

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

RELAÇÕES HIDRICAS, TROCAS GASOSAS E
ANATOMIA FOLIAR DE *Vochysia divergens* Pohl., ESPÉCIE
INVASORA NO PANTANAL MATO-GROSSENSE

ÂNDREA CARLA DALMOLIN

Orientador: **PROF. DR. FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO**

Coorientadora: **PROF^a DR^a CARMEN EUGENIA ROGRÍGUEZ
ORTÍZ**

**Cuiabá, MT
Outubro de 2013**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

RELAÇÕES HIDRICAS, TROCAS GASOSAS E
ANATOMIA FOLIAR DE *Vochysia divergens* Pohl., ESPÉCIE
INVASORA NO PANTANAL MATO-GROSSENSE

ÂNDREA CARLA DALMOLIN

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Física Ambiental.

Orientador: **PROF. DR. FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO**

Co-orientadora: **PROF DR^a CARMEN EUGENIA ROGRÍGUEZ
ORTÍZ**

**Cuiabá, MT
Outubro de 2013**

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

D148r Dalmolin, Ândrea Carla.

Relações hídricas, trocas gasosas e anatomia foliar de *Vochysia divergens* Pohl. espécie invasora do Pantanal Mato Grossense /

Ândrea Carla Dalmolin. -- 2013

cvii, 106 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientador: Francisco de Almeida Lobo.

Co-orientador: Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2013.

Inclui bibliografia.

1. cambará. 2. estresse hídrico. 3. parâmetros fisiológicos. 4. ajustamento elástico. 5. plasticidade. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte

DEDICATÓRIA

*Aqueles que são exemplos
de vida e amor incondicional, meus
pais, Wilson e Irma, e meu
irmão André...*

Dedico!

Aos familiares e amigos...

Aos pesquisadores...

Ofereço!

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida, pela capacidade de discernimento e pela paciência que permitiu que este caminho fosse trilhado.

A minha família que mesmo distante se fez presente em todos os momentos, as palavras de incentivo de vocês foram determinantes para que mais este sonho se tornasse realidade. Um muito obrigada especial a meus pais, Vilson e Irma e a meu irmão André que por tantas vezes abriram mão de minha presença em momentos especiais de nossas vidas em prol desse projeto.

A o professor Francisco Lobo, por todos os ensinamentos durante os oito anos em que trabalhamos juntos. *Chico...* Obrigada pela paciência, por nunca desistir do ato de ensinar e sempre buscar instigar em seus alunos a curiosidade e o senso crítico.

A professora Carmen E. R. Ortíz pelos ensinamentos e troca de ideias, por abrir portas junto a outros grupos de pesquisa... *Gracias Carmencita!*

A os pesquisadores, estagiários e professores do Grupo de Pesquisa em Ecofisiologia Vegetal, agradeço pela ajuda, pela paciência, por compartilharem comigo as angustias durante o desenrolar desse projeto e no final fazer com que tudo terminasse em boas risadas. Não citarei nomes para não cometer a indelicadeza de esquecer alguém, mas saibam que este trabalho tem um pouquinho de cada um de vocês!

Um muito obrigado especial ao “trio” por toda ajuda em campo e em laboratório. À Higo Dalmagro, pela ajuda com as curvas AxCc, Mario Zortea e Renan Gonçalves por dominarem a Bomba de Scholander junto comigo e passarem horas e horas brigando com as curvas PV, sem a ajuda de vocês não seria possível à realização desse trabalho.

A todos os professores que contribuíram para minha formação enquanto cidadã e profissional. Agradecimento especial a Prof^a Edneuzza Alves Trugillo responsável por ensinar as primeiras palavras e frases há 23 anos atrás...

*A*o Programa de Pós Graduação em Física Ambiental, seus professores e técnicos, pela oportunidade de trabalhar nos três biomas existentes dentro do Estado de Mato Grosso, em especial ao coordenador Prof Dr José de Souza Nogueira _

Paraná por todas as oportunidades desde a iniciação científica até o doutorado; À Prof^ª Dr^ª Luciana Sanches e Prof^º Dr. Osvaldo Borges pela convivência durante o período de IC, fazendo com que voltasse meus olhos para a pesquisa.

Aos membros da banca pelas sugestões que muito contribuíram para meu crescimento profissional.

As Dr^{as} Adelina Dias Ferreira por gentilmente ceder espaço em seu laboratório para processamento das amostras de Anatomia Vegetal e Dr^a Zoraydi M Lima pelos empréstimos de material.

Ao Dr. Paulo Cezar Cavatte e Msc. Samuel C. V Martins pelos inúmeros auxílios durante o estabelecimento da metodologia e análise de resultados deste trabalho.

Ao pesquisador Michael Lathuillière e demais pesquisadores do Instituto Nacional de Áreas Umidas por fornecerem os dados de concentração de O₂ no solo.

A os colegas da turma de doutorado por compartilharem seus conhecimentos.

Aos amigos Ludymilla Barbosa, Fernanda Franco, Vanisa Raquel e Osvaldo Pereira (Dr Fu) pelo carinho de sempre, por tornarem os anos longe de casa mais amistosos e estarem sempre abertos às opiniões e chateações.... A todos aqueles amigos que não estiveram tão próximos, mas que sei que muito torceram por mim, muito obrigada!

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa concedida, ao CNPq pelo apoio financeiro através do projeto de pesquisa INAU/INCT – Áreas Úmidas Processo CNPq 573990/2008-5 e a À FAPEMAT através Programa de Apoio a Núcleos de Excelência (PRONEX), projeto de pesquisa processo n. 823971/2009.

Muito Obrigada!!

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita do que as outras, enquanto o imenso oceano continua misterioso diante dos meus olhos.”

Isaac Newton

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	X
LISTA DE TABELAS	XII
LISTA DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS	XIV
RESUMO	XVII
ABSTRACT	XIX
INTRODUÇÃO	1
1.1 PROBLEMÁTICA.....	1
1.2 JUSTIFICATIVA.....	1
1.3 HIPÓTESE	2
1.4 OBJETIVOS	3
2 REVISÃO BIBLOGRÁFICA	3
2.1 O PANTANAL - RELAÇÃO ENTRE ÁREAS ÚMIDAS E ESPÉCIES INVASORAS	3
2.2 ESTRESSE HÍDRICO - INUNDAÇÃO E DÉFICIT HÍDRICO	5
2.3 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FISIOLÓGICO DE PLANTAS LENHOSAS	7
3 MATERIAL E MÉTODOS	12
3.1 LOCAL DE ESTUDO	12
3.2 DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE	13
3.3 RELAÇÕES HÍDRICAS	15
3.3.1 Potencial Hídrico	15
3.3.2 Curva pressão-volume (PV).....	15
3.4 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO	18
3.4.1 Curvas de resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de CO ₂ (Curva $A \times C_c$)	18
3.4.2 Curvas de resposta da fotossíntese a diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Curva $A \times DDFA$)	20
3.4.3 Fluorescência da clorofila	21

3.5 ATRIBUTOS FOLIARES	22
3.5.1 Área foliar específica	23
3.5.2 Extração de pigmentos fotossintéticos.....	23
3.5.3 Determinação da concentração de nitrogênio	24
3.5.4 Partição do nitrogênio.....	24
3.5.5 Anatomia foliar	25
3.5.6 Densidade estomática e densidade de venação.....	25
3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA	26
4 RESULTADOS	27
4.1 DESCRIÇÃO DO MICROCLIMA E DO SOLO	27
4.2 RELAÇÕES HÍDRICAS	30
4.2.1 Potencial hídrico (Ψ_w).....	30
4.3 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO	33
4.3.1 Trocas gasosas	33
4.3.2 Variação nos parâmetros derivados das curvas de resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de CO ₂ (curvas A_xC_c)	34
4.3.3 Variação nos parâmetros derivados das curvas de resposta da fotossíntese a diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (curvas A_xDFFA)	37
4.3.4 Variação nos parâmetros de fluorescência da clorofila	39
4.4 ATRIBUTOS FOLIARES	41
4.4.1 Área foliar específica (AFE) e Anatomia Foliar	41
4.4.2 Concentração pigmentos foliares, concentração, partição e eficiência no uso de nitrogênio (N)	43
5. DISCUSSÃO.....	46
5.1 EFEITO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA SOBRE TROCAS GASOSAS E ANATOMIA FOLIAR	46
5.2. VARIAÇÃO DOS PARÂMETROS FOTOSSINTÉTICOS EM FUNÇÃO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA.....	51
5.3. PARTIÇÃO DO N SEGUNDO A DISPONIBILIDADE HÍDRICA.....	57
6 CONCLUSÃO	59

7 SUGESTÃO DE TRABALHOS FUTUROS.....	60
8 REFERÊNCIAS.....	61

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1-** Localização da área de estudos na RPPN Sesc Pantanal. Quadro superior à direita período de inundação, com árvores alagadas, quadro inferior período de seca. 13
- Figura 2-** Modelo de curva PV indicando a relação entre o inverso do potencial hídrico ($1/\Psi$) e o conteúdo relativo de água (TRA)..... 16
- Figura 3** - Temperatura do ar (linhas pontilhadas círculos abertos) e déficit de pressão de vapor atmosférico (linhas pontilhadas, círculos fechados), Precipitação – PPT-(barras sombreadas), e concentração de O₂ no solo (linhas sólidas, círculos fechados) para o local de estudo no período de janeiro a dezembro de 2012. Médias \pm desvio padrão..... 29
- Figura 4-** Potencial hídrico instantâneo na antemanhã (am) e meio dia (md) para plantas de *V. divergens* no período inundado e seco do Pantanal no ano de 2012. São apresentados os resultados de *F*-estatístico e probabilidade a associada ao erro do tipo I (valor *p*) obtidos a partir da ANOVA de dois fatores, considerando como fatores os dois horários de medição (H - antemanhã e meio dia) e a sazonalidade (S - período inundado e período seco). * *p* < 0,05; ** *p* < 0,01; *** *p* < 0,001. Valores médios (\pm erro padrão) (*n* = 5). 31
- Figura 5** - Curva pressão-volume (PV) para a espécie *V. divergens* obtida a partir da relação entre o inverso do potencial hídrico e o conteúdo relativo de água (TRA) durante o período inundado (A) e período seco (B). São apresentados valores médios (\pm erro-padrão), bem como o valor da soma do quadrado dos erros e R² (*n*=5). 32
- Figura 6** - Taxa de fotossíntese líquida (A); condutância estomática (*g_s*), relação *C_i/C_a* e eficiência intrínseca no uso de água (*EIUA*) em folhas de *V. divergens* no período inundado e período seco no Pantanal. São apresentados os valores de *F*- estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*) obtidos a partir da ANOVA testando o efeito da sazonalidade (S). * *p* < 0,05; ** *p* < 0,01; *** *p* < 0,001. Médias (\pm erro padrão) (*n* =5).. 34
- Figura 7** - Resposta fotossintética (A) em função da pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (*C_c*) para folhas de *V. divergens* durante o período inundado e período seco no Pantanal Mato-Grossense. São mostradas as funções dos modelos de Farquhar et al., (1980) para limitações de *A* pela Rubisco (linhas

contínuas), e pela regeneração da RuBP (linhas pontilhadas), bem como a soma dos quadrados dos erros (SQE) do modelo. Médias (\pm erro padrão) ($n = 5$)..... 35

Figura 8 - Resposta da taxa de fotossíntese líquida (A) versus densidade de fluxo fotossinteticamente ativo (DFFA) para folhas de *V. divergens* durante o período inundado e período seco no Pantanal Mato-Grossense. São apresentados os valores médios (\pm erro padrão) bem como os valores de R^2 . ($n = 5$)..... 37

Figura 9 - Resposta da eficiência fotoquímica do fotossistema II (Φ PSII), eficiência não fotoquímica (Φ NPQ) e eficiência fotoquímica (Φ NO), a diferentes densidades de fluxo fotossinteticamente ativo (DFFA) para folhas de *V. divergens* durante o período inundado (A) e período seco (B) no Pantanal Mato-Grossense. Símbolos: Φ PSII – círculos; Φ NPQ – quadrados; Φ NO – triângulos. Valores médios (\pm erro padrão) ($n = 5$). 40

Figura 10- Seção transversal da folha de *V. divergens* no período inundado (A) e seco (B) empregada para determinação da espessura dos tecidos; Seção paradérmica utilizada para determinação da densidade estomática (C) e (D) e densidade de venação (E) e (F) períodos inundado e seco respectivamente. 43

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1-** Propriedades químicas do solo na localidade Baía das Pedras – Pantanal, Poconé. Resultados da ANOVA incluindo o F -estatístico, fator (períodos) e graus de liberdade do erro (subscrito associado com o F -estatístico) e p -valor. Médias (\pm erro padrão $n=3$ /estação) 30
- Tabela 2-** Parâmetros derivados da curva PV. TRA^0 (%) – teor relativo de água no ponto de perda de turgescência; $\Psi\pi^0$ – potencial osmótico em turgescência nula; $\Psi\pi^{100}$ – potencial osmótico em turgescência plena e ε – módulo global de elasticidade para folhas de *V. divergens* em período inundado e seco do Pantanal. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$)..... 33
- Tabela 3 -** Parâmetros de trocas gasosas derivados da curva AxC_c , durante o período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens* juntamente com valores de F -estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: $A_{max. a}$ e $A_{max. m}$ capacidade fotossintética por unidade de área ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e por unidade de massa ($\square \text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$), respectivamente. $V_{cmax. a}$ e $V_{cmax. m}$ taxas máximas de carboxilação por unidade de área ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e unidade de massa respectivamente ($\square \text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$); $J_{max. a}$ e $J_{max. m}$ taxa máxima de transporte de elétrons por unidade de área ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e unidade de massa ($\square \text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) respectivamente; e J_{max}/V_{cmax} razão entre o máximo transporte de elétrons e máxima carboxilação. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$). 36
- Tabela 4 -** Parâmetros de trocas gasosas derivados da curva $AxDFFA$, no período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens* juntamente com valores de F -estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: Φ ($\square \text{mol mol}^{-2}$) - eficiência quântica aparente; A_{sat} – taxa de fotossíntese na luz de saturação; θ convexidade da curva $AxDFFA$; Re ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); PCL ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) – Ponto de compensação de luz; $DFFA_{sat}$ ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) - luz de saturação. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$)..... 38
- Tabela 5 -** Parâmetros de fluorescência da clorofila, observados durante o período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens* valores de F - estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: F_0 fluorescência mínima; F_m fluorescência máxima; F_v/F_m : eficiência quântica do fotossistema II; ETR ($\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) taxa máxima de transporte de elétrons de fluorescência; q_L (1500), estado redox do acceptor primário de elétrons a 1500 $\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD; $\square \text{PSII}$ (1500) rendimento quântico efetivo do fotossistema II a 1500 $\square \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD; $\square \text{NPQ}$ (1500),

extinção não-fotoquímica a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{PPFD}$; $\square\text{NO}$ (1500), extinção fotoquímica a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{PPFD}$; Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$). 40

Tabela 6 - Atributos foliares da espécie *V. divergens* durante o período de inundação e seca do Pantanal Mato-Grossense. São mostrados os resultados da ANOVA – valores de *F*-estatístico e a probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*). Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$) 42

Tabela 7 - Concentração de pigmentos fotossintéticos juntamente com valores de *F*-estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: *Chl a* (mg cm^{-2}) –clorofila a; *Chl b* (mg cm^{-2}) – clorofila b; *Car* (mg cm^{-2}) – carotenoides; *Chl totais* (mg cm^{-2}) – clorofilas totais. Valores médios (\pm erro padrão) ($n= 5$)..... 44

Tabela 8 - Destino de nitrogênio no período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens*, juntamente com valores de *F*- estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*) obtidos a partir da ANOVA. N_m , concentração de nitrogênio por unidade de massa foliar (g g^{-1}), N_a concentração de nitrogênio por unidade de área foliar (g m^{-2}); P_r (%) fração de nitrogênio destinada à Rubisco; P_b (%) fração de nitrogênio destinada às proteínas de transporte de elétrons; P_l fração de nitrogênio destinada aos componentes para captura de luz; P_s (%) fração do nitrogênio destinada aos componentes estruturais e *EUN* eficiência do uso do nitrogênio na fotossíntese ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$). Valores médios (\pm erro padrão) ($n = 5$). 45

LISTA DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS

A - Taxa de fotossíntese líquida;

$A \times C_c$ - Curvas de resposta fotossintética às variações da pressão parcial de CO_2 no cloroplasto;

$A \times DFFA$ - Curvas de resposta fotossintética às variações na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos;

A_c - Taxas de limitação da fotossíntese pela Rubisco;

AFE - Área foliar específica;

A_j - Taxas de limitação da fotossíntese pela regeneração da RuBP;

A_{max} - Taxa máxima de fotossíntese em luz saturante;

A_p - Taxas de limitação da fotossíntese pelo uso da triose-fosfato;

C_a - Concentração atmosférica de CO_2 ;

Car – Carotenóides;

C_c - Pressão parcial de CO_2 no cloroplasto;

C_i - Concentração de CO_2 no espaço intercelular;

$Chl a$ – Clorofila a;

$Chl b$ – Clorofila b;

DE – Densidade estomática;

$DFFA$ - Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos;

$DFFA_{sat}$ - Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante;

DPV - Déficit de pressão de vapor atmosférico;

D_v – Densidade de venação;

$EIUA$ - Eficiência intrínseca do uso da água;

EUN - Eficiência no uso de Nitrogênio;

ETR – Taxa de transporte de elétrons;

F_0 – Fluorescência mínima;

- F_m – Fluorescência máxima;
- F_v – Fluorescência variável;
- FvCB - modelo de Farquhar, von Caemmerer e Berry;
- g_m - Condutância mesofilica;
- g_s - Condutância estomática;
- J - Taxa de transporte de elétrons;
- J_{max} - Taxa de transporte de elétrons em luz saturante;
- K_c - Coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o CO_2 ;
- K_o - Coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o O_2 ;
- N - Concentração foliar de nitrogênio;
- N_m – Nitrogênio total em base de massa;
- N_a – Nitrogênio total em base de área;
- O - Pressão parcial de O_2 no cloroplasto;
- θ - Convexidade da curva $AxDFFA$;
- PCL - Ponto de compensação de luz;
- P_r - Fração de Nitrogênio para enzima Rubisco;
- P_b - Fração de Nitrogênio proteínas da cadeia de transporte de elétrons;
- P_l - Fração de Nitrogênio destinado a pigmentos envolvidos na captura de luz;
- P_s - Fração de Nitrogênio destinado a componentes estruturais
- PPT - Pluviosidade acumulada mensal;
- PSII – Fotossistema II;
- PV- Curva Pressão-volume;
- q_L – Estado redox do acceptor primário de elétrons;
- R_d - Taxa de respiração no escuro;
- R_e - Taxa de respiração na luz;
- T_{ar} - Temperatura do ar;

TRA – Teor relativo de água;

TRA_A – Teor relativo de água no apoplasto;

TRA⁰ – Teor relativo de água no ponto de perda de turgescência;

TPU - Taxa de utilização da triose-fosfato;

V_{cmax} - Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco;

α - Rendimento quântico de transporte de elétrons;

Γ - Ponto de compensação de CO₂;

Γ^* - Ponto de compensação de CO₂, na ausência de respiração mitocondrial;

Φ - Eficiência quântica aparente;

Φ PSII – Rendimento quântico do fotossistema II;

Φ NO – Extinção fotoquímica da fluorescência;

Φ NPQ – Extinção não fotoquímica da fluorescência;

Ψ_{ω} – Potencial hídrico foliar;

Ψ_p – Potencial de pressão

$\Psi_{\omega_{am}}$ - Potencial hídrico foliar na antemanhã;

$\Psi_{\omega_{md}}$ - Potencial hídrico foliar ao meio dia;

Ψ_{π} - Potencial osmótico;

Ψ_{π}^{100} - Potencial osmótico em turgescência plena;

Ψ_{π}^0 - Potencial osmótico em turgescência nula;

ϵ – Módulo global de elasticidade da parede celular;

RESUMO

Dalmolin, A.C. **Relações hídricas, trocas gasosas e anatomia foliar de *Vochysia divergens* Pohl., espécie invasora no Pantanal Mato-Grossense.** Cuiabá, 2013, 93f. Tese (Doutorado em Física Ambiental) – Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso.

