

## Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa

JOSÉ PIRES DE LEMOS-FILHO<sup>1</sup>

(recebido em 9 de junho de 1999; aceito em 11 de novembro de 1999)

**ABSTRACT** - (Photoinhibition in three “cerrado” species (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* and *Campomanesia adamantium*), in the dry and rainy seasons). The objective of this study was to verify photosynthetic performance and photoinhibition occurrence in three “cerrado” species in the dry and rainy seasons. In both seasons, potential quantum yield of photosystem II (Fv/Fm) at midday, after one hour of dark adaptation, was lower than 0.8 in all species, which characterizes photoinhibition. In spite of stomatal conductance reductions and lower values of effective quantum yield ( $\Delta F/F'm$ ), and apparent rates of photosynthetic electron transport (ETR) during the dry season, all species' photosynthetic light saturation values were similar to those found during the rainy season, approximately  $1500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . At this level of light, the relative excessive photon flux increased from 60%, in the rainy season, to 80% in the dry season in all species studied. The maximum apparent ETR (ETRmax) in the rainy season was similar for *E. dysenterica* and *C. adamantium*,  $200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , and  $170 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  for *A. crassifolia*, but decreased to approximately  $100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  in the drought period for all of three species. The data suggested that the reduction in gas exchange in the dry season was accompanied by a reduction in photosystem II activity, with an increase in photoinhibition.

**RESUMO** - (Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*), na estação seca e na chuvosa). O objetivo deste estudo foi verificar a performance fotossintética e a ocorrência de fotoinibição em três espécies do cerrado, na estação seca e na estação chuvosa. Os valores do rendimento quântico potencial do fotossistema II (Fv/Fm) após 1 hora de adaptação ao escuro, ao meio dia, foram inferiores a 0,8 para todas as espécies nas duas estações, caracterizando a presença da fotoinibição. Na estação seca, apesar das reduções observadas na condutância estomática, no rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F'm$ ) e na taxa aparente de transporte de elétrons (ETR), a saturação da fotossíntese foi similar à observada na estação chuvosa, para todas as espécies estudadas, aproximadamente  $1500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Nesse nível de luz, o excesso relativo do fluxo de fótons de aproximadamente 60% na estação chuvosa, aumentou para 80%, em todas as espécies estudadas, na estação seca. A ETR máxima (ETRmax) na estação chuvosa foi similar para *E. dysenterica* e *C. adamantium*,  $200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , e cerca de  $170 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  para *A. crassifolia*. Na seca, os valores de ETRmax foram similares nas três espécies ( $100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Os dados sugerem que a redução das trocas gasosas na estação seca é acompanhada por decréscimos na atividade fotossistema II, com aumento da fotoinibição.

Key words - Photosynthesis, photoinhibition, “cerrado” plants

### Introdução

Entre os fatores abióticos que limitam a produtividade das plantas, destaca-se a baixa disponibilidade de água no solo e os altos níveis de radiação solar incidente. O aumento excessivo da luz acima da capacidade de utilização pela fotossíntese pode

resultar em uma condição de estresse conhecido como fotoinibição (Barber & Anderson 1992). No caso da fotoinibição, verifica-se uma diminuição do rendimento quântico da fotossíntese acompanhando as alterações nas atividades do fotossistema II, sendo detectadas modificações na emissão de fluorescência (Krause & Weis 1991).

O funcionamento do fotossistema II (PSII) é um indicador muito sensível para identificar estresse em plantas (Ball et al. 1994). De acordo com Baker (1993), tem sido demonstrado que plantas sujeitas a estresse hídrico moderado não apresentam decréscimo na atividade potencial do fotossistema II. Entretanto, sob estresse hídrico severo, as plantas

1. Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG, Campus da Pampulha, 31270-110 Belo Horizonte, MG, Brazil, e-mail: lemos@mono.icb.ufmg.br.

frequentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por um decréscimo significativo no rendimento quântico. Nesse caso, o déficit hídrico, em combinação com altos níveis de irradiância, pode causar uma significativa redução na eficiência da fotossíntese.

