo3fim.asp>. >> Acessado em: 9 fev. 2011.

ISHII, Y.; SAKAMOTO, K.; YAMANAKA, N.; WANG, L.; YOSHIKAWA, K. Light acclimation of needle pigment composition in *Sabina vulgaris* seedlings under nurse plant canopy. *Journal of Arid Environments*, v.67, p.403-415, 2006.

KITAO, M.; LEI, T. T.; KOIKE, T.; TOBITA, H.; MARUYAMA, Y.; MATSUMOTO, Y.; ANG, L. H. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum*, n.109, p.284-290, 2000.

KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W.; WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant. Cell and Environment*, v.24, p.1345-1352, 2001.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, São Paulo. Ed. Rima. 531p. 2000.

LICHTENTHALER, H. K.; BABANI, F. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, v.45, n.8, p.577-588, 2007.

LORENZI, H. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum. v.1, p. 352, 1992.

LOVELOCK, C. E.; KURSAR, T. A.; SKILLMAN, J. B.; WINTER, K. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology*, v.12, p.553-560, 1998.

MENDES, M. M.; GAZARINI, L. C.; RODRIGUES, M. L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, v.45, n.2, p.165-178, 2001.

MORI, S. A.; PRANCE, G. T. Lecythidaceae: família da castanha-do-pará. Ilhéus: CEPLAC. *Boletim técnico*, 116. CEPLAC, 35p, 1983.

MÜLLER, P.; LI, X. P.; NIYOGI, K. K. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiology*, v.125, p.1558-1566, 2001.

MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. The xanthophyll cycle is induced by light irrespective of water status in field-grown lavender (*Lavandula stoechas*) plants. *Physiologia Plantarum*, v.108, p.147-151, 2000.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A. MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v.403, p.853-858, 2000.

NIYOGI, K. K. Photoprotection revisited: Genetic and Molecular Approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.50, p.333-359, 1999.

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

OSMOND, C. B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: BAKER, N. R.; BOWYER J. R. (Eds.) *Photoinhibition of photosynthesis, from molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific, Oxford, p.1-24, 1994.

PAIVA, A. S.; FERNANDES, E. J.; RODRIGUES, T. J. D.; TURCO, J. E. P. Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a 36 diferentes regimes de irrigação. *Engenharia Agrícola*, Jaboticabal, v.25, n.1, p. 161-169, 2005.

PAIVA, E. A. S.; ISAÍAS, R. M. S.; VALE, F. H. A.; QUEIROZ, C. G. S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. purpurea Boom (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v.46, n.4, p.617-624, 2003.

PAIVA, L. B.; OLIVEIRA, J. G.; AZEVEDO, R. A., RIBEIRO, D. R.; SILVA, M. G.; VITÓRIA, A. P. Ecophysiological responses of water hyacinth exposed to Cr⁺³ and Cr⁺⁶. *Environmental and Experimental Botany*, v.65, p.403-409, 2009.

PEIXOTO, A. L.; ROSA, M. M. T.; JOELS, L. C. M. Diagrama de perfil e de cobertura de um trecho da floresta de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Acta Botanica Brasilica*, São Paulo, v.9, n.2, p.177-193, 1995.

REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do jequitibá rosa. *Boletim de Pesquisa Florestal*, v.53, p.179-194, 2006.

RIBEIRO, R. F.; SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; MACHADO, E. C. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*, v.28, n.1, p.149-161, 2005.

RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M.; MANZATTO, A. G.; MACHADO, E. C.; OLIVEIRA, R. F. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semideciduous forest gap. *Revista Árvore*, v.28, n.1, p. 21-27, 2004.

RIDDOCH, I.; GRACE, J.; FASEHUN, F. E.; RIDDOCH, B.; LADIPO, D. O. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semideciduous rainforest in Nigeria. *Journal of Ecology*, v.79, p.491-503, 1991.

SARIJEVA, G.; KNAPP, M.; LICHTENTHALER, H. K. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of Plant Physiology*, v.164, p.950-955, 2007.

SASSAKI, R. M.; MACHADO E. C. Trocas gasosas e condutância estomática em duas espécies de trigo em diferentes teores de água no solo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.34, n.9, p.1571-1579, 1999.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; VERALDO, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, v.26, n.1, p.1-5, 2002.

SEBBENN, A. M.; SIQUEIRA, A. C. M. DE F.; GURGEL-GARRIDO, L. M. DO A.; ANGERAMI, E. M. R. A. Variabilidade genética e interação genótipo x locais em jequitibá-rosa – *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze. *Revista do Instituto Florestal*, São Paulo, v.12, n.1, p.13-23, 2000.

SILVESTRINE, M. *Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x climática) de uma floresta estacional semidecidual*. Dissertação (Mestrado) - UNICAMP, Campinas, São Paulo, 2000. p.153.

TABANEZ, A. A. J. *Ecologia e manejo de ecounidades em um fragmento florestal na região de Piracicaba, São Paulo. Piracicaba*. Dissertação (Mestrado) – ESALQ, USP, Piracicaba, São Paulo, 1995. 85p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. 4ª ed. Porto Alegre: Ed. Artmed, 2009. 719p.

VALLADARES, F.; PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell and Environment*, v.20, p.25-36, 1997.

VAN KOOTEN, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, v.25, p.147-150, 1990.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal Plant Physiology*, v.144, n.3, p.307-313, 1994.

Artigo recebido em: 20 maio 2011

Aceito para publicação em: 03 nov. 2011