Considerada uma das maiores planícies alagáveis do planeta, o Pantanal Mato-Grossense encontra-se sujeito a alterações pluviométricas características de áreas úmidas, com períodos de inundação e seca que se moldam como filtros para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies vegetais que ali co-existem e são características dos biomas adjacentes. Há uma crescente preocupação em relação ao estabelecimento e dominância de *Vochysia divergens* Pohl. no Pantanal por parte dos cientistas, uma vez que a espécie diminui a biodiversidade das áreas que ocupa, modifica a química do solo, bem como promove a ocupação de áreas utilizadas para agropecuária, base da economia local. Estudos ecológicos têm demonstrado que as áreas ocupadas por *V. divergens* expandem-se em períodos mais úmidos e tem sua retração estabelecida em períodos mais secos, diante disto, no presente trabalho investigou-se a hipótese de que a espécie teria suas taxas metabólicas reduzidas na estação seca, o que contribuiria para retração de suas populações. Para tanto foi avaliado relações hídricas (Ψ_{ω} e Curva PV), trocas gasosas (curvas $Ax C_c$, $Ax DFFA$) e fluorescência da clorofila), bem como da estrutura foliar (anatomia foliar, concentração de pigmentos fotossintéticos e partição de N) de cinco indivíduos jovens de *V. divergens* na inundação e seca do Pantanal. O período de déficit hídrico contribuiu para diminuição significativa dos valores de Ψ_{ω} , e mostrou um efeito acentuado sobre os parâmetros bioquímicos, com a diminuição de V_{cmax} e J_{max} , sendo o efeito mais drástico observado sobre a etapa fotoquímica, evidenciado pelos parâmetros de fluorescência da clorofila, com diminuição na Φ_{PSII} , e aumento de F_0 e Φ_{NPQ} . Apesar dos danos bioquímicos e fotoquímicos não foram observadas mudanças no intercâmbio gasoso, sendo que esta manutenção pode ser atribuída ao aumento do módulo volumétrico de elasticidade da parede celular. A manutenção de valores positivos da taxa fotossintética líquida potencial, apesar da limitação bioquímica e fotoquímica observada, e valores de potencial hídrico não críticos,

indicam que a espécie apresenta plasticidade, e encontra-se adaptada ao período de déficit hídrico o que sugere que a diminuição dos parâmetros fisiológicos de indivíduos jovens não são determinantes para retração da espécie.

Palavras- chave: cambará, estresse hídrico, parâmetros fisiológicos, ajustamento elástico, plasticidade.

ABSTRACT

Dalmolin, A.C. **Water relationship, gas exchange and leaf anatomy of *Vochysia divergens* Pohl., invasive species in the Pantanal Mato-Grossense.** Cuiabá, 2013, 93f. Thesis (Doctorate in Environmental Physics); Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso.

Considered one of the major floodplains of the planet, the Pantanal of Mato Grosso is subject to changes in rainfall that are characteristic of wetlands with periods of flooding and drought. Characteristic rainfall function as filters for the establishment and development of the species that co-exist there and are characteristic of the adjacent biomes. There is growing concern regarding the establishment and dominance of *V. divergens* Pohl. in the wetland by scientists as this species decreases the biodiversity of occupied areas, modifies the chemistry of the soil and tends to encroach on areas used for agriculture, the basis of the local economy. Ecological studies have shown that the areas occupied by *V. divergens* expand in more humid conditions and retract in drier periods. The present study investigated the hypothesis that *V. divergens* reduce their metabolic rates in the dry season, which would contribute to a decrease in their population. To determine the effects flooding and drought on metabolic rate we evaluated water relationship (Ψ_w and PV curve), gas exchange (A_xC_C and A_xDFFA curves) and chlorophyll fluorescence parameters, as well as leaf structure (anatomy of photosynthetic pigment concentration and N partitioning) of five young individuals of *V. divergens* in Pantanal during flood and drought periods. The period of drought contributed to reduction of the values of Ψ_w , and showed marked effects on biochemical parameters with a decrease in V_{cmax} and J_{max} being the most severe effects observed on the photochemistry, evidenced by chlorophyll fluorescence parameters with a decrease in Φ_{PSII} , and increase in F_0 and Φ_{NPQ} . However, the biochemical and photochemical damage were not severe enough to cause changes in the gas exchange rates. These rates were maintained due to: the increased bulk modulus of elasticity of the cell wall,. The maintenance of positive values of potential net photosynthetic rate, despite biochemical and photochemical limitations, and non-critical values of water potential indicate that the species has plasticity and is adapted to the period of drought. These results suggest

that the decrease in physiological parameters of young individuals are not decisive for the species decline.

Key-words: cambará, water stress, physiological parameters, adjustment elastic, plasticity.

INTRODUÇÃO

1.1 PROBLEMÁTICA

As oscilações pluviométricas que ocorrem no Pantanal ao longo dos anos, promovendo períodos de grandes cheias e secas intensas, acabam estabelecendo filtros para o estabelecimento e desenvolvimento para as espécies vegetais que ali coexistem. Estas espécies, sobretudo quando perenes, devem necessariamente se moldar a tais condições contrastantes, sob o risco de não se adaptarem ecologicamente às condições ambientais, o que fatalmente levaria à sua extinção no local.

Uma das principais preocupações dos cientistas no que diz respeito à manutenção e preservação das áreas úmidas é o fato de que estas áreas são ambientes propícios para o estabelecimento de espécies invasoras, e que de alguma forma alteram a dinâmica do ecossistema. No Pantanal Mato-Grossense a preocupação com espécies invasoras também existe, uma vez que a fitofisionomia deste bioma é formada basicamente por espécies dos biomas adjacentes. Dentre as várias espécies que se apresentam bem adaptadas à condição de inundação e de seca extrema está a *Vochysia divergens* Phol., conhecida localmente como cambará. Estudos de ecologia populacional de *V. divergens* apontam que a mesma apresenta uma grande capacidade de colonização formando florestas monodominantes cuja expansão ocorre em períodos de maiores pulsos de inundação, enquanto que em períodos mais secos, ocorre o retrocesso das mesmas, isto porque a espécie teria baixa tolerância ao estresse da seca. Além de promover alterações na dinâmica populacional da área, a espécie tem ao longo dos anos alterado a química do solo das áreas que ocupa, bem como a dinâmica hidrológica.

1.2 JUSTIFICATIVA

Considerando a crescente preocupação com o avanço da população de *V. divergens*, que apresenta impacto tanto sobre a biodiversidade, uma vez que ocasiona a diminuição da diversidade de plantas, quanto à economia da região, por ocupar espaços anteriormente ocupados para pecuária, trabalhos que visem compreender como períodos de inundação e seca afetam a produtividade das plantas bem como

seu balanço hídrico são de grande relevância, uma vez que fornecem indicadores para compreensão do avanço e retrocesso destas populações.

Alguns estudos ecofisiológicos já foram desenvolvidos no intuito de compreender o grau de ajuste da espécie à disponibilidade hídrica do ambiente (Ariera e Nunes da Cunha, 2006; Dalmolin et al., 2012; Dalmagro et al., 2013; Dalmolin et al., 2013). Esses estudos focaram principalmente no efeito da inundação sobre o desempenho fotossintético da espécie e apontam que, quando em estado de plântula, há um severo efeito da inundação sobre a fisiologia da mesma, já quando analisadas plantas jovens, estas não apresentam seu metabolismo afetado de forma severa pela inundação. Entretanto, não é claro ainda se há alterações ocasionadas pela escassez de água e como estas alterações contribuem para a adaptação da espécie diante de um filtro tão severo quanto às variações sazonais e inter-anuais do estresse hídrico, observado no Pantanal.

Por outro lado, tendo em conta que um dos sítios experimentais do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental está inserido dentro de uma floresta monodominante de *V. divergens* e que estudos nestas áreas pretendem modelar a produção primária do ecossistema, o presente trabalho fornece subsídios para modelagens mais fidedignas a serem realizadas por trabalhos futuros, uma vez que a acurácia das predições de produção primária requerem uma detalhada abordagem das diferentes limitações impostas à fotossíntese foliar, resultado em parte das diferentes condições ambientais.

1.3 HIPÓTESE

Tendo em vista que *V. divergens* é uma espécie que se apresenta bem adaptada a ambientes úmidos e que, em anos mais secos, há retração das áreas ocupadas por florestas monodominantes desta espécie, o presente trabalho pauta-se sobre a hipótese de que, durante períodos de estresse hídrico causado pela escassez de água, *V. divergens* apresenta redução de seu potencial hídrico, intercâmbio gasoso, conteúdo de pigmentos bem como alteração na partição de N quando comparado ao apresentado pela espécie durante o período de inundação, buscando assim explicar em parte a retração das florestas em períodos secos.

1.4 OBJETIVOS

Com base no exposto acima, o presente trabalho tem como objetivo geral identificar quais são os efeitos ocasionados pela inundação e pela seca sobre a performance fisiológica de *V. divergens* e quais as possíveis adaptações da mesma para suportar estes filtros ambientais.

Para atender o objetivo geral exposto acima os objetivos específicos foram:

- a) Avaliar o potencial hídrico e taxas de intercambio gasoso nas diferentes condições de disponibilidade hídrica observadas no Pantanal;
- b) Verificar os padrões de resposta a diferentes concentrações de CO₂ (curvas AxC_c) e irradiação (curvas AxDFFA) em função da inundação e seca;
- c) Analisar os padrões de resposta dos parâmetros de fluorescência a diferentes condições de disponibilidade hídrica;
- d) Caracterizar a partição de N foliar nos diferentes períodos de disponibilidade hídrica;
- e) Identificar possíveis adaptações anatômicas foliares em função do pulso de inundação do Pantanal.

2 REVISÃO BIBLOGRÁFICA

2.1 O PANTANAL - RELAÇÃO ENTRE ÁREAS ÚMIDAS E ESPÉCIES INVASORAS

O Pantanal brasileiro consiste em uma planície alagável localizada no centro da América do Sul, ocupa aproximadamente 38% da Bacia do Rio Paraguai, com uma extensão em território brasileiro de 138.183 km², podendo ser considerada a maior planície alagável do planeta, ocupando parte do território brasileiro, boliviano e paraguaio (JUNK e NUNES DA CUNHA, 2005; ALHO, 2008). Assim como as demais planícies de inundação, é uma região complexa, que apresenta um funcionamento dinâmico característico, com condições hidrológicas específicas apresentando um período de chuvas e inundação ocorrendo normalmente de outubro a abril, e um período de vazante e seca de maio a setembro (ALHO, 2008; REBELLATO e NUNES DA CUNHA, 2005).

O processo de inundação da área ocorre em virtude do transbordamento do leito dos rios que banham a região Pantaneira, que associado a altos índices pluviométricos acaba promovendo a inundação de cerca e 80% das áreas do Pantanal, transformando este ambiente, tanto no que se refere à disponibilidade de água quanto à disponibilidade de nutrientes, uma vez que há aporte de material orgânico e de nutrientes de origem alóctone devido ao pulso de inundação (BARELLA et al., 2001; JUNK et al., 2006; ALHO E SABINO, 2012).

A flora da região é amplamente influenciada pelas províncias fitogeográficas adjacentes como o Cerrado, as florestas estacionais, Chaco, Floresta Amazônica e Mata Atlântica. Aproximadamente 2.000 espécies vegetais já foram descritas para todo o Pantanal (Pott et al., 2011; Alho e Sabino, 2012), destas 976 espécies lenhosas são encontradas no Pantanal Mato-Grossense e apenas 355 são tolerantes a inundação, não sendo nenhuma espécie endêmica deste bioma (JUNK et al., 2006; JUNK et al., 2013).

A interação complexa entre o pulso de inundação e sua duração, o tipo de solo e a microtopografia acabam determinando a distribuição da vegetação nas áreas de Pantanal (ZEILHOFER e SCHESSL, 2000; NUNES DA CUNHA e JUNK, 2001). A inundação sazonal é apontada como o fenômeno ecológico mais importante do Pantanal, por promover a seleção natural das espécies tolerantes a essa condição (Alho, 2008), entretanto a caracterização das plantas lenhosas, de acordo com as preferências de habitat mostra claramente um forte impacto da estação seca pronunciada sobre a vegetação (JUNK et al., 2006).

A capacidade de adaptar-se a condições ambientais tão contrastantes permitiu que ao longo dos últimos anos fosse observada a formação de áreas de monodominância de algumas espécies dentro do Pantanal (DAMASCENO-JUNIOR et al., 2005; JUNK et al., 2006). Por espécies monodominantes entendem-se aquelas que ocupam mais de 50% de uma determinada área (CONNEL e LOWMAN, 1989). Pelo fato de no Pantanal não serem observadas espécies endêmicas, as espécies monodominantes passaram a ser tratadas como espécies invasoras de habitats, sendo definidas como aquelas espécies ou estirpes que aumentam rapidamente a sua distribuição espacial expandindo-se sobre as demais populações (Richardson et al.,

2000; Zedler, et al., 2004), não sendo necessariamente representada por espécies exóticas (JOSE et al., 2009)

A invasão é considerada atualmente uma das maiores ameaças para a diversidade biológica das zonas úmidas, uma vez que depois de estabelecidas, a proliferação das espécies pode alterar os padrões de armazenamento de carbono, a dinâmica de ciclagem de nutrientes (Evans et al., 2001), bem como o carregamento de sedimentos para os canais dos rios que formam as áreas alagadas (RYAN e GRANT, 1991; AL-CHOKHACHY, 2013).

Especial atenção tem sido dada a monodominância de *V. divergens* no Pantanal, uma vez que a espécie exerce um papel chave na região por indicar mudanças no regime hidrológico, quando do espalhamento e avanço sobre áreas de pastagens em períodos de maior inundação e retração de suas populações nos períodos de seca (Nunes da Cunha e Junk, 2004; Arieira e Nunes da Cunha, 2006), impossibilitando a utilização de áreas de pastagem para agropecuária, uma das principais fontes de renda da população pantaneira. Em estudos recentes, os pesquisadores têm mostrado que o desenvolvimento das florestas monodominantes de *V. divergens* não apresentam efeito somente sobre a diversidade de espécies mas que a mesma promove alterações na composição química dos solos do Pantanal, como demonstrado por Vourlitis et al., (2011), bem como sobre dinâmica do processo de evapotranspiração das áreas que ocupa (SANCHES et al., 2011).

2.2 ESTRESSE HÍDRICO - INUNDAÇÃO E DÉFICIT HÍDRICO

Diferentes abordagens têm sido utilizadas quando se trata de estresse, existindo uma premissa implícita de que há um estímulo agindo sobre um sistema biológico e reações subsequentes desse sistema (Rapport et al., 1985), assim qualquer fator que interrompe, restrinja ou acelera os processos normais de uma planta ou de suas partes caracteriza-se como um fator de estresse, podendo a planta apresentar-se resistente ou não a este fator (PALARDY et al., 1997). No entanto, se os limites da tolerância são excedidos e a capacidade adaptativa é suplantada o resultado são danos permanentes ou frequentemente a morte (PAHLICH, 1993; SILVA et al., 2011). O estresse abiótico, é caracterizado como o principal limitador do crescimento

de plantas (Oukarrouma et al., 2007), uma vez que causa danos a uma ampla gama de processos fisiológicos, bioquímicos e moleculares (ASHARAF e HARRIS, 2013).

A inundação promove alterações químicas, físicas e biológicas no solo, alterando não só as condições de crescimento das plantas, mas também promovendo alterações na morfologia e anatomia das mesmas (KOZLOWSKI, 1997; PEZESHKI et al., 2001; WALDHOFF e PAROLIN, 2010). Este processo torna o solo hipóxico ou anóxico e nestas condições é bastante comum à redução na permeabilidade e condutividade hidráulica das raízes, devido a desestruturação das aquaporinas em função da mudança de pH do citossol (EPSTEIN E BLOOM, 2005; GASPAR, 2011). Com a redução da condutividade hidráulica da raiz pela desestruturação das aquaporinas uma menor quantidade de água pode ser transpirada pelas plantas, caso a demanda evaporativa exceda a quantidade de água que pode ser repostada, os estômatos se fecham respondendo ao estresse hídrico por falta de água, neste caso o fechamento estomático será mediado pela síntese e/ou acúmulo de ácido abscísico (CHAVES et al., 2009; DALMOLIN et al., 2012).

Por outro lado o estresse hídrico é apontado como o principal redutor da capacidade fotossintética (Flexas e Medrano, 2002) uma vez que tem efeito sobre vários componentes estomáticos e não estomáticos, incluindo pigmentos fotossintéticos, o sistema de transporte de elétrons e as vias de redução de CO₂ (ARAUS et al., 2002; RAHANAMA et al., 2010).

Sob condições de baixa disponibilidade de água, o fechamento estomático, promovido por altos níveis de ABA, constitui uma das primeiras estratégias utilizadas pelas plantas para diminuir a taxa de transpiração e manter a turgescência celular (MELCHER et al., 2009). Este fechamento estomático promove uma redução da condutância estomática e limita a assimilação de CO₂ (SAIBO et al., 2009, ASHARAF et al., 2013). Sob severo estresse hídrico, ocorre à desidratação das células do mesófilo e uma inibição da base metabólica do processo de fotossíntese (DAMAYANTHI et al., 2010; ANJUN et al., 2011).

Segundo Flexas et al., 2002 cinco sub-processos da etapa fotossintética são severamente comprometidos quando da submissão de um vegetal a condição de estresse hídrico, ficando comprometidas a capacidade de regeneração da ribulose 1,5-bifosfato, síntese de ATP, fotoquímica da fotossíntese indicada pelos parâmetros

de fluorescência da clorofila, atividade da ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase e permanente estado de fotoinibição

A inibição dos processos metabólicos ocorre em função de reduções significativas no conteúdo relativo de água, potencial hídrico, potencial osmótico, potencial de pressão e taxa de transpiração, principais atributos das relações hídricas das plantas que são significativamente afetados sob déficit hídrico, devido à diminuição do abastecimento de água (KIRKHAM, 2005).