Com base em diversos trabalhos ecofisiológicos com plantas do cerrado, Ferri (1979) concluiu que, apesar de muitas características xeromórficas, de um modo geral, as plantas lenhosas do cerrado não apresentam restrição à transpiração, permanecendo com os estômatos abertos mesmo na estação seca. Entretanto, Perez & Moraes (1991), estudando espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado, identificaram uma diminuição acentuada no conteúdo relativo de água, potencial hídrico e condutância estomática na estação seca. Mais recentemente, Moraes & Prado (1998) revisaram os dados disponíveis sobre fotossíntese e relações hídricas em plantas do cerrado, concluindo que a capacidade fotossintética sob condições de campo é comparável com a observada em outros tipos de vegetação e que a fotossíntese líquida, a condutância estomática e a transpiração sofrem restrição na estação seca quando comparadas com a estação chuvosa.

Apesar do conhecimento acumulado sobre o comportamento de muitas plantas nativas dos diferentes biomas brasileiros, Mattos (1998) aponta que os estudos ecofisiológicos utilizando medidas de fluorescência da clorofila ainda são incipientes, e chama a atenção para necessidade da sua utilização em conjunto com outras abordagens, principalmente as medições de trocas gasosas. Tendo em vista essas considerações o presente estudo objetivou verificar a performance fotossintética e a ocorrência da fotoinibição em três espécies frutíferas do cerrado, uma Annonaceae, *Annona crassifolia* Mart., conhecida como araticum, e duas Myrtaceae, *Eugenia dysenterica* DC, a cagaiteira e *Campomanesia adamantium* (Camb.) Berg., a gabirola.

### Material e métodos

O estudo foi realizado em uma área de cerrado em Gouveia, região do alto Jequitinhonha, Minas Gerais. As espécies estudadas, *Annona crassifolia* Mart., *Eugenia dysenterica* DC, *Campomanesia adamantium* (Camb.) Berg., ocorrem em grande frequência na área, sendo escolhidos três indivíduos adultos, de porte similar e locali-

zados próximos entre si para as determinações das variáveis ecofisiológicas. Na proximidade das plantas escolhidas foi instalado, à sombra, um psicrômetro para a obtenção do valor do déficit de pressão de vapor do ar. A variação diária na radiação fotossinteticamente ativa (DFF) foi determinada utilizando um sensor quântico LICOR.

Os valores do rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), no meio do dia, foram determinados em duas folhas de cada uma das três plantas de cada espécie, adaptadas ao escuro durante 1 h, utilizando um medidor de fluorescência modulada (MINI-PAM, Walz). A performance fotossintética em função de níveis crescentes de luz foi determinada utilizando a programação do mesmo equipamento, com níveis crescentes de luz durante 4 min, em oito estádios de 30 s cada. Ao final de cada nível de luz foi aplicado um pulso saturante (cerca de  $6000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) para a determinação de parâmetros de fluorescência. O rendimento quântico efetivo do fotossistema II foi determinado conforme Genty et al. (1989) através da fórmula:  $\phi = \Delta F/F'm = (F'm - F)/F'm$ , onde  $F$  é a fluorescência da clorofila na amostra adaptada à luz e  $F'm$  a máxima fluorescência da amostra adaptada à luz, com o pulso saturante. A taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) foi determinada da mesma forma utilizada por Lüttge et al (1998):  $\text{ETR} = 0,5 \cdot (\Delta F/F'm) \cdot \text{DFF}$ , onde 0,5 é um fator considerando a excitação luminosa dos dois fotossistemas. Segundo Lüttge et al. (1998), é de se esperar que a fotossíntese não atinja o "steady state" devido ao tempo muito pequeno de exposição a cada nível de luz mas o método permite rápidas medidas comparativas entre diferentes tratamentos. O excesso relativo de radiação fotossinteticamente ativa foi obtido como  $(F_v/F_m - \Delta F/F'm)/(F_v/F_m)$ , segundo Bilger et al. (1995).

Para a caracterização das trocas gasosas, a condutância estomática foi determinada com um porômetro de difusão AP4 (Delta T), nas folhas em que os parâmetros de fluorescência foram obtidos. Essas avaliações foram efetuadas em plena estação seca (31/08/98) e na estação chuvosa (31/01/99).

### Resultados e Discussão

Na figura 1 estão apresentados os valores da radiação fotossinteticamente ativa e do déficit de pressão de vapor, caracterizando o dia 31/08/98 (estação seca) como um dia claro com elevada demanda evaporativa do ar. Já o dia 31/01/99 (estação chuvosa), pode ser caracterizado como um dia típico de verão, com manhã ensolarada e aumento da cobertura de nuvens a partir do meio do dia, com uma

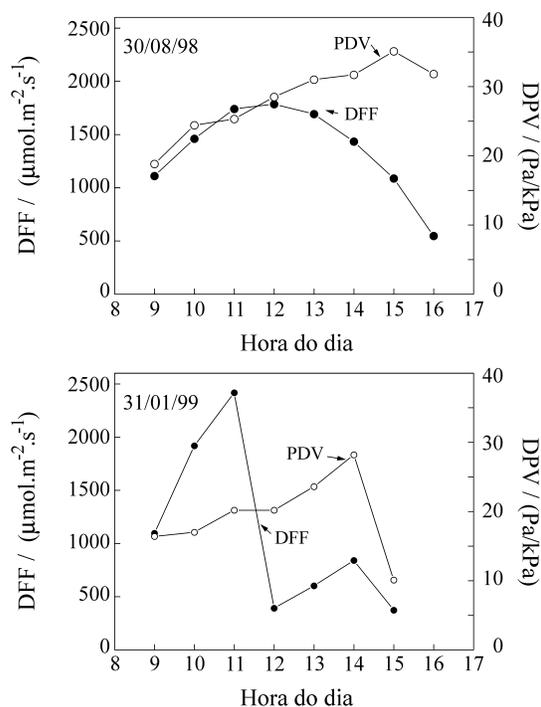


Figura 1. Radiação fotossinteticamente ativa (DFF) e déficit de pressão de vapor do ar (PDV) nos dias 31/08/98 (estação seca) e 31/01/99 (estação chuvosa) em Gouveia, MG.

menor demanda evaporativa quando comparado com o dia 31/08/98.

Conforme pode ser observado na tabela 1, os valores do rendimento quântico potencial do fotossistema II (Fv/Fm), determinado no meio do dia para as espécies estudadas apresentou valores inferiores a 0,8, tanto para a estação seca, como para a estação chuvosa. Lüttge et al. (1998) em um trabalho com espécies de campo rupestre e do cerrado, consideraram apresentando fotoinibição as folhas apresentando valores de Fv/Fm inferiores a 0,8 após a adaptação ao escuro por 30 min. Com base nesse critério, os dados obtidos para as três espécies apontam para a presença de fotoinibição, não revertida mesmo após adaptação por 1 h no escuro, tanto na estação seca como na estação chuvosa. Comparativamente, os valores de Fv/Fm em *A. crassifolia* não diferiram nas duas épocas, sendo superiores aos observados nas outras duas espécies. Entretanto, os valores de Fv/Fm foram superiores na estação chuvosa em relação à estação seca para *E. dysenterica* e

Tabela 1. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (Fv/Fm) e condutância estomática entre 11 e 12 h, na estação seca e na estação chuvosa para plantas de *Eugenia dysenterica*, *Campomanesia adamantium* e *Annona crassifolia*.

Estação Espécie	Fv/Fm	Condutância ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )
Seca		
<i>E. dysenterica</i>	0,695 ± 0,029	54 ± 13
<i>C. adamantium</i>	0,689 ± 0,049	87 ± 28
<i>A. crassifolia</i>	0,758 ± 0,048	136 ± 36
Chuvosa		
<i>E. dysenterica</i>	0,777 ± 0,007	258 ± 164
<i>C. adamantium</i>	0,743 ± 0,018	378 ± 88
<i>A. crassifolia</i>	0,784 ± 0,020	377 ± 110

*C. adamantium*, apontando para uma maior fotoinibição da fotossíntese nessas espécies durante o período de seca.