Alterações também podem ser observadas na estrutura do mesofilo em função do suprimento hídrico. Geralmente, a deficiência hídrica promove uma redução na espessura do mesofilo e da lâmina foliar, que pode ser decorrente de uma redução no número de estratos celulares ou de uma redução dos espaços intercelulares (CHARTZOULAKIS et al., 2002).

2.3 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FISIOLÓGICO DE PLANTAS LENHOSAS

O modelo proposto por Farquhar, von Caemmerer & Berry (FvCB) (1980), modificado posteriormente por Sharkey (1985), tem sido amplamente utilizado para avaliar o efeito das condições ambientais sobre a inibição da base metabólica (SHARKEY et al., 2007; BERNACCHI et al., 2013; DALMAGRO et al., 2013). Este modelo segue a função de resposta de Michaelis Menten e reflete a resposta da assimilação líquida de CO₂ (A) em função da pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (C_c) (Curva $A \times C_c$) (WARREN, 2007; FLEXAS et al., 2008). Segundo o modelo, a taxa de fotossíntese (A) é limitada em um primeiro momento pelo evento de carboxilação catalisado pela Rubisco, assumindo uma fonte de saturação de substrato, ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP) e baixas concentrações de CO₂ (SHARKEY et al., 2007; BERNACCHI et al., 2013; DALMAGRO et al., 2013).

Uma segunda limitação é imposta pela taxa de regeneração da RuBP, e ocorre em concentrações maiores de CO₂. Estando a regeneração da RuBP diretamente relacionada a taxa de transporte de elétrons (J) para formação de ATP e NADPH na etapa fotoquímica da fotossíntese, a limitação nesta etapa ocorre pela taxa de transporte de elétrons (LAMBERS et al., 2008; BERNACCHI et al., 2013).

Mais tarde, uma terceira limitação foi identificada, e refere-se à taxa de fosfato inorgânico que é liberado nas reações da etapa bioquímica da fotossíntese,

denominada limitação de A pela utilização da triose-fosfato (TPU) ou pelo fosfato inorgânico (Pi) (SHARKEY, 1985). Nesta etapa as reações bioquímicas produzem trioses fosfatadas em quantidade superior à capacidade de troca por Pi no cloroplasto, limitando a atividade fotossintética (von CAEMMERER, 2000; DALMAGRO et al., 2013; BERNACCHI et al., 2013).

Associadas às curvas $Ax C_c$ curvas de resposta à luz ($Ax DFFA$) são frequentemente utilizadas para medir e descrever a aclimação do aparelho fotossintético a uma gama de diferentes intensidades de luz, utilizando medidas de trocas gasosas, e assim como nas curvas $Ax C_c$ permite com que sejam feitas inferências sobre a limitação da fotossíntese em função das condições ambientais. Fases distintas podem ser observadas nas curvas $Ax DFFA$, a primeira fase, ou porção linear, é caracterizada abaixo do ponto de compensação de luz, ponto este que se refere ao momento onde a taxa de fotossíntese (A) se iguala a taxa de respiração e fotorrespiração, esta fase é limitada pela baixa radiação. A segunda limitação observada é imposta pela etapa bioquímica da fotossíntese, e ocorre com o aumento gradual da $DFFA$, o declive inicial da curva $Ax DFFA$, denominado rendimento quântico aparente (Φ), descreve a eficiência com que a luz é utilizada na fixação do carbono, em condições de extremo estresse a diminuição do rendimento quântico aparente pode ser utilizada como indicativo de alterações na atividade do PSII (KRAUSE e WEIS, 1991). A segunda parte da curva denominada zona de convexidade (θ) corresponde a porção não-linear acima do declive inicial e abaixo do ponto de saturação de luz. A terceira porção da curva corresponde à região onde há altos níveis de $DFFA$ e a fotossíntese passa a ser limitada taxa de carboxilação (RABINOWITCH, 1951; DALMAGRO et al., 2013).

Embora as modelagens de trocas gasosas propostas sejam importantes para determinar as taxas fotossintéticas, podem não ser suficientes para avaliar os efeitos deletérios nos cloroplastos ocasionados pelo estresse abiótico (Durães, 2003; Silva et al., 2006), uma vez que é conhecido que um decréscimo acentuado no conteúdo de pigmentos fotossintéticos é comumente observado em plantas submetidas ao estresse hídrico (Din et al., 2011; Asharaf e Harris, 2013) devido a acelerada degradação das moléculas de clorofila (HARPAZ-SAAD et al., 2007). Esse fato associado à deterioração das membranas dos tilacoides (Anjun et al., 2011, Kannan et al., 2011)

contribuem também com a redução na capacidade fotossintética, em virtude da redução na eficiência de absorção de luz nos fotossistemas I e II (ZHANG et al., 2011; ASHARAF e HARRIS, 2013).

Mostra-se como alternativa às medidas de trocas gasosas, a avaliação da eficiência fotoquímica da fotossíntese, obtida por meio de medidas da fluorescência da clorofila *a*. (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Sob condições extremas de estresse ambiental os eventos que ocorrem nas membranas dos tilacóides podem ser afetados, o que acaba interferindo na eficiência da fotossíntese, inativando o fotossistema II (P680) e a cadeia de transporte de elétrons, comprometendo a produção de ATP e NADPH+H (KRAUSE e WEISS, 1991; COSTA et al., 2003; SILVA et al., 2006). A técnica de fluorescência permite a manipulação do aparato fotossintético por meio da aplicação de três intensidades de luz, uma fonte de luz fraca (aproximadamente $0,15 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que induz a emissão de fluorescência sem induzir a fotossíntese, determinando a proporção de centros de reação que estão fechados, sendo a fluorescência emitida denominada fluorescência mínima (F_0). A segunda fonte de luz faz referencia a um pulso de saturação ($>10.000 \mu\text{mol}$ fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com duração entre 0,4 e 0,8 s), utilizado para fechar todos os centros de reação do PSII, indicando a completa redução da quinona A (Q_A), resultando na emissão máxima de fluorescência (F_m). A terceira fonte de luz, denominada luz actínica, é utilizada para induzir a fotossíntese, podendo variar até $2000 \mu\text{mol}$ fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A partir dos valores mínimos e máximos de fluorescência pode ser avaliado o rendimento quântico do PSII (KRAUSE e WEIS, 1991; KRAMER et al., 2004; RALPH e GADEMANN, 2005). A eficiência máxima do PSII requer folhas adaptadas ao escuro, enquanto a eficiência efetiva do PSII requer folhas adaptadas à luz (GENTY et al., 1989).

Medidas de fluorescência da clorofila *a* tem sido utilizadas juntamente com curvas de resposta a luz buscando investigar, entre outras variáveis, o rendimento quântico do PSII (Φ_{PSII}) em função da irradiância (RALPH e GADEMANN, 2005). Esta técnica permite mudar a intensidade da luz actínica a cada mudança na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFA$). A Φ_{PSII} e transporte de elétrons (ETR) analisados por meio das curvas indicam o estado atual da fotossíntese (Ralph e Gademann, 2005), sendo que o valor da irradiância de

saturação mínima está diretamente ligado aos fatores de extinção da energia, ou seja, a eficiência ou rendimento do fotossistema II (Φ_{PSII}), a dissipação térmica de energia de excitação na forma de calor, ou extinção não-fotoquímica (Φ_{NPQ}), ou ainda a perdas de energia ocasionadas por fluorescência, taxa basal de decaimento não radioativos, formação de clorofila em estado tripleto, denominadas extinção fotoquímica (Φ_{NO}) (HENLEY, 1993; KRAMER et al., 2004).

Entre os mecanismos para evitar danos ao aparato fotossintético o ajustamento osmótico mostra-se como uma estratégia para evitar a seca e minimizar os danos (Chaves et al., 2003), uma vez que neste processo ocorre o acúmulo de íons inorgânicos e solutos de baixo peso molecular que reduzem o potencial osmótico dos tecidos e minimizam a perda de água (Guerfel et al., 2009), fazendo com que a atividade metabólica do tecido seja sustentada (YAZAKI et al., 2010).

As curvas pressão-volume (PV) consistem um método indireto para investigação de possível ajustamento osmótico por plantas submetidas ao estresse hídrico (WHITE et al., 2000; WARREN et al., 2007). A análise das curvas PV fornece parâmetros de extrema relevância para compreensão das relações hídricas foliares, como potencial osmótico ($\Psi\pi$), teor relativo de água no apoplasto no ponto de perda de turgescência (TRA^0), módulo global ou volumétrico da elasticidade da parede celular (ϵ) (TURNER, 1981; TYREE e HAMMEL, 1972), obtidos por meio de equações derivadas da relação entre a pressão aplicada sobre a folha e o conteúdo relativo de água da mesma. Esta relação a princípio é curvilínea, devido à soma do potencial de soluto ($\Psi\pi$) e potencial de pressão (Ψ_p). Quando a porção linear é alcançada a pressão de turgescência das células é zero, e o valor do potencial hídrico (Ψ_w) iguala-se ao ($\Psi\pi$) (MELKONIAN et al., 1982). ϵ indica a elasticidade da parede celular e refere-se às alterações no coeficiente de proporcionalidade entre o volume da célula e sua pressão de turgescência (COSGROVE, 1988), sendo esses parâmetros que permitem caracterizar plantas com capacidade de prosperar em ambientes contrastantes, bem como avaliar o efeito das condições ambientais sobre as relações hídricas foliares (SOBRADO, 2009).

As características morfo-anatômicas dos tecidos foliares também são importantes indicadores da adaptação das espécies a mudanças na disponibilidade de água (HERRERA et al., 2009). Em geral, plantas de áreas sujeitas à inundação

apresentam folhas cuja estrutura é xeromórfica (Waldhoff, 2003), com lâmina foliar espessa, textura coriácea, cutícula, hipoderme, parênquima paliçádico e esclerênquimas bem desenvolvidos, semelhantes a folhas de plantas de regiões áridas. Características xeromórficas auxiliam o abastecimento de água para a copa das árvores durante a fase aquática, período em que há uma redução do funcionamento da raiz devido ao encharcamento e submersão (WALDHOFF e PAROLIN, 2010). Por outro lado, atuam como uma adaptação aos períodos de seca que ocorrem na fase terrestre de regiões inundadas, pois reduzem a perda de água, o excesso de luz e a ação dos herbívoros (WALDHOFF e PAROLIN, 2010; RASHIDI et al., 2012). Alterações na espessura da folha, número de camadas celulares e quantidade de esclerênquima promovem alterações na área foliar específica (*AFE*) que influencia a condutância do mesófilo e consequentemente a taxa fotossintética (NIINEMETS et al., 2009).

Associada a alterações anatômicas foliares, a densidade de venação (D_v), definida pela relação comprimento de veias por unidade de área (Uhl e Mosbrugger, 1999), são determinantes para manutenção das taxas fotossintéticas (Brodribb et al., 2007), uma vez que as limitações estomáticas são governadas pela capacidade da planta em manter os tecidos foliares hidratados durante as trocas gasosas. Assim sendo, folhas que se desenvolvem em condições de estresse hídrico usualmente apresentam maior densidade de venação, permitindo melhor irrigação do tecido mesofílico (HERBIG e KULL, 1991; BOEGER et al., 2009).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAL DE ESTUDO

O presente trabalho foi conduzido na Base Avançada de Pesquisas do Pantanal – Baía das Pedras, pertencente a Universidade Federal de Mato Grosso na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Serviço Social do Comércio (SESC-Pantanal), situada no município de Barão de Melgaço (16°39'S; 56°47'O), distante cerca de 160 km de Cuiabá, sendo as coletas realizadas em campanhas de campo que ocorreram em março de 2012 e agosto de 2012.

O clima da região é Aw segundo a classificação de Köppen, e o solo classificado como Planossolo Háptico Alítico Gleissólico (COUTO et al., 2008).

A área encontra-se inserida dentro da porção do Pantanal que abrange parte do Estado de Mato Grosso. Assim sendo, está sujeita ao pulso de inundação característico do Pantanal, contrastando períodos de seca e cheia. A topografia da várzea é praticamente plana, causando grandes inundações durante a estação chuvosa (Couto et al., 2008), que normalmente ocorre entre dezembro e maio, enquanto que no período de seca podem ocorrer períodos de até 4 meses onde não há qualquer precipitação, entre junho e setembro. Durante o período de cheia a lâmina de água sobre o solo pode atingir até 2 m de altura (NUNES DA CUNHA e JUNK, 2004).

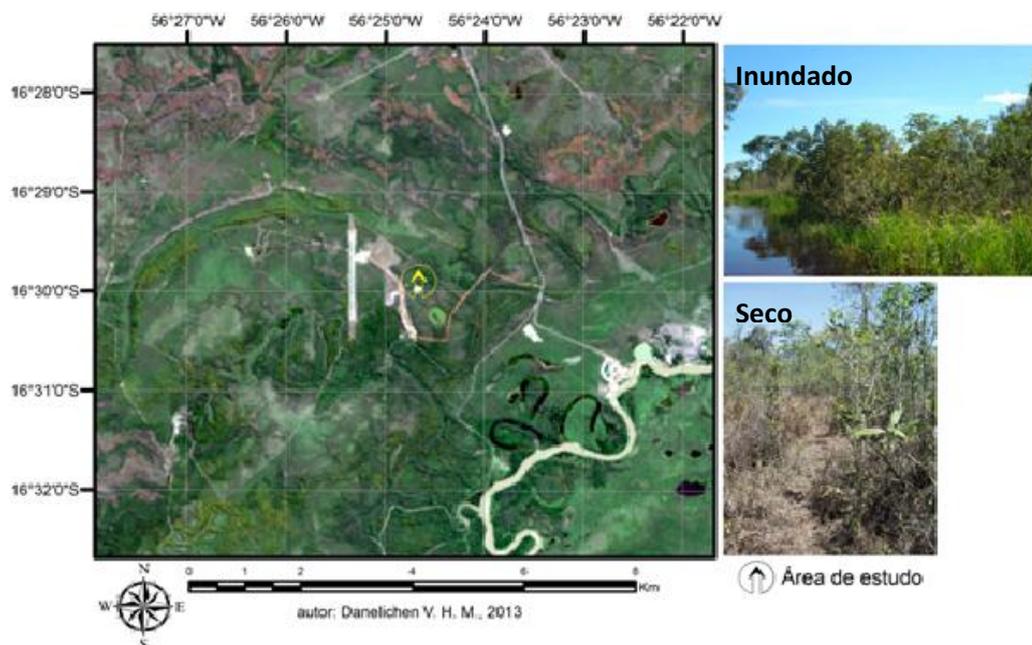


Figura 1- Localização da área de estudos na RPPN Sesc Pantanal. Quadro superior à direita período de inundação, com árvores alagadas, quadro inferior período de seca.

O monitoramento do microclima local foi realizado por meio de uma torre micrometeorológica instalada a aproximadamente 200 m do local de estudo, mantida pelo Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental. Para caracterização do solo foram colhidas amostras em três diferentes pontos a uma profundidade de 20 cm, nos dois momentos em que foram realizadas as coletas de campo. A análise química do solo foi realizada pelo Laboratório de Análises Plante Certo®. Os dados de concentração de O_2 no solo foram cedidos por pesquisadores do INAU – Instituto Nacional de Áreas Umidas, e medidos utilizando um sensor de oxigênio (Apogee, modelo SB 200).

3.2 DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE

A espécie *V divregens* foi descrita por Johann Baptist Emanuel Pohl em 1831 e compreende indivíduos de porte arbóreo, cuja altura pode atingir 28 m. Suas folhas podem ter de 8 a 12 cm de comprimento e de 3 a 4 cm de largura, sendo longas, pecioladas, glabras na superfície adaxial e opacas na superfície abaxial, dotada de copa frondosa e pouco densa (LORENZI, 2002).

A fenologia da espécie na área de Pantanal é influenciada pelo pulso de inundação, com a emergência de novas folhas ocorrendo no final da fase de cheia

(abril a junho) coincidindo com o período quando ocorre maior abscisão de folhas. A floração tem início quando começa a ocorrer a diminuição da lâmina d'água. As inflorescências são formadas por inúmeras flores de coloração amarela, a produção de sementes atinge seu pico máximo no período de seca (agosto-setembro) com a germinação ocorrendo com as primeiras chuvas que caem no Pantanal (setembro-outubro) (NUNES DA CUNHA e JUNK, 2004)

Encontra-se distribuída nos Estados de Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, particularmente no Pantanal Mato-Grossense formando nestas localidades estandes monodominantes. Apesar de ser uma espécie abundante no Pantanal, também pode ser encontrada ocupando áreas mais úmidas do Cerrado (DALMAGRO et al., 2013).

3.3 DESENHO EXPERIMENTAL

As medidas do presente trabalho foram realizadas em 5 indivíduos jovens de *V. divergens* escolhidos aleatoriamente. Estes indivíduos apresentaram altura de 3-5 m e estavam livres de infestações de pragas.

Considerando que a espécie não apresenta a emissão de novas folhas no período em que se encontra sobre regime de inundação (Nunes da Cunha e Junk, 2004; Dalmolin et al., 2012, Dalmagro et al., 2013), e que tanto aquelas que surgem no período seco quanto no início das chuvas têm um tempo de expansão de aproximadamente 40 dias e um tempo de vida foliar de 8 meses (Dalmolin, dados não publicados) as folhas sobre as quais realizou-se as medidas durante o período inundado foram aquelas nascidas ao final da estação seca do ano anterior (agosto-setembro) que desenvolveram-se durante o período de alagamento, e permaneceram aderidas à planta durante o período de inundação, enquanto que as folhas medidas durante o período seco foram aquelas que nasceram logo após a vazante do ano da pesquisa e desenvolveram-se no período de seca (abril-maio).

Em campanhas de campo realizadas em março de 2012 e agosto de 2012, períodos estes que configuram como de inundação e seca do Pantanal, foram realizadas em campo medidas do potencial hídrico foliar instantâneo (Ψ_w), intercambio gasoso, parâmetros de fluorescência da clorofila, curvas $A \times C_c$, curvas $A \times DFFA$, e em laboratório foi determinada a área foliar específica (A_{FE}),

concentração de pigmentos (clorofilas *a* e *b* e carotenoides), concentração e partição de N, bem como realizadas medidas de potencial hídrico para confecção de curvas PV.