Na estação seca a condutância estomática foi bastante inferior à observada na estação chuvosa para todas as espécies. Comparativamente, a redução na condutância estomática no período seco foi maior nas duas Myrtaceae, superior a 75% em *E. dysenterica* e *C. adamantium*, enquanto que *A. crassifolia* apresentou redução em torno de 65%. Essa restrição à perda de vapor d'água na estação seca está em desacordo com as conclusões apresentadas por Ferri (1979), de que as plantas lenhosas do cerrado, de maneira geral, não restringem a transpiração mesmo na estação seca, mas vem confirmar as afirmações de Moraes & Prado (1998) de que na estação seca ocorre severa restrição às trocas gasosas, com diminuição na condutância estomática e na fotossíntese líquida.

As curvas de resposta do rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F'm$ ), taxa relativa de transporte de elétrons no fotossistema II (ETR) e o excesso relativo de radiação fotossinteticamente ativa para *E. dysenterica*, *C. adamantium*, e *A. crassifolia* estão apresentadas respectivamente nas figuras 2, 3 e 4. Conforme pode ser observado, o desempenho fotossintético foi significativamente reduzido na estação seca, denotando uma maior fotoinibição. Apesar dessa redução significativa na atividade do fotos-

sistema II, o nível de luz para saturação da fotossíntese não sofreu alterações em relação à estação chuvosa, permanecendo em torno de  $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  nas três espécies.

Os valores da máxima taxa relativa de transporte de elétrons (ETRmax) na estação chuvosa foram similares para *E. dysenterica* e *C. adamantium*, aproximadamente  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (figuras 2 e 3),

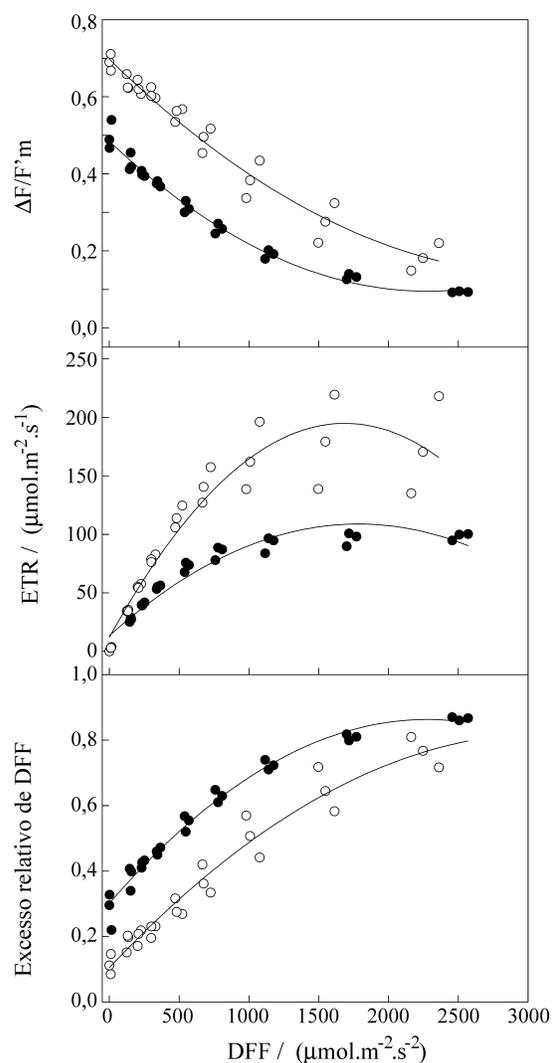


Figura 2. Rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F\cdot m$ ), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), e excesso relativo de radiação fotossinteticamente ativa, em folhas de *E. dysenterica* na estação seca em 31/08/98 (círculo fechado), e na estação chuvosa em 31/01/99 (círculo aberto).

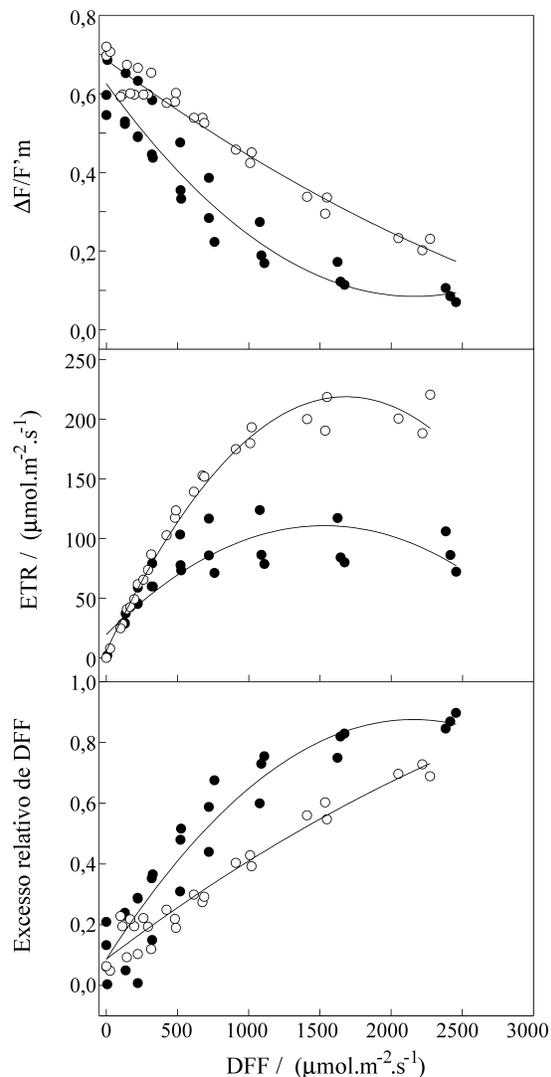


Figura 3. Rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F\cdot m$ ), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), e excesso relativo de radiação fotossinteticamente ativa, em folhas de *C. adamantium* na estação seca em 31/08/98 (círculo fechado), e na estação chuvosa em 31/01/99 (círculo aberto).

e em torno de  $170 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  para *A. crassifolia* (figura 4). Na estação seca os valores de ETRmax foram similares para as três espécies, em torno de  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Na DFF em que ocorreu a saturação da fotossíntese, ( $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), para todas as espécies, o excesso relativo de radiação fotossinteticamente ativa na estação chuvosa foi cerca de 60%, enquanto que na estação seca, nesse mesmo

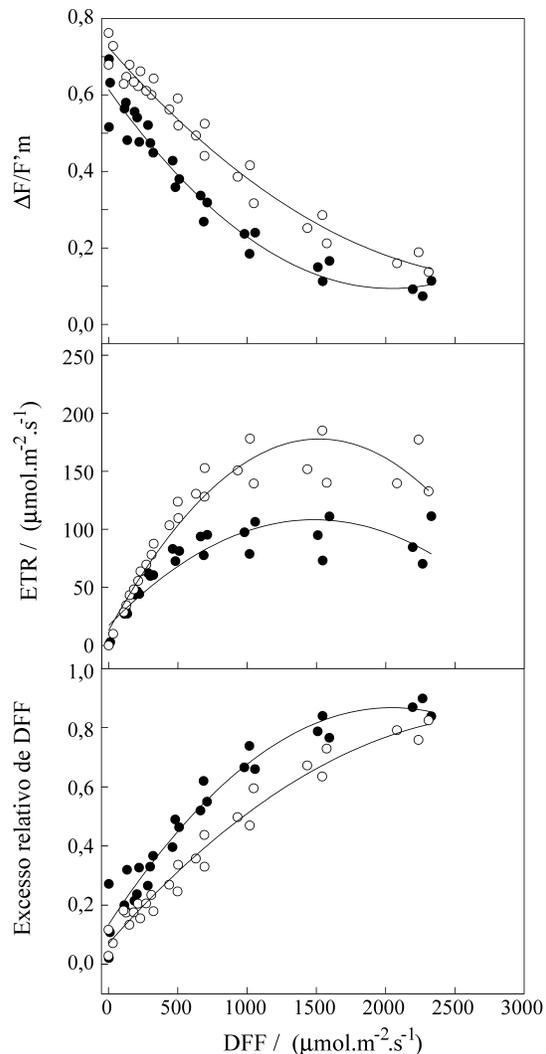


Figura 4. Rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F'm$ ), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), e excesso relativo de radiação fotossinteticamente ativa, em folhas de *A. crassifolia* na estação seca em 31/08/98 (círculo fechado), e na estação chuvosa em 31/01/99 (círculo aberto).