3.4 RELAÇÕES HÍDRICAS

3.4.1 Potencial Hídrico

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi determinado em folhas individuais pertencentes ao terceiro par de folhas totalmente expandidas do ápice para a base, sendo as medidas realizadas em dois horários. A medida do potencial hídrico foliar da antemanhã (Ψ_{am}) foi realizada entre 04:30 hs e 05:30 hs local, ou até o momento em que os primeiros raios de sol começassem a surgir, e a medida do Ψ_w no momento de maior demanda evaporativa da atmosfera foi realizada entre 12:00 e 13:00hs local. Para tanto foi empregada uma bomba de pressão tipo Scholander (Scholander et al., 1965) de fabricação do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, FAMEVZ-UFMT. Imediatamente após a coleta das folhas, fez-se um corte na base do pecíolo da mesma com auxílio de uma lâmina de inox para retirar possíveis fragmentos de tecido que impedissem a saída da seiva xilemática e facilitar a observação da exudação da mesma, em seguida a folha foi inserida na câmara da bomba deixando-se a base do pecíolo aparente. Para observação da saída da seiva xilemática utilizou-se lupa. A leitura da pressão exercida dentro da câmara da bomba, foi feita em manômetro com resolução de 0,02 kgf/cm², sendo os valores de leitura posteriormente convertidos em MPa. Para melhor vedação foi utilizada fita do tipo veda-rosca ao redor do pecíolo da folha. Manteve-se na câmara de pressão um fluxo contínuo de nitrogênio até o momento em que se observou a saída da seiva xilemática.

3.4.2 Curva pressão-volume (PV)

Para obtenção das curvas de pressão-volume (PV), no último dia de campanha de campo ramos das plantas onde foram realizadas as médias de intercâmbio gasoso foram coletados, colocados em um vasilhame com água e o conjunto foi envolto com saco de plástico preto, sendo transportado até o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal. Posteriormente as folhas foram retiradas e colocadas para

hidratar em uma câmara úmida, por 6 horas, sob vácuo. A condição de vácuo foi estabelecida no início do processo de embebição a fim de se evitar a embolia. A câmara úmida foi montada a partir da utilização de um dessecador contendo água suficiente para total imersão do pecíolo das folhas, sem atingir a lâmina foliar, sendo conectada a abertura da tampa do dessecador a um sistema gerador de vácuo.

Logo em seguida as folhas foram pesadas rapidamente em balança de precisão (Shimatzu, Modelo AY220) e realizada a medição do seu $\Psi\omega$. Após essa leitura, procedeu-se à sobrepressurização com acréscimo da pressão interna de 0,2 a 0,3 MPa, sendo novamente a folha retirada da bomba de Scholander para ser pesada. Esse procedimento de sobrepressurização e pesagem prosseguiu até o momento em que se observou que o incremento de pressão não mais produziu qualquer exsudação da seiva xilemática. Em seguida, as folhas foram colocadas para secar em estufa com ventilação forçada a 75°C, até peso constante para determinação da matéria seca. O ajuste das curvas PV foi realizado segundo Schulte e Hinckley (1985), na Figura 2 é apresentado um modelo hipotético de curva PV onde são apontadas a primeira e segunda região da curva da qual derivou-se os parâmetros potencial osmótico em turgescência plena ($\Psi\pi^{100}$), potencial osmótico em turgescência nula ($\Psi\pi^0$), módulo global da elasticidade da parede celular (ϵ), teor relativo de água no ponto de perda de turgescência (TRA^0)

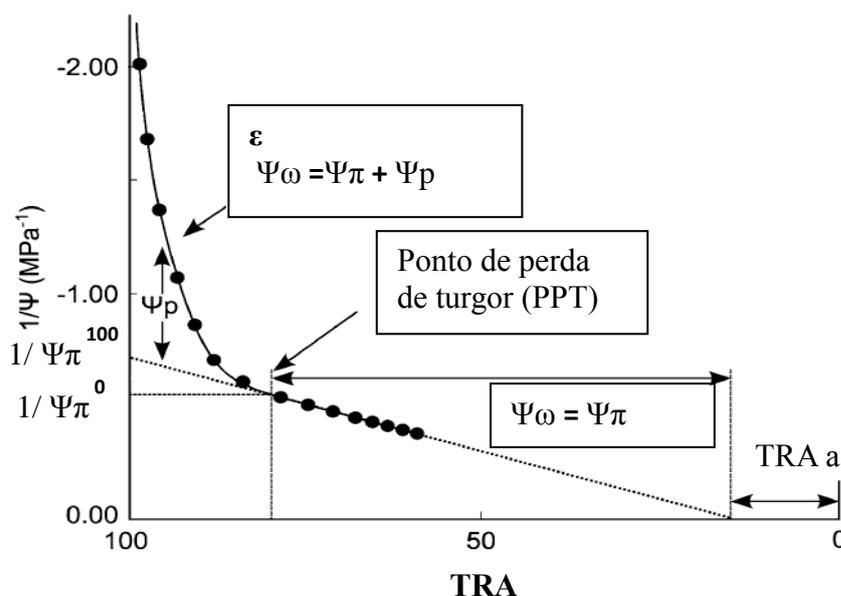


Figura 2- Modelo de curva PV indicando a relação entre o inverso do potencial hídrico ($1/\Psi$) e o conteúdo relativo de água (TRA).

Fonte: Imagem adaptada de Sanders et al., 2012.

O peso da folha completamente turgida (PT) foi estimado a partir da relação linear entre a massa fresca (PF) e o potencial hídrico acima do ponto de perda de turgor (primeiros pontos obtidos para construção da curva PV). A partir dos valores do peso da folha completamente turgida (PT) e do peso da folha seca (PS) foi possível a determinação do teor relativo de água na folha (TRA) conforme a equação 1:

$$\text{TRA} = \frac{\text{PF}-\text{PS}}{\text{PT}-\text{PS}} \quad 1$$

O potencial osmótico em turgescência nula incipiente ($\Psi\pi^0$) e o potencial osmótico em turgescência plena ($\Psi\pi^{100}$) foram estimados com base nos coeficientes da regressão linear da segunda região da curva, conforme as equações 2 e 3:

$$\Psi\pi^0 = \frac{-1}{a_2+b_2 \times \text{TRA}} \quad 2$$

$$\Psi\pi^{100} = \frac{-1}{a_2+b_2 \times 100} \quad 3$$

Para equação 2, a_2 e b_2 são os coeficientes da regressão linear entre TRA e pressão exercida em cada ponto da segunda porção da curva. Para a equação 3 foi considerado que o TRA no ponto de turgescência plena é igual a 100%.

O módulo volumétrico da elasticidade (ε) foi estimado para os pontos de maior turgescência (primeira porção da curva PV), segundo a equação 4:

$$\varepsilon = \frac{(\Delta\Psi_p/\Delta\text{TRA})}{\Delta\text{TRA}} \times \overline{\text{TRA}} - \text{TRA}_A \quad 4$$

Sendo ε dependente do coeficiente angular da equação de regressão linear obtida entre TRA e o potencial de pressão ($\Delta\Psi_p/\Delta\text{TRA}$) e o teor relativo de água no

apoplasto (TRA_A). TRA_A é resultado da extrapolação da relação TRA e $-1/\Psi\omega$ nos pontos de menor turgescência.

O grau de ajuste dos dados ao modelo foi avaliado por meio dos valores de erro absoluto e da soma dos quadrados dos erros.

3.5 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO

3.5.1 Curvas de resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de CO_2 (Curva $A \times C_c$)

As respostas da taxa de assimilação líquida de carbono (A) à pressão parcial de CO_2 (curva $A \times C_c$) foram determinadas utilizando-se o sistema portátil de medição de fotossíntese, modelo LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, NE, EUA), sob $DFFA$ de $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, valor este saturante, mas não fotoinibitório, ajustado a uma temperatura de 28°C e umidade entre 60 e 65%. Após um período não inferior a 10 minutos de aclimação da folha a estas condições o analisador de gases foi ajustado para variar a concentração de CO_2 na câmara na seguinte ordem: 400, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 400, 450, 500, 600, 700, 800, 1000 e $1200 \mu\text{mol mol}^{-1}$, sendo os valores de fotossíntese gravados somente quando o coeficiente de variação se apresentasse menor que 0,3%.

Optou-se pela utilização da curva $A \times C_c$ no lugar das curvas $A \times C_i$ pelo fato destas últimas tenderem a subestimar os valores de V_{cmax} uma vez que desconsideram as limitações pela condutância mesofílica (g_m) (MANTER e KERRIGAN, 2004; DALMAGRO et al., 2013).

O modelo proposto por Farquhar et al., (1980) foi empregado para estimativa dos parâmetros das curvas $A \times C_c$. Este modelo expressa a dependência da taxa líquida da assimilação de carbono $A \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em função da pressão parcial de CO_2 nos sítios de carboxilação (C_c , Pa).

Segundo este modelo, a taxa fotossintética líquida é dada pelo menor valor que se pode obter devido às limitações impostas pela atividade da ribulose bifosfato carboxylase/oxigenase (Rubisco) (A_c), pela taxa de regeneração de ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) (A_j) e utilização das trioses fosfato (A_p) sendo R_d a taxa de respiração no claro.

$$A = \min\{A_c, A_j, A_p\} - R_d \quad 5$$

A limitação fotossintética pela Rubisco é expressa por:

$$A_c = V_{cmax} (C_c - \Gamma^*) / C_c + K_c(1 + O/K_o) \quad 6$$

Onde V_{cmax} representa a velocidade máxima de atividade da Rubisco; C_c a pressão parcial de CO_2 no cloroplasto; O a pressão parcial de O_2 no cloroplasto; Γ^* é o ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração mitocondrial, K_c e K_o são os coeficientes de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o CO_2 e O_2 , respectivamente.

A limitação fotossintética pela taxa de regeneração de ribulose-1,5- bifosfato (RuBP) é expressa por:

$$A_j = J(C_c - \Gamma^*) / 4C_c + 8\Gamma^* \quad 7$$

Onde J representa a taxa potencial de transporte de elétrons. Esta variável encontra-se relacionada com J_{max} por meio de uma equação empírica proposta por Farquhar e Wong (1984):

$$\theta J^2 - (\alpha DDFA + J_{max})J + \alpha DFFA J_{max} = 0 \quad 8$$

Em que $DDFA$ representa a densidade de fluxo fotossinteticamente ativo; θ a convexidade da curva de resposta à luz, (valor fixo de 0,90), α o rendimento quântico de transporte de elétrons, sendo o valor deste $0,3 \text{ mol elétrons mol}^{-1}$ (Long et al., 1993) e J_{max} a taxa de transporte de elétrons na luz saturada.

A limitação fotossintética pela utilização da triose fosfato pode ser expressa por:

$$A_p = 3TPU \quad 9$$

Sendo a TPU a taxa de utilização da triose fosfato.

Os valores de C_c foram obtidos a partir da Equação 10, sendo que a condutância mesofílica (g_m) foi uma variável ajustada durante o processo iterativo de estimativa dos parâmetros das três componentes das curvas A/C_c :

$$C_c = C_i / (A - g_m) \quad 10$$

A correção da temperatura da folha para 25°C foi realizada segundo Harley et al., (1992) e Sharkey et al., (2007).

O ponto de compensação de CO_2 (Γ) foi estimado segundo a equação 11

$$\Gamma = \Gamma^* + K_c \cdot ((1 + 21)/K_o) \cdot R_d / V_{cmax} / (1 - R_d / V_{cmax}) \quad 11$$

A partir das curvas $A \times C_c$ foram estimados os valores de A_{max} , V_{cmax} e J_{max} por base de área. Considerou-se como A_{max} o valor máximo de fotossíntese observado quando da modelagem da curva $A \times C_c$. A transformação por base de massa foi realizada multiplicando-se A_{max} , V_{cmax} e J_{max} pela respectiva AFE (ver item 3.6.1). Foram estimados também a partir das curvas $A \times C_c$ os valores de taxa fotossintética líquida (A) e condutância estomática (g_s). Para tanto, foram tomados como referência os valores obtidos a uma concentração de CO_2 de $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e uma $DFFA$ de $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Neste mesmo ponto foi avaliada a relação C_i/C_a e a eficiência intrínseca no uso da água ($EIUA$) obtida por meio da relação entre A e g_s .

3.5.2 Curvas de resposta da fotossíntese a diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Curva $A \times DDFA$)

Para construção das curvas $A \times DDFA$ foram utilizadas as mesmas folhas onde foram realizadas as medidas para construção das curvas $A \times C_c$, aclimatadas a uma concentração de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e mantida à temperatura de 28°C e umidade relativa de 60%. Após um período não inferior a 10 minutos de aclimação, variou-se a $DFFA$ entre 0 e $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em ordem decrescente 2000, 1500, 1250, 1000, 800, 500, 250, 100, 50, 25, e $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os valores de A foram registrados após o coeficiente de variação apresentar-se menor ou igual a 0,3%, para cada variação de $DFFA$.

O ajuste das curvas $A \times DDFA$ foi realizado por meio do modelo da hipérbole não retangular, através de uma planilha desenvolvida em Excell por Lobo et al.,

(2013), que verificaram ser esse o modelo que melhor se ajusta para a espécie em questão.

$$A = \frac{\Phi \cdot DFFA + A_{maxB} - \sqrt{(\Phi \cdot DFFA + A_{maxB})^2 - 4\Phi \cdot A_{maxB} \cdot \theta}}{2\theta} - R_e \quad 12$$

Onde: A corresponde taxa fotossintética líquida [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]. Φ ao rendimento quântico aparente (adimensional), $DFFA$ = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], A_{maxB} a taxa fotossintética bruta em condições de saturação de luz [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], θ ao convexidade da curva (adimensional), R_e a taxa de respiração no escuro [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$].

A partir do ajuste das curvas $A \times DFFA$ foram analisados os seguintes parâmetros: eficiência quântica aparente (Φ), taxa máxima de fotossíntese bruta em luz saturante (A_{sat}), taxa de respiração no escuro (R_e) a convexidade da curva (θ), a densidade de fluxo fotossinteticamente ativo saturante ($DFFA_{sat}$), bem como o ponto de compensação de luz (PCL). Considerou-se como $DFFA_{sat}$ aquele que quando somado a $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ não fez variar significativamente a taxa fotossintética líquida, sendo esta última obtida segundo a resolução instrumental de acordo com Lobo et al., 2013.

3.5.3 Fluorescência da clorofila

Curvas de resposta à luz dos parâmetros de fluorescência foram realizadas com um fluorômetro de pulso modulado, modelo LI-6400-40 (LI-COR, Lincoln, NE, EUA), acoplado ao sistema portátil de medição de fotossíntese LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, NE, EUA), ajustado a uma temperatura de 28°C e umidade de 65%. Folhas das cinco plantas nas duas estações analisadas foram marcadas e empacotadas com papel alumínio, permanecendo por uma noite nesta condição. Nas folhas adaptadas ao escuro, entre 04:30 h e 05:30 h local, foram obtidos os valores de fluorescência mínima (F_0) e fluorescência máxima (F_m) através da aplicação de um pulso de saturação de 0,8 s ($DFFA = 6.600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Quando o sinal de fluorescência aproximou-se do estado estacionário (F_s) em luz actínica, um pulso semelhante foi aplicado para se obter um valor máximo de fluorescência na luz (F_m'). A

fluorescência mínima na luz (F_0') foi medida em cada DFFA (ver item 3.5.2) pela aplicação de um pulso de 5 s de luz vermelha distante.

O q_L que indica o estado redox do acceptor primário de elétrons quinona A (QA) no fotossistema II (PSII) foi calculado de acordo com Kramer et al., (2004) e Maxwell e Johson (2000):

$$q_L = \frac{F_m' - F_s'}{F_m' - F_0'} \cdot \frac{F_0'}{F_s'} \quad 13$$

O rendimento dos três processos concorrentes da transferência da energia da clorofila no PSII - o rendimento fotoquímico do PSII (Φ_{PSII}) (denominado extinção fotoquímica) a extinção não-fotoquímica (Φ_{NPQ}) e a extinção por outras perdas de energia (Φ_{NO}) (fluorescência, taxa basal de decaimentos não-radioativos e formação de tripletos de Chl) também foram calculados segundo Kramer et al. (2004):

$$\Phi_{PSII} = \frac{F_m' - F_s'}{F_m'} \quad 14$$

$$\Phi_{NPQ} = 1 - \Phi_{PSII} - \Phi_{NO} \quad 15$$

$$\Phi_{NO} = \frac{1}{NPQ + 1 + q_L (F_m'/F_0' - 1)} \quad 16$$

Onde NPQ representa a extinção não fotoquímica de energia em cada DFFA, monitorada a constante de velocidade aparente para a perda de calor a partir do PSII:

$$NPQ = \frac{F_m - F_m'}{F_m'} \quad 17$$

3.6 ATRIBUTOS FOLIARES

Após a tomada de medidas para avaliação dos parâmetros de trocas gasosas, as folhas foram coletadas e acondicionadas em sacos plásticos pretos contendo algodão embebido em água, e armazenadas em caixa térmica com gelo envolto em

jornal, sendo transportadas nesta condição até o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, onde foi realizada a determinação da área foliar específica, da concentração de nutrientes, dos pigmentos fotossintéticos, bem como os estudos de anatomia foliar.

3.6.1 Área foliar específica

A área foliar da matéria fresca foi determinada utilizando-se um medidor portátil de área foliar, modelo CI-202 (CID, Inc., Camas, WA, EUA). Após aferida a área foram retirados das folhas 6 discos foliares de 0,5 cm² para determinação de pigmentos fotossintéticos e realização de cortes anatômicos. O restante da folha foi acondicionado em saco de papel e levado à estufa de ventilação forçada a 70°C até que fosse atingido peso constante, sendo posteriormente pesado em balança analítica (Shimatzu, Modelo AY220), para obtenção do peso da matéria seca da folha. A área foliar específica, *AFE*, foi obtida pela razão entre a área foliar fresca e o peso seco da folha.

3.6.2 Extração de pigmentos fotossintéticos

A extração de pigmentos foi realizada seguindo a metodologia proposta por Porra et al., (1989) utilizando solvente orgânico dimetil sulfóxido (DMSO) saturado com carbonato de cálcio (5%). Para tanto, 3 discos foliares com área igual a 0,5 cm², provenientes das folhas em que foram realizadas as medidas de trocas gasosas e de área foliar, foram imersos em 3 mL de DMSO. A solução extratora juntamente com o material vegetal foram acondicionados em tubos de ensaio recobertos por papel alumínio a fim de se evitar a degradação dos pigmentos pela ação da luz durante o processo de extração. O material permaneceu em repouso, para permitir a máxima extração, por um período de 6 horas em temperatura ambiente. Esse tempo máximo para extração foi determinado em ensaio prévio. Após este período procedeu-se à leitura da absorbância das amostras e do branco em espectrofotômetro UV-Visible (VARIAN, Cary 50), com resolução de 0,5 nm no espectro de 190 a 1100 nm, em sala escura, nos comprimentos de onda de 480 nm, 649 nm e 665 nm.

Para estimar a concentração das clorofilas e dos carotenóides, a partir dos valores de absorbância, foram utilizadas as equações propostas por Welburnn (1994):

$$Chl\ a = 12,47A_{665} - 3,62A_{649} \quad 18$$

$$Chl\ b = 25,06A_{649} - 6,6A_{665} \quad 19$$

$$\text{Carotenoides Totais} = 1000A_{480} - 1,29_{Chla} - 53,78_{Chlb} \setminus 220 \quad 20$$

$$\text{Clorofilas totais} = Chla + Chlb \quad 21$$

3.6.3 Determinação da concentração de nitrogênio

Após a determinação da *AFE* o material seco foi triturado, sendo a determinação da concentração de nitrogênio realizada pelo Laboratório de Análise Plante Certo® (Cuiabá-MT) segundo metodologia da Embrapa (2009). A eficiência no uso do nitrogênio (*EUN*) foi obtida a partir da relação entre A_{max} e a concentração de N foliar.