nível de luz, foi cerca de 80%, sem maiores diferenças entre as espécies. Considerando que aumento do excesso de radiação luminosa tem relação direta com o aumento da extinção não fotoquímica (Björkman & Demmig-Adams 1995), conclui-se que durante o período seco, as plantas do cerrado aqui estudadas apresentam um marcante aumento na extinção não fotoquímica.

A relação direta entre a redução da concentração intercelular de  $CO_2$ , devido ao fechamento dos estômatos, e decréscimo na assimilação do  $CO_2$  e no rendimento quântico do fotossistema II já foi bem caracterizada por Baker (1993). Esse autor aponta para um aumento da probabilidade da dissipação dos fótons absorvidos pelo complexo coletor na forma de calor, resultando em regulação inibitória da atividade fotossintética ("down-regulation of photosynthesis"), devido ao estresse. No presente estudo, na estação seca, além da redução da condutância estomática, o déficit hídrico em combinação com altos níveis de irradiância causou significativa redução no rendimento quântico potencial do fotossistema II. Os dados podem sugerir que o decréscimo na condutância dos estômatos tenha resultado em decréscimo dos níveis de  $CO_2$  nos espaços intercelulares e redução da assimilação, e por consequência, redução na eficiência quântica do transporte de elétrons não cíclico.

Agradecimentos - O autor agradece o auxílio do CNPq (Proc. 301255/92-0 e 400103/95-8) e da FAPEMIG (Proc. CBS 922/96), que possibilitaram a realização do presente trabalho.

### Referências bibliográficas

- BARBER, J. & ANDERSON, B. 1992. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Science* 17:61-66.
- BAKER, N.R. 1993. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In *Water deficit plant responses from cell to community* (J.A.C. Smith & H. Griffiths, eds.). Bios Scientific Publ., Oxford, p.221-235.
- BALL, M.C., BUTTERWORTH, J.A., RODEN, J.S., CHRISTIAN, R. & EGERTON, J.J.G. 1994. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Australian Journal of Plant Physiology* 22:311-319.
- BILGER, W., SCHREIBER, U. & BOCK, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102:425-432.
- BJÖRKMAN, O. & DEMMIG-ADAMS, B. 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In *Ecophysiology of photosynthesis* (E-D Schulze & C.W. Caldwell, eds.). Springer-Verlag, Berlin, p.17-47.

- FERRI, M.G. 1979. Transpiração nos principais ecossistemas brasileiros e em espécies cultivadas no Brasil. In *Fisiologia Vegetal*, v.1, (M. G. Ferri, ed.). EDUSP/EPU, São Paulo, p.25-73.
- GENTY, B. BRIANTAIS, J.V. & BAKER, N. R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica Acta* 990:87-92.
- KRAUSE, G.H. & WEIS, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42:313-349.
- LÜTTGE, U., HARIDASAN, M., FERNANDES, G.W., MATTOS, E.A., TRIMBORN, P., FRANCO, A.C., CALDAS, L.S. & ZIEGLER, H. 1998. Photosynthesis of mistletoes in relation to their hosts at various sites in tropical Brazil. *Trees* 12:167-174.
- MATTOS, E.A. 1998. Perspectives in comparative ecophysiology of some brazilian vegetation types: leaf CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and carbon isotope discrimination. In *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics* (F.R. Scarano & A.C. Franco, eds.). *Oecologia brasiliensis*, v.IV, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.1-22.
- MORAES, J.A.P.V., & PRADO, C.H.B.A. 1998. Photosynthesis and water relations in Cerrado vegetation. In *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics* (F.R. Scarano & A.C. Franco, eds.). *Oecologia brasiliensis*, v.IV, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.45-63.
- PEREZ, S.C.J.G.A. & MORAES, J.A.P.V. 1991. Determinações do potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 3:27-37.