3.6.4 Partição do nitrogênio

A partir dos parâmetros V_{cmax} e J_{max} obtidos por meio das curvas AxC_c (item 3.5.2) foram estimadas as frações de N destinadas para a Rubisco (P_r), proteínas da cadeia de transporte de elétrons (P_b) e pigmentos envolvidos na captura de luz (P_l) de acordo com metodologia proposta por Niinemets e Tenhunen (1997):

$$P_r = \frac{V_{cmax}}{6,25 \times 20,5 \times (1/AFE) \times N_m} \quad 22$$

Sendo 6,25 g Rubisco (g N em Rubisco)⁻¹ o fator de conversão de N em proteína; 20,5 μmol CO₂ (g Rubisco)⁻¹ s⁻¹ a atividade específica da Rubisco; *AFE* a área foliar específica (m² kg⁻¹) e N_m o teor de N total por base de massa de folha (g kg⁻¹)

$$P_b = \frac{J_{max}}{8,06 \times 156 \times (1/AFE) \times N_m} \quad 23$$

Sendo 8,06 μmol citocromo *f* (g N em componentes de transporte de elétrons)⁻¹ um fator de conversão; e 156 mol elétrons (mol citocromo *f*)⁻¹ s⁻¹ o fator de atividade do transporte de elétrons por unidade de citocromo *f*.

$$P_l = \frac{C_m}{N_m \times C_B} \quad 24$$

Sendo C_m a concentração de clorofilas totais, e C_B a média ponderada da quantidade de clorofila por quantidade de nitrogênio que está presente nos fotossistemas (PSII e PSI) e nas antenas do PSII (LHCII). A concentração de cada complexo enzimático por unidade de área e a proporção de cada complexo enzimático em relação à concentração total foram calculadas de acordo com Hikosaka e Terashima (1995).

A partir dos valores de P_r e P_b foi possível determinar a fração de N em componentes estruturais (P_s) conforme a equação 24

$$P_s = 100 - P_r - P_b - P_l \quad 25$$

3.6.5 Anatomia foliar

As amostras para estudos anatômicos foram fixadas em solução de F.A.A (1:1:1 v/v/v - formaldeído, ácido acético, etanol a 70%) por um período de 72 horas (KRAUS et al., 1998). Decorrido esse período, as mesmas foram armazenadas em solução de álcool 70%, sendo posteriormente desidratadas em série etanólica, seguida de pré-infiltração em historresin e álcool a 96% (1:1 v/v) por 48 horas e incluídas em resina e historresin (95% +5%) por 48 horas, para confecção dos blocos. Para cada amostra foram obtidas secções transversais com espessura de 5 mm, em micrótomo rotativo (Marca Leica, Modelo RR2250) e coradas com azul de metileno, diluído em água destilada (1:1 p/v).

Imagens das lâminas foram obtidas com auxílio de microscópio óptico com câmara acoplada, modelo Leica DM500 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany), em aumento de 10 X por meio do programa LasCore v3.8 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) que permitiu também a tomada das medidas de espessura foliar, bem como dos tecidos constituintes do limbo – epiderme superior, parênquima paliçádico, parênquima lacunoso e epiderme inferior.

3.6.6 Densidade estomática e densidade de venação

Para determinação da densidade estomática (DE), que corresponde a medida do número de estômatos por área de folha; do tamanho dos estômatos e da densidade

de venação (D_v), que corresponde o comprimento de veias por área de folha, as amostras foram imersas em uma solução de hidróxido de sódio (5%) por um período de 2 horas, e posteriormente em solução de hipoclorito de sódio (5%), permanecendo nesta até a sua total clarificação. A imersão em hidróxido de sódio promove a remoção da camada cerosa da folha, bem como a dissociação de tecidos, permitindo assim que seja retirada intacta a porção da epiderme da folha utilizada para determinação da DE, além do que permite a tomada de imagens do sistema de venação da folha.

As amostras para determinação da DE e D_v foram coradas solução de com azul de metileno e fucsina diluídos em água destilada (1:1 p/v) e fixadas em lâmina histológica com auxílio de gelatina incolor preparada com formol, que auxilia na manutenção das lâminas. As imagens foram obtidas com auxílio do microscópio ótico, em aumento de 40 X, por meio do programa de processamento das imagens LasCore v3.8 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) sendo um aplicativo deste mesmo programa utilizado para tomada das medidas do comprimento de veias.

A contagem de estômatos, as medidas do diâmetro polar e do diâmetro equatorial foram realizadas com o emprego do programa AnatiQuanti, desenvolvido pela Universidade Federal de Viçosa e as medidas para determinação da densidade de venação utilizando o programa LasCore v3.8 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany).

3.7 ANÁLISE ESTATÍSTICA

As curvas PV foram ajustadas ao modelo de Schulte e Hickley (1985) através de uma rotina desenvolvida em planilha do microsoft Excell, sendo o grau de ajuste dos dados ao modelo analisado com base no menor valor do erro absoluto e menor soma dos quadrados dos erros.

As curvas $Ax C_c$ foram analisadas utilizando uma planilha desenvolvida em Matlab (V7.3, Matworks Inc., Natick, MA, EUA) disponibilizada por Su et al. (2009), sendo os parâmetros V_{cmax} , J_{max} , TPU , R_d e g_m , estimados por meio de um algoritmo genético, que permite o ajuste de forma aleatória esses parâmetros a uma curva inteira, sendo o melhor ajuste identificado pelo menor valor de soma do quadrado dos erros, minimizando erros subjetivos que possam ocorrer quando essas

estimativas são feitas por funções ajustadas individualmente para estimar cada parâmetro (DALMAGRO et al., 2013).

Utilizando-se uma rotina implementada em planilha de Excel desenvolvida por Lobo et al., (2013), foi realizada a análise das curvas $AxDFFA$. O grau de ajuste dos dados ao modelo foi avaliado com base no menor valor observado para soma do quadrado dos erros e maior valor de R^2 .

Os parâmetros derivados das curvas PV, curvas AxC_c e curvas $AxDFFA$ assim como os atributos de morfologia foliar foram analisados por meio de análise de variância (ANOVA) e teste F ($\alpha = 0,05\%$). A análise do potencial hídrico instantâneo foi realizada empregando-se uma ANOVA de dois fatores, uma vez que para esta variável foi analisado o efeito do horário no qual foi realizada a medida (antemanhã e meio dia) e o efeito da sazonalidade. Todas as análises foram realizadas utilizando o programa estatístico NCSS.

4 RESULTADOS

4.1 DESCRIÇÃO DO MICROCLIMA E DO SOLO

A análise das variáveis micrometeorológicas evidencia o fato de que o período de estudo foi marcado pela sazonalidade característica do Pantanal. A temperatura média no ano de 2012 foi de 26,12°C, aumentando de um mínimo de 23,18°C em julho para 28,82°C em setembro, mês no qual foi observada a maior temperatura. Acompanhando a temperatura, os menores valores de déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) foram observado para o mês de junho, aumentando de 0,49 kPa em junho para 1,26 kPa no mês de setembro onde foram observados os maiores picos (Figura 3A).

A precipitação total foi de 1637,9 mm, sendo que a precipitação acumulada entre janeiro a maio corresponde a 47% do total acumulado (Figura 3B). Esse período é caracterizado como de inundação do Pantanal (REBELATTO e NUNES DA CUNHA, 2005; ALHO e SABINO, 2012). A grande incidência de chuvas nesse período, associada às águas provenientes do transbordamento do rio Cuiabá, promoveram o encharcamento do solo e a diminuição da concentração de O_2 no mesmo, sendo observados valores de concentração de O_2 no solo próximos à zero de

janeiro a março e em dezembro. A concentração de O_2 volta a ser positiva conforme o Pantanal entra no período de vazante, apresentando valores máximos nos meses de julho a setembro, período em que não foi observada a incidência de chuvas no Pantanal (Figura 3B).

Segundo Parolin et al. 2010 a depleção de oxigênio na zona da raiz é acompanhada por um aumento dos níveis de CO_2 , a decomposição anaeróbia da matéria orgânica, o aumento da solubilidade de substâncias minerais, bem como redução do potencial redox do solo. A redução do potencial redox promove uma maior demanda de oxigênio dentro do solo e, portanto, o esforço adicional sobre as raízes, além de promover alterações na disponibilidade e/ou concentração de vários nutrientes que são essenciais para o funcionamento da planta, bem como a produção de componentes fitotóxicos (PEZESHKI et al., 2001).

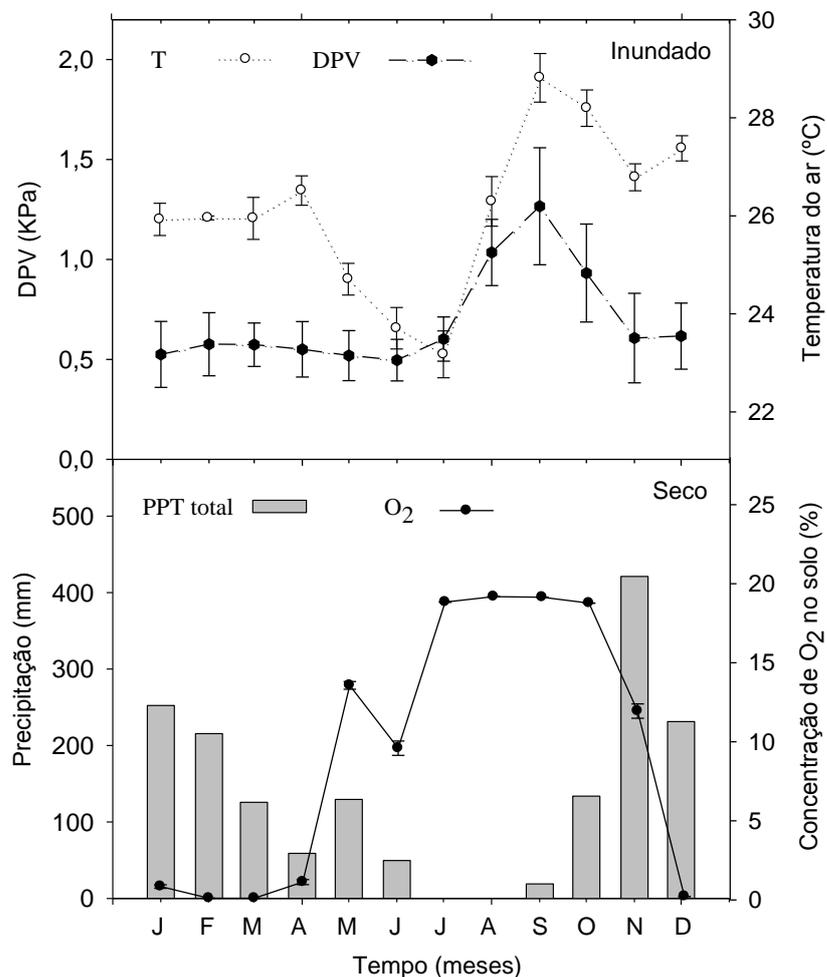


Figura 3 - Temperatura do ar (linhas pontilhadas círculos abertos) e déficit de pressão de vapor atmosférico (linhas pontilhadas, círculos fechados), Precipitação – PPT-(barras sombreadas), e concentração de O₂ no solo (linhas sólidas, círculos fechados) para o local de estudo no período de janeiro a dezembro de 2012. Médias \pm desvio padrão.

Não foram observadas diferenças significativas com relação aos componentes da química do solo, com exceção para Mg²⁺ que apresentou maiores concentrações no período inundado quando comparado ao seco (Tabela 1).

Tabela 1- Propriedades químicas do solo na localidade Baía das Pedras – Pantanal, Poconé. Resultados da ANOVA incluindo o F -estatístico, fator (períodos) e graus de liberdade do erro (subscrito associado com o F -estatístico) e p -valor. Médias (\pm erro padrão $n=3$ /estação)

Variável	Período Inundado	Período Seco	$F_{1,4}$	p
MO* (g/kg)	18,3 \pm 0,49	21,0 \pm 0,76	1,31	>0,05
pH	5,0 \pm 0,03	5,1 \pm 0,03	4,5	>0,05
P ($\mu\text{g/g}$)	2,3 \pm 0,33	1,6 \pm 0,59	1,74	>0,05
K ⁺ ($\mu\text{g/g}$)	71,3 \pm 4,03	73,3 \pm 2,41	0,01	>0,05
Ca ²⁺ (cmol _c /dm ³)	3,5 \pm 0,15	3,5 \pm 0,10	0,00	>0,05
Mg ²⁺ (cmol _c /dm ³)	1,8 \pm 0,08	1,4 \pm 0,05	26,38	<0,01
Al ³⁺ (cmol _c /dm ³)	1,5 \pm 0,28	1,6 \pm 0,15	0,41	>0,05
H ⁺ (cmol _c /dm ³)	4,7 \pm 0,54	5,0 \pm 0,15	0,1	>0,05

*Matéria orgânica no solo

4.2 RELAÇÕES HÍDRICAS

4.2.1 Potencial hídrico (Ψ_{ω})

O Ψ_{ω} foliar foi fortemente influenciado pelo horário ($F_{1,8} = 86,9$; $p < 0,001$), bem como pela sazonalidade ($F_{1,8} = 234$; $p < 0,001$). Em ambos os períodos, maiores valores de Ψ_{ω} foram observados no horário da antemanhã, correspondendo a -0,07 ($\pm 0,003$) MPa no período inundado e -0,51 ($\pm 0,03$) MPa no período seco. Ao meio dia como era esperado foram observados menores valores de Ψ_{ω} , correspondendo a -0,97 ($\pm 0,027$) MPa para o período inundado e -1,47 ($\pm 0,05$) MPa no período seco (Figura 4). A magnitude de variação entre $\Psi_{\omega_{am}}$ e $\Psi_{\omega_{md}}$ foi mais acentuada durante o período de inundação ($\Delta\Psi_{\omega} = -1,04$ MPa) quando comparada ao período de seca ($\Delta\Psi_{\omega} = -0,96$ MPa).

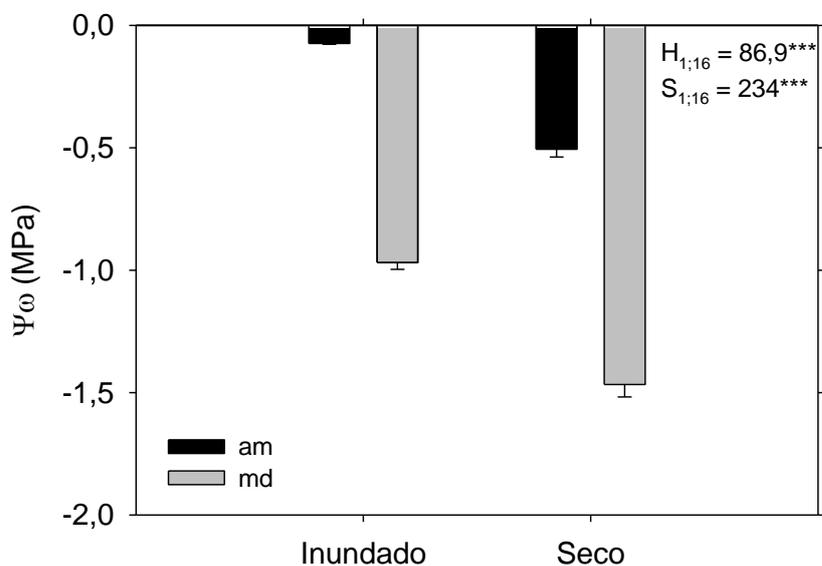


Figura 4- Potencial hídrico instantâneo na antemanhã (am) e meio dia (md) para plantas de *V. divergens* no período inundado e seco do Pantanal no ano de 2012. São apresentados os resultados de F -estatístico e probabilidade p associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA de dois fatores, considerando como fatores os dois horários de medição (H - antemanhã e meio dia) e a sazonalidade (S - período inundado e período seco). *** $p < 0,001$. Valores médios (\pm erro padrão) ($n = 5$).

Os dados obtidos para a construção das curvas PV apresentaram-se bem ajustados ao modelo proposto por Schulte e Hinckley (1985) conforme pode ser observado na Figura 5 permitindo a estimativa de parâmetros como potencial osmótico ($\Psi\pi$) e módulo volumétrico de elasticidade da parede celular (ϵ)

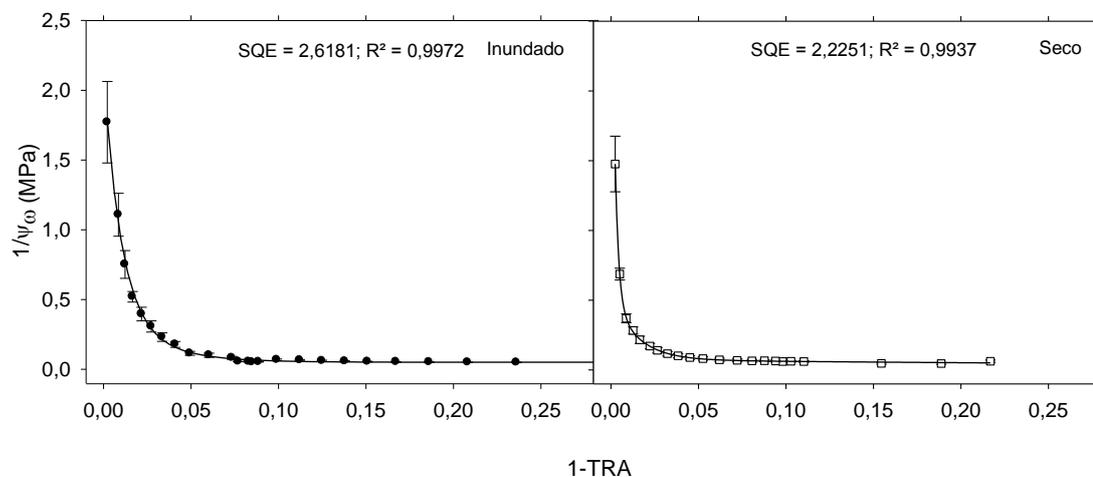


Figura 5 - Curva pressão-volume (PV) para a espécie *V. divergens* obtida a partir da relação entre o inverso do potencial hídrico e o conteúdo relativo de água (TRA) durante o período inundado (A) e período seco (B). São apresentados valores médios (\pm erro-padrão), bem como o valor da soma do quadrado dos erros e R^2 ($n=5$).

Os parâmetros estimados a partir das curvas PV não apresentaram grandes variações sazonais. O teor relativo de água no ponto de turgescência nula (TRA^0) apresentou valores superiores a 90% nos dois momentos, não apresentando variações significativas. (Tabela 2).

Assim como para o TRA^0 , não foram observadas diferenças significativas para os valores de potencial osmótico em turgescência nula ($\Psi\pi^0$), bem como para o potencial osmótico em turgescência plena ($\Psi\pi^{100}$) (Tabela 2). Entretanto, os valores não se mantiveram estáveis entre os períodos, e apresentaram comportamento antagônico. O $\Psi\pi^0$ apresentou um aumento da ordem de 4% entre os valores apresentados no período inundado com relação ao período seco, enquanto que o $\Psi\pi^{100}$ apresentou uma diminuição de seus valores da ordem de 24%, sendo os menores valores observados para o período seco.

Folhas presentes na planta durante o período inundado apresentaram paredes celulares aproximadamente 3 vezes mais rígidas que as folhas observadas no período seco, sendo os valores do módulo volumétrico da elasticidade (ϵ) significativamente diferentes entre as estações (Tabela 2).

Tabela 2- Parâmetros derivados da curva PV. TRA^0 (%) – teor relativo de água no ponto de perda de turgescência; $\Psi\pi^0$ – potencial osmótico em turgescência nula; $\Psi\pi^{100}$ – potencial osmótico em turgescência plena e ε – módulo global de elasticidade para folhas de *V. divergens* em período inundado e seco do Pantanal. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$).

Variáveis	Período Inundado	Período Seco	$F_{1,8}$	p
TRA^0 (%)	93,7 (\pm 1,20)	95,0 (\pm 0,55)	1,42	0,26
$\Psi\pi^0$ (MPa)	-1,2 (\pm 0,10)	-1,3 (\pm 0,11)	0,01	0,91
$\Psi\pi^{100}$ (MPa)	-0,8 (\pm 0,07)	-1,1 (\pm 0,12)	4,08	0,07
ε (MPa)	15,8 (\pm 4,04)	3,5 (\pm 0,58)	6,08	0,03

4.3 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO

4.3.1 Trocas gasosas

Os valores de A foram cerca de $1,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ maiores na inundação se comparados aos valores apresentados na seca, contudo a condição hídrica do ambiente (inundação ou seca) não afetou de forma significativa as taxas de fotossíntese líquida (A), ($F_{1,8} = 2,19$; $p = 0,17$) (Figura 6A).

Por outro lado, a redução na disponibilidade hídrica afetou significativamente os demais parâmetros de intercâmbio gasoso. A condutância estomática (g_s) apresentou uma redução de aproximadamente 35% em seus valores ($0,12 \pm 0,01$), sendo estes significativamente diferentes dos observados durante a inundação ($0,18 \pm 0,02$) ($F_{1,8} = 10,86$; $p = 0,01$) (Figura 6B).

A concentração intracelular de CO_2 (C_i) foi significativamente maior durante a inundação ($269,87 \pm 3,55 \mu\text{mol mol}^{-1}$), quando comparada ao período seco ($229,80 \pm 5,23 \mu\text{mol mol}^{-1}$) ($F_{1,8} = 8,94$; $p = 0,01$) e, de igual forma, os valores da relação entre a C_i e a concentração atmosférica de CO_2 (C_a), relação C_i/C_a , foram em média 19% inferiores na seca se comparados aos valores observados durante a inundação (Figura 6C). Os valores de C_i/C_a observados durante a inundação ($0,7 \pm 0,02$) estão dentro da proporção teórica ideal proposta por Wong et al., (1979) para plantas C_3 , já

os valores observados durante a seca ($0,5 \pm 0,02$) encontram-se bem abaixo do valor teórico ideal.

Com relação à taxa transpiratória uma pequena redução foi observada no período seco ($3,36 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) quando comparado ao período inundado ($2,64 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), contudo esses valores não foram significativamente diferentes ($F_{1,8} = 0,76$; $p = 0,40$). O valor médio da eficiência instantânea de uso da água (*EIUA*) durante o período inundado foi de $54,8 (\pm 3,15) \mu\text{mol mol}^{-1}$ significativamente inferior ao do período seco, da ordem de $78,32 (\pm 5,34) \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Figura 6D).

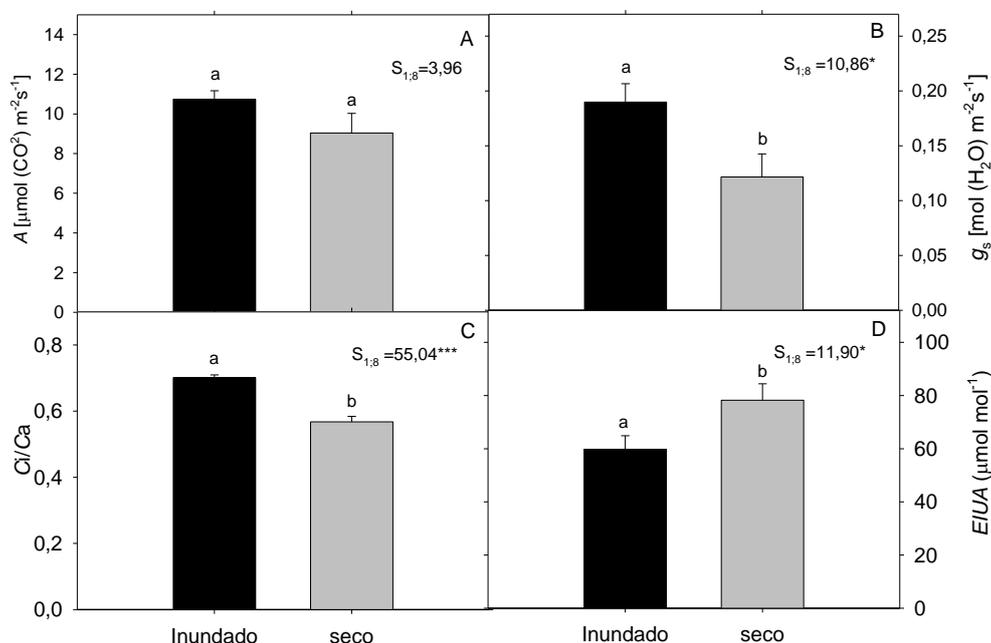


Figura 6 – Taxa de fotossíntese líquida (A); condutância estomática (g_s), relação Ci/Ca e eficiência intrínseca no uso de água (*EIUA*) em folhas de *V. divergens* no período inundado e período seco no Pantanal. São apresentados os valores de *F*-estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*) obtidos a partir da ANOVA testando o efeito da sazonalidade (S). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Médias (\pm erro padrão) ($n = 5$).

4.3.2 Variação nos parâmetros derivados das curvas de resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de CO_2 (curvas $A \times C_c$)

Na Figura 7, são apresentados os dados da variação *A* em função de diferentes concentrações de CO_2 ajustados ao modelo de Farquhar et al., (1980), com um melhor ajuste dos dados ao modelo sendo apresentado no período seco, (menor valor

de SQE). Nesta figura é possível identificar padrões gerais de comportamento, sendo que a mesma ajuda a elucidar o comportamento das variáveis derivadas das curvas $A \times C_c$.

Por meio da análise dos dados, bem como análise visual do gráfico, observa-se que em nenhum dos períodos estudados houve uma limitação da atividade fotossintética pela utilização da triose fosfato (TPU), este é um fato bastante comum em experimentos realizados em campo, segundo Adam (2000) e Pimentel et al., (2007).

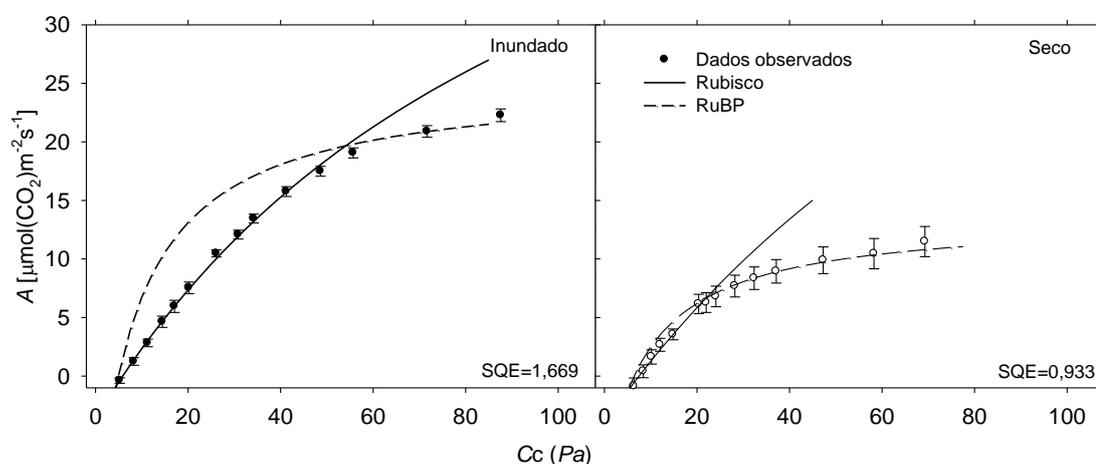


Figura 7 - Resposta fotossintética (A) em função da pressão parcial de CO_2 no cloroplasto (C_c) para folhas de *V. divergens* durante o período inundado e período seco no Pantanal Mato-Grossense. São mostradas as funções dos modelos de Farquhar et al., (1980) para limitações de A pela Rubisco (linhas contínuas), e pela regeneração da RuBP (linhas pontilhadas), bem como a soma dos quadrados dos erros (SQE) do modelo. Médias (\pm erro padrão) ($n = 5$).

Um nível de saturação A mais baixo foi observado durante o período seco (Figura 7B), com a limitação pela atividade da Rubisco ocorrendo em valores de C_c inferiores a 20 Pa, enquanto no período inundado os valores de saturação de fotossíntese foram mais altos, com uma limitação pela atividade da Rubisco ocorrendo em valores de C_c maiores, aproximando-se a 60 Pa.

O déficit hídrico observado no período seco teve efeito significativo sobre os parâmetros derivados das curvas $A \times C_c$. Os parâmetros em base de área, $A_{max a}$ e $J_{max a}$, apresentaram valores significativamente menores durante esse período (Tabela 3).

$A_{max\ a}$ apresentou uma redução 53% e $J_{max\ a}$ reduziu aproximadamente 47%. Contudo, não foram observadas diferenças significativas para $V_{cmax\ a}$ (Tabela 3). Quando analisados os mesmos parâmetros por base de massa, observa-se que $A_{max\ m}$ e $J_{max\ m}$ apresentaram reduções da ordem de 80% e 68% respectivamente.

O parâmetro V_{cmax} que não havia apresentado diferença significativa por base de área passa a apresentar uma redução da ordem de 62% quando analisado por base de massa. Como o efeito das reduções diferenciadas em V_{cmax} e J_{max} , foi observada uma redução na razão V_{cmax}/J_{max} (Tabela 3).

Tabela 3 - Parâmetros de trocas gasosas derivados da curva $Ax C_c$, durante o período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens* juntamente com valores de F -estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: $A_{max\ a}$ e $A_{max\ m}$ capacidade fotossintética por unidade de área ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e por unidade de massa ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$), respectivamente. $V_{cmax\ a}$ e $V_{cmax\ m}$ taxas máximas de carboxilação por unidade de área ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e unidade de massa respectivamente ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$); $J_{max\ a}$ e $J_{max\ m}$ taxa máxima de transporte de elétrons por unidade de área ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e unidade de massa ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$) respectivamente; e J_{max}/V_{cmax} razão entre o máximo transporte de elétrons e máxima carboxilação. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$).

	Período Inundado	Período Seco	$F_{1,8}$	p
$A_{max\ a}$	22,3 (\pm 1,33)	10,7 (\pm 1,59)	30,64	< 0,001
$A_{max\ m}$	0,18 (\pm 0,01)	0,03 (\pm 0,004)	97,45	< 0,001
$V_{cmax\ a}$	50,4 (\pm 3,65)	49,5 (\pm 8,05)	0,01	0,92
$V_{cmax\ m}$	0,4 (\pm 0,03)	0,2 (\pm 0,02)	49,31	< 0,001
$J_{max\ a}$	77,9 (\pm 3,23)	44,3 (\pm 10,7)	9,00	0,01
$J_{max\ m}$	0,6 (\pm 0,04)	0,1 (\pm 0,01)	131,45	< 0,001
J_{max}/V_{cmax}	1,6 (\pm 0,11)	0,9 (\pm 0,08)	28,77	< 0,001

Embora tenham sido observadas diferenças nos parâmetros derivados das curvas $Ax C_c$, no nível de saturação de A e no ponto de limitação de A pela Rubisco, não foram observadas diferenças significativas nos valores do ponto de compensação de CO_2 (Γ) ($F_{1,8} = 3,20$; $p = 0,11$), com este apresentando valor médio de 4,29 (\pm 0,03) Pa durante a inundação e 4,49 (\pm 0,10) Pa na seca. Também não foi observada diferença significativa na taxa de respiração mitocondrial (R_d) ($F_{1,8} = 2,42$; $p = 0,15$),

sendo que as plantas submetidas à inundação apresentaram valores de R_d em média 22% maiores do que plantas submetidas ao déficit hídrico (dados não mostrados).

4.3.3 Variação nos parâmetros derivados das curvas de resposta da fotossíntese a diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (curvas $A \times DFFA$)

De acordo com o descrito por Lobo et al., (2013), os dados da curva $A \times DFFA$ apresentaram-se bem ajustados ao modelo da hipérbole não retangular com valores de r^2 de 0,99 e 0,96. Diferenças marcantes podem ser observadas no formato da curvas $A \times DFFA$ obtidas no período de inundação quando comparadas ao período seco (Figura 8).

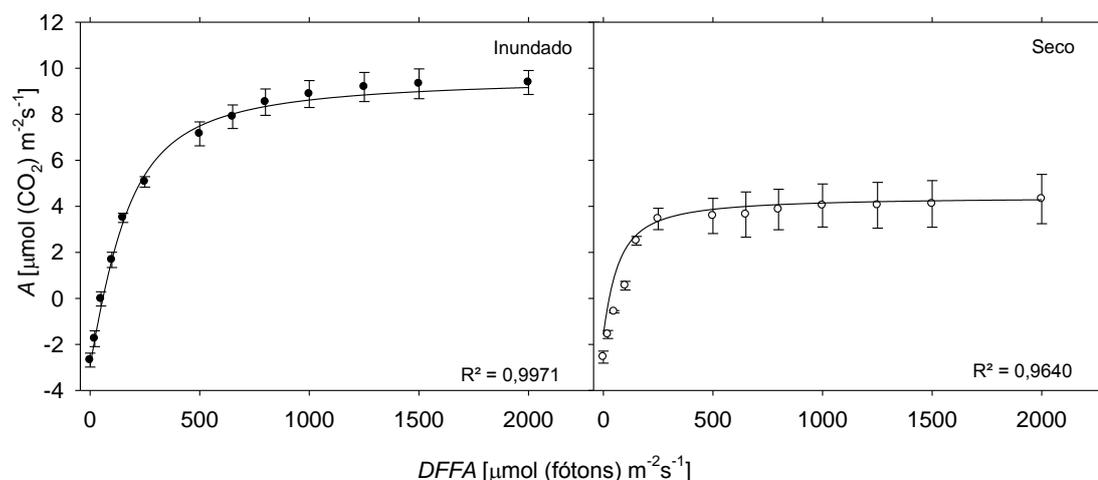


Figura 8 - Resposta da taxa de fotossíntese líquida (A) versus densidade de fluxo fotossinteticamente ativo ($DFFA$) para folhas de *V. divergens* durante o período inundado e período seco no Pantanal Mato-Grossense. São apresentados os valores médios (\pm erro padrão) bem como os valores de R^2 . ($n = 5$).

No período inundado plantas de *V. divergens* apresentaram valor médio de fotossíntese na saturação de luz (A_{sat}) de $13,09 (\pm 0,54) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, cerca de duas

vezes maior ao valor apresentado durante o período seco ($7,21 \pm 1,38$) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sendo estes valores significativamente diferentes (Tabela 4).

A eficiência quântica aparente (Φ) e a convexidade da curva (θ) apresentaram valores médios de $0,06 (\pm 0,005)$ $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e $0,44 (\pm 0,08)$ para o período inundado e de $0,04 (\pm 0,009)$ $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e $0,33 (\pm 0,13)$ para o período seco, não sendo observada diferença significativa para ambas as variáveis entre os períodos analisados (Tabela 4).

Assim como para Φ e θ , a taxa de respiração no escuro (R_e) e a luz de saturação ($DFFA_{\text{sat}}$) não se apresentaram significativamente diferentes. Contudo os valores de $DFFA_{\text{sat}}$ foram ligeiramente superiores $1666,85 (\pm 192,9)$ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período seco quando comparados aos do período inundado $1491,5 (\pm 158,9)$.

Tabela 4 - Parâmetros de trocas gasosas derivados da curva $AxDFFA$, no período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens* juntamente com valores de F -estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: Φ ($\mu\text{mol mol}^{-2}$) - eficiência quântica aparente; A_{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) - taxa de fotossíntese na luz de saturação; θ - convexidade da curva $AxDFFA$; Re ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) - taxa de respiração na luz; PCL ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) - Ponto de compensação de luz; $DFFA_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) - luz de saturação. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$).

	Período Inundado	Período Seco	$F_{1,8}$	p
A_{sat}	13,0 ($\pm 0,54$)	7,2 ($\pm 1,38$)	19,11	0,002
Φ	0,06 ($\pm 0,005$)	0,04 ($\pm 0,009$)	1,79	0,21
θ	0,4 ($\pm 0,08$)	0,3 ($\pm 0,13$)	0,33	0,58
Re	2,7 ($\pm 0,27$)	2,5 ($\pm 0,28$)	0,47	0,51
$DFFA_{\text{sat}}$	1491,5 ($\pm 158,9$)	1666,8 ($\pm 192,9$)	0,65	0,44
PCL	53,8 ($\pm 5,47$)	80,1 ($\pm 4,66$)	12,17	0,008

Como observado para A_{sat} , durante o período de estresse hídrico alterações significativas foram observadas no ponto de compensação de luz (PCL). Entretanto essas variáveis apresentaram comportamentos opostos, enquanto A_{sat} apresentou uma

redução de cerca de 44% no período seco, o *PCL* apresentou valores aproximadamente 47% superiores neste mesmo período.

4.3.4 Variação nos parâmetros de fluorescência da clorofila

Assim como para os parâmetros derivados da curva de luz, pode ser observado um efeito significativo da mudança de disponibilidade de água sobre os parâmetros derivados das curvas de fluorescência da clorofila *a*.

Com relação aos parâmetros de fluorescência no escuro, observou-se o aumento de 21% na fluorescência inicial (F_0) no período seco ($505,4 \pm 16,06$) comparado ao observado durante o período inundado ($396,2 \pm 12,51$), sendo os valores observados entre as estações significativamente diferentes. O mesmo comportamento pode ser observado para o parâmetro F_v/F_m , cujos valores apresentaram redução de 12% com a menor disponibilidade de água, não chegando a ser estatisticamente diferentes. A diferença não significativa de F_v/F_m ocorre em função do aumento de 13% de F_m quando da menor disponibilidade hídrica (Tabela 5)

A contribuição relativa dos mecanismos de regulação fotoquímicos (Φ_{NO}) e não fotoquímicos (Φ_{NPQ}), bem como de eficiência do PSII (Φ_{PSII}) para processar a quantidade de energia absorvida foram diferentes entre os períodos analisados (Figura 9; Tabela 5).

No período inundado foram observados maiores valores de Φ_{PSII} , sendo a extinção de fluorescência na luz de saturação favorecida pela Φ_{NO} , ao passo que, durante o período seco houve uma diminuição da Φ_{PSII} da ordem de 29%, e a extinção da fluorescência passou a ocorrer com maior intensidade via Φ_{NPQ} (Tabela 5) que apresentou um aumento de 18%. Enquanto que no período seco são necessários valores de DFFA menores que $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para que valores de Φ_{NO} e Φ_{NPQ} se igualem, no período inundado são necessários valores superiores (Figura 9).

Maiores valores de Φ_{PSII} foram acompanhados por maiores valores de ETR na inundação (Tabela 5), e menores valores de q_L . A diminuição observada em q_L foi de cerca de 28% neste período.

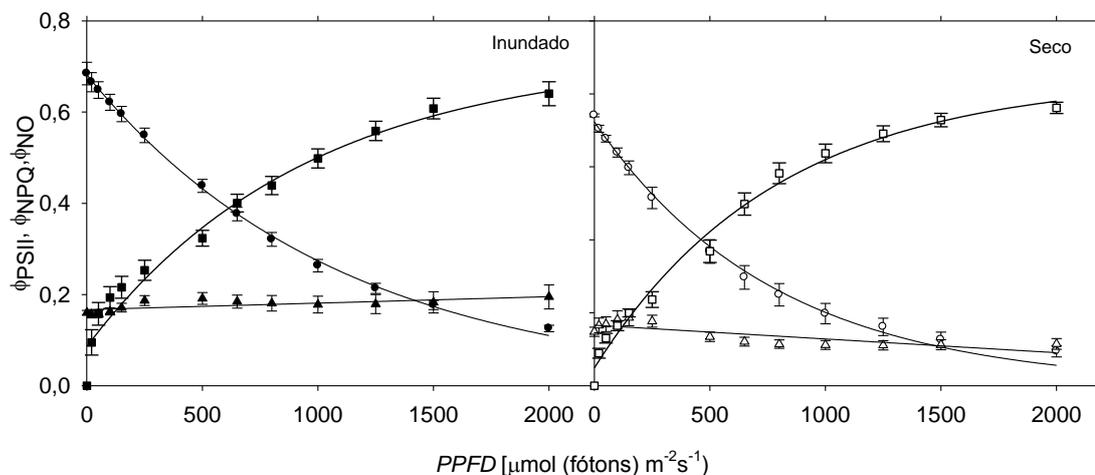


Figura 9 - Resposta da eficiência fotoquímica do fotossistema II (Φ PSII), eficiência não fotoquímica (Φ NPQ) e eficiência fotoquímica (Φ NO), a diferentes densidades de fluxo fotossinteticamente ativo (DFFA) para folhas de *V. divergens* durante o período inundado (A) e período seco (B) no Pantanal Mato-Grossense. Símbolos: Φ PSII – círculos; Φ NPQ – quadrados; Φ NO – triângulos. Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$).

Tabela 5 - Parâmetros de fluorescência da clorofila, observados durante o período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens* valores de F - estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: F_0 fluorescência mínima; F_m fluorescência máxima; F_v/F_m : eficiência quântica do fotossistema II; ETR ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) taxa máxima de transporte de elétrons de fluorescência; q_L (1500), estado redox do acceptor primário de elétrons a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PPFD; Φ PSII (1500) rendimento quântico efetivo do fotossistema II a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PPFD; Φ NPQ (1500), extinção não-fotoquímica a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PPFD; Φ NO (1500), extinção fotoquímica a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PPFD; Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$)

	Período Inundado	Período Seco	$F_{1,8}$	p
F_0	396,2 (\pm 12,51)	505,37 (\pm 16,12)	28,78	<0,001
F_m	2104,0 (\pm 134,40)	2444,6 (\pm 42,50)	5,84	0,04
F_v/F_m	0,81 (\pm 0,01)	0,79 (\pm 0,01)	1,41	0,26
ETR	114,82 (\pm 7,45)	75,95 (\pm 11,18)	8,37	0,02
q_L (1500)	0,35 (\pm 0,02)	0,33 (\pm 0,34)	0,89	0,37
Φ_{PSII} (1500)	0,18 (\pm 0,01)	0,13 (\pm 0,02)	6,89	0,03
Φ_{NPQ} (1500)	0,65 (\pm 0,03)	0,76 (\pm 0,01)	13,19	0,03
Φ_{NO} (1500)	0,18 (\pm 0,03)	0,11 (\pm 0,01)	5,35	0,04

4.4 ATRIBUTOS FOLIARES

4.4.1 Área foliar específica (AFE) e Anatomia Foliar

Os valores de *AFE* diferiram significativamente ($F_{1,8} = 79,69$; $p < 0,0001$) entre o período inundado e o seco. Plantas de *V. divergens* apresentaram maiores valores de *AFE* no período inundado ($0,008 \pm 0,004 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$), sendo estes superiores cerca de duas vezes aos observados no período seco ($0,003 \pm 0,001 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) (Tabela 6).

A espessura da lâmina foliar apresentou-se diferente entre os períodos analisados. Folhas analisadas no período seco apresentaram-se menos espessas do que as folhas analisadas no período inundado (Tabela 6, Figura 10). Essa menor espessura foliar pode ser atribuída a uma diminuição significativa na espessura do parênquima lacunoso observada no período seco ($F_{1,8} = 7,53$; $p = 0,02$). Mesmo que não tenham sido observadas diferenças significativas na espessura da epiderme superior ($F_{1,8} = 1,91$; $p = 0,20$) e parênquima paliçádico ($F_{1,8} = 2,35$; $p = 0,16$), observa-se que estes tecidos também são menos espessos no período seco, que somados, contribuíram para a redução na espessura foliar. A presença de epiderme pluriestratificada pode ser observada somente no período seco (Figura 10).

Folhas de *V. divergens* apresentaram-se hipoestomáticas em ambos os períodos, sem a presença de manchas estomáticas. No período inundado o número de estômatos por área de folha ($508,27 \pm 24,0 \text{ est/mm}^2$), não foi significativamente

diferente do observado no período seco ($402,96 \pm 99,9$ est/mm²) (Tabela 6). Não houve diferença significativa no diâmetro polar ($F_{1,8} = 2,58$; $p = 0,14$) bem como no diâmetro equatorial ($F_{1,8} = 0,35$; $p = 0,56$) dos estômatos entre os períodos analisados. Também não foi observada diferença significativa na densidade de venação entre os períodos analisados (Tabela 6).

Durante o período de seca as folhas apresentaram menor área foliar, sendo esta significativamente diferente da área foliar observada no período inundado (Tabela 6).

Tabela 6 - Atributos foliares da espécie *V. divergens* durante o período de inundação e seca do Pantanal Mato-Grossense. São mostrados os resultados da ANOVA – valores de *F*-estatístico e a probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*). Valores médios (\pm erro padrão) ($n=5$)

Atributo	Período Inundado	Período Seco	$F_{1,8}$	<i>p</i>
Epiderme superior (μm)	40,5 ($\pm 1,97$)	37,5 ($\pm 0,75$)	1,91	0,20
Parênquima paliçádico (μm)	122,7 ($\pm 3,88$)	113,8 ($\pm 4,26$)	2,35	0,16
Parênquima lacunoso (μm)	120,3 ($\pm 3,89$)	103,5 ($\pm 4,72$)	7,53	0,02
Epiderme inferior (μm)	14,4 ($\pm 0,62$)	14,1 ($\pm 0,67$)	0,13	0,72
Espessura total (μm)	296,5 ($\pm 8,81$)	266,2 ($\pm 7,98$)	6,50	0,03
Densidade estomática (nº estômatos/mm ²)	508,2 ($\pm 24,0$)	402,9 ($\pm 99,9$)	1,05	0,33
Diâmetro polar estômatos (μm)	31,5 ($\pm 0,79$)	32,9 ($\pm 0,36$)	2,58	0,14
Diâmetro equatorial estômatos (μm)	32,9 ($\pm 0,63$)	33,3 ($\pm 0,36$)	0,35	0,56
Densidade de venação ($\mu\text{m}/\text{mm}^2$)	6,1 ($\pm 0,38$)	5,5 ($\pm 0,37$)	1,81	0,21
Área foliar (cm ²)	33,6 ($\pm 0,55$)	32,1 ($\pm 11,7$)	246,7	<0,0001
Massa seca (gr)	0,39 ($\pm 0,54$)	0,32 ($\pm 0,15$)	1,54	0,24
Área foliar específica (<i>AFE</i>) (m ² g ⁻¹)	0,008 ($\pm 0,004$)	0,003 ($\pm 0,001$)	69,42	<0,0001

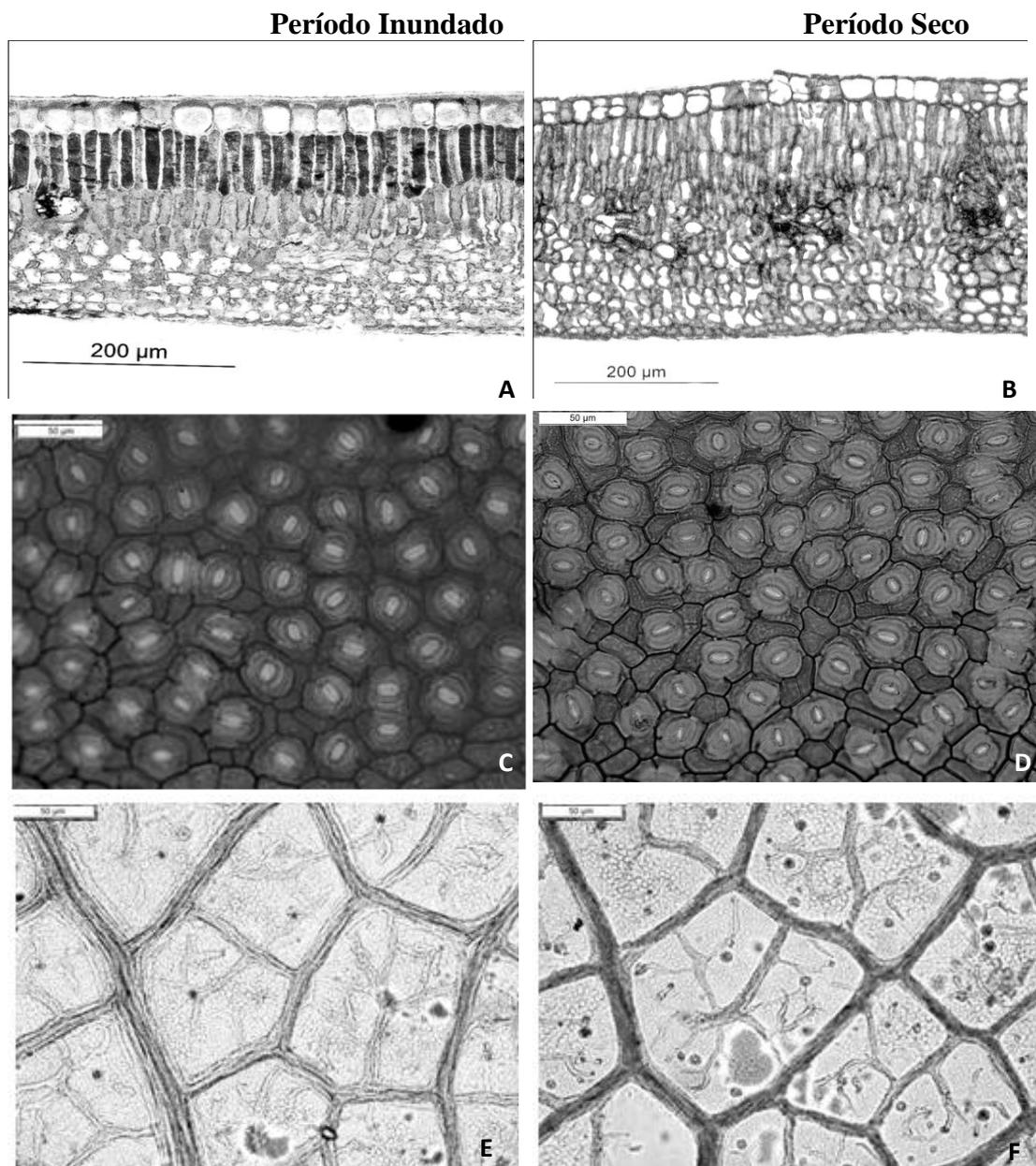


Figura 10- Seção transversal da folha de *V. divergens* no período inundado (A) e seco (B) empregada para determinação da espessura dos tecidos; Seção paradérmica utilizada para determinação da densidade estomática (C) e (D) e densidade de venação (E) e (F) períodos inundado e seco respectivamente.

4.4.2 Concentração pigmentos foliares, concentração, partição e eficiência no uso de nitrogênio (N)

Assim como foram observadas mudanças na *AFE* com o regime hídrico, alterações significativas foram observadas com relação ao conteúdo de pigmentos

cloroplastídicos. No período inundado pode-se observar maiores concentrações de clorofila b (*Chl b*), seguida por clorofila a (*Chl a*) e de carotenoides (*Car*), já no período seco, essa tendência muda, ficando em primeiro lugar as maiores concentrações de *Chl a*, depois de *Chl b* e finalmente de *Car*. Contudo, de maneira generalizada para todos esses pigmentos, o período seco foi o que determinou a ocorrência dos menores valores (Tabela 7).

Todos os pigmentos apresentaram reduções significativas em suas concentrações na seca, sendo a mais significativa apresentada pela *Chl b* na ordem de 84%, que somada a uma redução de 27% na concentração de *Chl a* acaba afetando a concentração de clorofilas totais, cuja redução foi de 58% na seca. Uma maior razão *Chl a/Chl b* foi observada no período seco, onde se observa 2,78 ($\pm 0,11$) unidades de *Chl a* para cada unidade de *Chl b*, enquanto no período inundado essa razão diminui para 0,82 ($\pm 0,03$) unidades de *Chl a* para cada unidade de *Chl b*.

Tabela 7 - Concentração de pigmentos fotossintéticos juntamente com valores de *F*-estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor *p*) obtidos a partir da ANOVA. Abreviações: *Chl a* (mg cm⁻²) –clorofila a; *Chl b* (mg cm⁻²) – clorofila b; *Car* (mg cm⁻²) – carotenoides; *Chl totais* (mg cm⁻²) – clorofilas totais. Valores médios (\pm erro padrão) (*n*= 5)

	Período Inundado	Período Seco	F _{1,8}	<i>p</i>
<i>Chl a</i>	0,011 ($\pm 0,001$)	0,008 ($\pm 0,0003$)	6,77	0,03
<i>Chl b</i>	0,013 ($\pm 0,0009$)	0,002 ($\pm 0,00007$)	132,5	<0,001
<i>Car</i>	0,004 ($\pm 0,0003$)	0,002 ($\pm 0,0001$)	25,69	<0,001
<i>Chl totais</i>	0,024 ($\pm 0,002$)	0,010 ($\pm 0,0004$)	41,25	<0,001
<i>Razão a/b</i>	0,82 ($\pm 0,03$)	2,78 ($\pm 0,11$)	249,61	<0,001

Como esperado, foram observadas diferenças significativas na concentração de nitrogênio tanto por base de área (*N_a*) quanto por base de massa (*N_m*) entre os dois períodos. Folhas analisadas no período inundado apresentaram menores concentrações de *N_a* do que folhas analisadas no período seco (Tabela 8), o mesmo comportamento pode ser observado para *N_m* com valores significativamente menores na inundação.

Com relação à partição de nitrogênio a mesma apresentou-se diferenciada entre o período seco e inundado; A fração de nitrogênio destinada aos componentes de captura de luz (P_l) correspondeu a 0,64% do nitrogênio no período inundado e a 0,41% no período seco, assim como a porção de N destinado para proteínas de transporte de elétrons (P_b) também foi significativamente maior no período inundado (3,66%) se comparado ao período seco (0,78%), ambas foram significativamente diferentes entre a inundação e a seca.

A enzima Rubisco correspondeu ao segundo maior destino de N, sendo que na inundação representou o destino de 23,73% da partição do N, enquanto na seca 8,71%. Entretanto, componentes estruturais (P_s) configuraram o principal destino do N em folhas de *V. divergens* em ambos os períodos, sendo que este destino alocou 71,91% do N no período inundado e mais de 90% deste elemento no período seco (Tabela 8).

Tabela 8 - Destino de nitrogênio no período inundado e seco do Pantanal para *V. divergens*, juntamente com valores de F - estatístico e probabilidade associada ao erro do tipo I (valor p) obtidos a partir da ANOVA. N_m , concentração de nitrogênio por unidade de massa foliar (g g^{-1}), N_a concentração de nitrogênio por unidade de área foliar (g m^{-2}); P_r (%) fração de nitrogênio destinada à Rubisco; P_b (%) fração de nitrogênio destinada às proteínas de transporte de elétrons; P_l fração de nitrogênio destinada aos componentes para captura de luz; P_s (%) fração do nitrogênio destinada aos componentes estruturais e EUN eficiência do uso do nitrogênio na fotossíntese ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$). Valores médios (\pm erro padrão) ($n = 5$).

	Período Inundado	Período Seco	F _{1,8}	p
N _m	14,3 (± 0,62)	16,8 (± 0,57)	8,14	0,021
N _a	1,79 (± 0,144)	5,18 (± 0,20)	171,28	<0,001
P _r	23,73 (± 0,04)	8,71 (± 0,017)	11,66	0,009
P _b	3,66 (± 0,002)	0,78 (± 0,001)	95,16	<0,001
P _l	0,64 (± 0,0006)	0,41 (± 0,0003)	10,54	0,01
P _s	71,95 (± 0,043)	90,08 (± 0,018)	14,98	0,004
EUN	12,88 (± 0,09)	2,01 (± 0,30)	89,54	<0,001

A eficiência no uso de nitrogênio (EUN) foi significativamente diferente entre os períodos analisados. Durante a inundação plantas de *V. divergens* apresentaram uma EUN cerca de seis vezes maior do que a observada na seca (Tabela 8).

5. DISCUSSÃO

5.1 EFEITO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA SOBRE TROCAS GASOSAS E ANATOMIA FOLIAR

Partindo-se do fato de que *V. divergens* é uma espécie que se apresenta bem adaptada a ambientes úmidos, e que em anos mais secos há retração das áreas ocupadas por florestas monodominantes desta espécie, (Nunes da Cunha e Junk 2004; Arieira e Nunes da Cunha, 2006), a hipótese do presente trabalho foi de que durante períodos de estresse hídrico causado pela escassez de água (seca), *V. divergens* apresenta redução de seu potencial hídrico, intercâmbio gasoso, concentração de pigmentos, bem como alteração na partição de N quando comparado ao apresentado pela espécie durante o período de inundação, buscando assim explicar em parte a retração das florestas em períodos secos.

As avaliações de Ψ_{ω} revelaram que há diferenças no estado hídrico da folha entre os períodos estudados, bem como entre os horários analisados (antemanhã ($\Psi_{\omega_{am}}$) e meio dia ($\Psi_{\omega_{md}}$) (Figura 4), com o maior declínio do potencial de água na folha ocorrendo no período seco onde se observa o declínio na precipitação, e aumento da DPV (Figura 3). No entanto, os valores de Ψ_{ω} durante o

período seco foram ainda superiores àqueles considerados críticos para plantas lenhosas do cerrado, sendo estes últimos geralmente em torno de -3,0 MPa (FRANCO et al., 2005). As variações no Ψ_{ω} são determinadas por meio de modificações nas condutividades hidráulicas e nas taxas de transpiração (Sperry et al., 2002; Meinzer, 2003) sendo, portanto, o resultado do ajustamento das plantas às condições atmosféricas e à disponibilidade de água no solo.

No período seco, pode-se observar a recuperação do estado hídrico das plantas quando se analisa o $\Psi_{\omega_{am}}$. No entanto, este não se iguala ao observado durante o período inundado (Figura 4), indicando que a alta demanda evaporativa da atmosfera durante a noite no período seco dificulta a recuperação do estado hídrico da planta (Bucci et al.; 2005, Franco et al.; 2005), sugerindo também uma diminuição da condução hidráulica da planta em função de um baixo teor de água no solo (GUERFEL et al., 2009). Os valores de $\Psi_{\omega_{am}}$ para *V. divergens* durante o período seco e inundado são compatíveis com os valores observados para espécies sempre verdes de cerrado e superiores aos observados para espécies de florestas de galeria, já os valores de $\Psi_{\omega_{md}}$ são pouco superiores aos observados para as árvores de cerrado e encontram-se entre os valores estimados para florestas de galeria (FRANCO et al., 2005; MIRANDA et al., 2011).

A partir dos dados obtidos das curvas PV pode-se inferir que a *V. divergens* apresenta ajustes muito particulares que permitem a manutenção do seu estado hídrico durante a seca. Na verdade, não foram observadas diferenças significativas nos valores de $\Psi\pi^0$ e de $\Psi\pi^{100}$ entre o período inundado e seco, portanto, não há evidências da necessidade de ajustamento osmótico nessas condições ambientais (Tabela 2). Em contra partida os valores de ϵ da parede reduziram significativamente, o que indica ajustamento elástico, ou seja, maior capacidade da mesma em se expandir ou se contrair mantendo a pressão interna inalterada, o que é essencial para a manutenção dos processos de divisão celular e crescimento (KRAMER e BOYER, 1995; WARREN et al., 2007; MIRANDA et al., 2011). Este ajustamento foi identificado como um importante mecanismo para manutenção do turgor e tolerância a seca em espécies arbóreas (WHITE et al., 2000). É essa particularidade que permite à *V. divergens* emitir folhas mesmo no período seco do ano. Em trabalhos realizados anteriormente e ainda não publicados constatou-se que

na seca o período de emergência de uma nova folha ocorre a cada 19 dias, enquanto que no período inundado esse tempo é superior a 45 dias.

Os valores de ε observados na inundação 15,8 ($\pm 4,04$) são superiores aos observados para plantas de *Cocos nucifera* (coco) (10,60) (Gomes e Prado, 2009) e *Persea americana* M. (abacate) (6,6-8,6) (Chartzoulakis et al., 2002) em condição de não estresse hídrico. Quando comparado a estas espécies sob condição de déficit hídrico, os valores de ε apresentaram mesmo comportamento observado para *Persea americana*, com reduções significativas na seca, e comportamento contrário ao de *Cocos nucifera* que apresentou um aumento nos valores de ε em condição de restrição hídrica. Sob condições de baixo TRA na folha, a diminuição de ε contribui para manutenção do turgor celular, por outro lado grandes valores de ε podem diminuir o potencial de água nas células, resultando em uma extração de água mais eficiente, sem a diminuição do TRA (GOMES e PRADO, 2009).

Assim sendo plantas com alta elasticidade (baixo ε) podem sofrer uma perda relativamente elevada de água antes que se estabeleça a plasmólise, inversamente, se ε for elevada, a turgescência pode ser perdido com muito menor perda de água do tecido (KOZLOWSKI e PALARDY, 2002; DALMAGRO et al., 2013). A redução em ε possibilitou a aparente manutenção do TRA⁰, indicativo de que não houve variação no ponto de perda de turgor devido à seca, o que confere à espécie habilidade para tolerar essa condição (RANNEY et al., 1991).

Mudanças na elasticidade do tecido usualmente ocorrem devido a modificações estruturais das folhas, que refletem a composição da parede celular (Guerfel, 2009) bem como a estrutura dos tecidos que a compõem (KOZLOWSKI e PALARDY, 2002). A análise de traços anatômicos foliares ajudam a esclarecer as diferentes estratégias empregadas por *V. divergens* para superar períodos de estresse hídrico.

Como esperado, os resultados indicaram que a disponibilidade de água exerce influência sobre a estrutura da folha. Folhas presentes no período de seca apresentaram menor AFE do que folhas presentes no período inundado (Tabela 8). Frequentemente tem sido observado que a AFE é reduzida sobre condições de seca. Essa variação pode ser atribuída a variações na espessura da folha, bem como na sua

densidade (VENEKLAAS et al., 2002; BACELAR et al., 2006; GUERFEL et al., 2009).

Durante a seca, tanto a área foliar quanto a massa seca das folhas diminuiu em relação ao período inundado. Contudo, proporcionalmente a redução na área foliar foi maior que na massa seca, determinando que no período seco a *AFE* fosse menor que no período inundado.

A redução da massa seca foliar pode estar diretamente ligada a menor espessura foliar, ocasionada pela diminuição da espessura do parênquima lacunoso. A diminuição da espessura do parênquima lacunoso, neste caso, pode ser atribuída à diminuição do volume parcial dos espaços intercelulares (Tabela 6), assim sendo uma menor quantidade de espaço é ocupada pelo ar e o tecido torna-se mais denso, tem-se, portanto, uma maior massa no mesmo volume foliar, o que acaba promovendo uma diminuição da *AFE*.

Contudo, a redução do volume do tecido foliar, devido ao encolhimento celular, também é um fator a ser considerado (Sanders e Arndt 2012), mas que neste trabalho não foi possível mensurar. A redução dos espaços intercelulares reduz o volume foliar disponível onde ficam localizadas as moléculas de H₂O que passam do estado líquido para o gasoso. Nesse caso, há redução da condutância mesofílica ao intercâmbio gasoso (Chartzoulakis et al., 2002; Mediavilla et al., 2001; Tezara et al., 2011), podendo ser esse um mecanismo de resistência ao estresse hídrico.

Usualmente observa-se que folhas desenvolvidas durante períodos de estresse hídrico por seca apresentam maior densidade estomática, e estômatos de menor tamanho, contribuindo para um melhor controle da taxa de transpiração (Pearce et al., 2006, GUERFEL, 2009). Aparentemente este não é um mecanismo empregado por *V. divergens*, uma vez que não foram observadas diferenças significativas na densidade estomática, tamanho equatorial e polar dos estômatos (Tabela 8). As folhas em ambos os períodos apresentaram-se hipoestomáticas, com distribuição homogênea de estômatos em toda a sua superfície abaxial, sem a presença de manchas estomáticas.

Folhas hipoestomáticas são características de plantas xeromórficas, permitem grande economia de água por reduzir a taxa transpiratória devido a menor exposição à luz solar direta (Esposito-Polesi, et al., 2011), bem como aproveitam a maior

umidade na superfície abaxial (KUNDU e TIGERSTEDT, 1998). A grande densidade estomática auxilia no controle das taxas transpiratórias a partir da formação de arcos de transpiração mais próximos entre si, retendo assim maior umidade na área estomática (LARCHER, 2003).

Outro mecanismo frequentemente empregado pelas plantas buscando manter as características hidráulicas das folhas e requerimentos para uma condução mais eficiente de água é maior D_v , uma vez que a manutenção da taxa de assimilação líquida máxima está acoplada com a capacidade do sistema vascular da folha de fornecer água para as células fotossintéticas mesofílicas (Brodribb et al., 2005; Sack e Holbrook, 2006; Brodribb et al., 2007), entretanto este não se mostrou como um mecanismos de adaptação da espécie, uma vez que não foram observadas diferenças significativas na D_v de folhas do período inundado e seco (Tabela 6).

A análise das características morfológicas e estruturais, bem como do estado hídrico da planta contribuem para a interpretação da tolerância a seca apresentada pela espécie, uma vez que *V. divergens* não apresentou diferenças significativas em A (Figura 6A), associada a uma redução significativa em g_s (Figura 6B).

O fechamento estomático e a conseqüente diminuição de A é um fenômeno comum relatado para plantas que estão submetidas ao déficit hídrico, (Farquhar e Sharkey, 1982; Flexas et al., 2004) uma vez que, primeiramente por efeito da restrição estomática, há redução no intercâmbio tanto de vapor de água quanto do CO_2 na folha. Particularmente, nas condições em que este trabalho foi realizado, a redução em g_s foi suficiente para manter os valores de A e E no período seco similares aos do período de inundação. Para tanto, verificou-se incremento na diferença de concentração de vapor de água entre a folha e o ar, com ênfase no aumento do DPV atmosférico; assim como na diferença de concentração do CO_2 entre a folha e o ar, com ênfase na redução de C_i ($F_{1,8} = 8,94$ $p=0,017$), refletindo diretamente na menor relação C_i/C_a (Figura 6C).

A $EIUA$ apresentou valores significativamente diferentes entre os períodos analisados (Figura 6D), esta diferença esta diretamente ligada a diminuição significativa de g_s . A manutenção de A associada a menores valores de g_s é característica de plantas tolerantes a menor disponibilidade de água no solo, refletida pela maior $EIUA$ (MA et al., 2004).

No período inundado plantas de *V. divergens* apresentaram maior *EUN* quando comparadas ao período seco (Tabela 8). A *EUN* alta na inundação imprimiu um custo de manutenção da elevada *EUA*. Com a diminuição da disponibilidade de água no período seco, os valores da *EUA* foram mantidos, enquanto os valores de *EUN* diminuíram. Esta relação inversa entre *EUN* e *EUA* foi relatada nos trabalhos Xu e Baldocchi et al., (2003), Diaz-Espejo et al., (2012) estes autores sugerem a existência de uma compensação entre *EUN* e *EUA*, sendo que o aumento de um em detrimento do outro depende de qual recurso é mais limitado.

Estudos sobre a causa fisiológica para variação da *EUN* focam sobre a atividade da Rubisco, uma vez que esta catalisa a etapa limitante da capacidade fotossintética (Farquhar et al., 1980), e é responsável por uma grande fração do N foliar (Evans e Seemann, 1989). Neste caso a *EUN* será menor se uma menor quantidade de N for destinada à Rubisco e/ou a Rubisco tiver uma eficiência menor de fixação de carbono (HIKOSAKA e HORISE, 2000).

5.2. VARIAÇÃO DOS PARÂMETROS FOTOSSINTÉTICOS EM FUNÇÃO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA

Os parâmetros derivados das curvas $Ax C_c$, A_{max} e J_{max} apresentaram diferenças significativas tanto por base de massa quanto por base de área, enquanto que a V_{cmax} apresentou diferença somente por base de massa (Figura 7; Tabela 3). Durante a inundação quando as árvores apresentavam uma disponibilidade hídrica mais favorável, indicada por maiores potenciais de água na antemanhã (Figura 4), os parâmetros fotossintéticos foram maiores.

O resultado de estudos como os de Xu e Baldocchi (2003) tem demonstrado que o parâmetro A_{max} encontra-se altamente correlacionado com V_{cmax} . Diante disto pode-se atribuir parte da redução de A_{max} em *V. divergens* à alteração nos valores de V_{cmax} . A redução de V_{cmax} geralmente é atribuída a uma diminuição da quantidade de Rubisco (Jacob et al., 1995, Nakano et al., 1997), ou ao seu baixo estado de ativação (SAIBO et al., 1989). Considerando que durante a inundação 23,73% da fração do N está sendo destinada à enzima Rubisco contra apenas 8,71% no período seco (Tabela 8), a ideia de que esteja ocorrendo uma redução de V_{cmax} em função de uma diminuição da quantidade de Rubisco é reforçada, devido a uma menor alocação de recurso para esta finalidade.

Entretanto, considerando que o parâmetro A_{max} não reflete a capacidade fotossintética intrínseca da folha (Grassi e Magnani, 2005) correspondendo ao valor máximo de fotossíntese em altas concentrações de CO_2 , e, portanto altos valores de C_i , e que nestas condições a limitação da taxa fotossintética ocorre em virtude da regeneração da RuBP pela taxa de transporte de elétrons (J_{max}) (Sharkey et al.; 2007; Lawlor, 2000) a limitação de A_{max} está mais correlacionada à redução significativa de J_{max} do que V_{cmax} .

A redução significativa em J_{max} observada na seca (Tabela 3) pode ser atribuída a diversos fatores, como a concentração de pigmentos foliares, o investimento de N para proteínas de transporte de elétrons e a eficiência do PSII (Φ_{PSII}) (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2008; ASHARAF e HARRIS, 2013).

O decréscimo acentuado no conteúdo de pigmentos fotossintéticos é comumente observado em plantas submetidas ao estresse hídrico (Din et al., 2011; Asharaf e Harris, 2013), sendo um bom indicador de sinais de estresse oxidativo (BACELAR et al., 2006). Esta diminuição pode ser resultado da degradação da clorofila (Smirnoff, 1993) ou devido à deficiência na síntese de clorofila em conjunto com as alterações na estrutura da membrana do tilacóide (BRITO et al., 2003). Ao que tudo indica a diminuição no conteúdo de clorofila por *V. divergens* na seca (Tabela 7) ocorre mais pronunciadamente em resposta a menor síntese de pigmentos, uma vez que em campo não foi observado o amarelamento das folhas, sinal típico de clorose ocasionada por degradação de clorofila. Corroborando a este fato, a fração de N destinada aos componentes para captura de luz foi significativamente menor durante a seca (Tabela 8).

Entretanto, não pode ser descartada a degradação de clorofila, uma vez que na seca, a razão *chl a/b* apresentou um incremento acentuado, sugerindo que a degradação dos complexos de clorofila *a* e *b* não ocorreram no mesmo ritmo. É de conhecimento geral que, sob tensão de seca a redução da clorofila *b* é maior do que a clorofila *a*, assim, transforma a razão em favor de *chl a* (JALEEL et al., 2009; JAIN et al., 2010). De fato, na inundação observou-se em média 0,82 unidades de *chl a* por unidade de *chl b*, enquanto que na seca os valores passaram para 2,78 unidades de *chl a* por unidade de *chl b*. Segundo Estill et al., (1991), estas diferenças podem ser

devido a uma mudança de ocorrência de sistemas fotossintéticos, no sentido de uma razão mais baixa de PSII para PSI.

Em detrimento a diminuição na concentração de clorofilas, um aumento na concentração de carotenoides era esperado, como tentativa de minimização dos danos ao aparato fotossintético (Corcuera et al. 2005), entretanto este não foi um fenômeno observado. A redução acentuada na concentração de carotenoides vai de encontro a hipótese de que durante o estresse, antioxidantes hidrofílicos e xantofilas seriam moléculas-alvo primárias (WISE e NAYLOR, 1987).

A razão J_{max}/V_{cmax} fornece uma indicação da partição de nitrogênio entre os tilacóides (N associado aos pigmentos da etapa fotoquímica) e proteínas solúveis (N associado às proteínas do Ciclo de Calvin). Para *V. divergens* pode ser observada uma redução significativa na razão J_{max}/V_{cmax} , com menores valores sendo observados na seca (Tabela 3). Neste caso, a redução da razão J_{max}/V_{cmax} ocorreu majoritariamente devido à redução nos valores de J_{max} (da ordem de 47,3%), associada à redução nos teores de clorofila *a* (da ordem de 27,3%) clorofila *b* (da ordem de 84,6%) e carotenóides (da ordem de 50,0%).

Sabe-se que a atividade da Rubisco e a regeneração de RuBP têm diferentes sensibilidades de aclimação à temperatura (Bernacchi et al., 2001; Leuning, 2002) e/ou ao estresse hídrico. A capacidade de regeneração da RuBP é mais sensível que a capacidade de carboxilação em situações de baixo potencial de água na folha, (MEDRANO et al., 2002).

Na literatura há frequente relato de que plantas submetidas a estresse apresentam alterações em seus pontos de compensação de CO₂ (Γ). Contudo, este comportamento não foi observado para *V. divergens* que manteve Γ igual a 4,29 (\pm 0,03) Pa durante a inundação e 4,49 (\pm 0,10) Pa na seca. Este fato se reflete na diferença não significativa de R_d entre os períodos analisados, uma vez que maiores Γ , implicam em taxas respiratórias mais elevadas (SMITH et al., 1976).

Independente da estação os dados de A_xDFFA mostraram-se bem ajustados ao modelo de hipérbole não retangular de resposta à luz (Figura 8). A análise dos parâmetros derivados destas curvas permitiu inferir que somente A_{sat} e o PCL apresentaram diferenças significativas entre as estações (Tabela 4), ocorrendo uma diminuição em A_{sat} na seca e aumento do PCL . Maiores valores de A_{sat} na inundação

sugerem que *V. divergens* apresenta neste momento maior capacidade de absorção de luz e maior taxa de transporte de elétrons, assim como maior atividade da enzima Rubisco, evidenciada por maiores valores de V_{cmax} .

O PCL pode ser afetado de maneira indireta pela capacidade fotossintética uma vez que a redução desta promove redução em R_e e assim afeta o PCL . (BROOKS et al., 1991; LEWIS et al., 2000). Considerando o efeito das variáveis R_e e Φ sobre o PCL de *V. divergens*, pode-se dizer que houve um padrão de resposta incomum daquele que seria esperado. Geralmente A_{sat} reduz devido à redução tanto no *turnover* de proteínas quanto na atividade de transporte ativo, e sendo estes os processos primários que determinam as taxas respiratórias, a consequência imediata é também de redução nos valores de R_e (AZCÓN-BIETO e OSMOND, 1983; LEWIS et al., 2000). Nessa situação Φ permanece o mesmo, ou tende a aumentar e a consequência mais comum para essas alterações é a da redução em PCL (Nemali e Iersel, 2004), como se observa em folhas adaptadas a sombra que apresentam taxas respiratórias baixas e, portanto, uma pequena fotossíntese líquida é suficiente para levar a zero as taxas líquidas de troca de CO_2 . Porém, para a espécie em estudo, verificou-se que R_e e Φ não diferiram significativamente entre os períodos analisados (redução em 9,7% em R_e e de 18,6% em Φ no período seco), mas o valor do PCL no período seco foi significativamente superior ao do inundado (da ordem de 46,9%) (Tabela 4). O aumento do PCL pode ser atribuído ao somatório das diferenças em R_e e Φ , ou seja, a redução em R_e associada a redução de Φ promovem o aumento de PCL .

O aumento no PCL de *V. divergens* na seca indica que um maior fluxo de fótons é requerido para alcançar o equilíbrio entre o O_2 liberado na fotossíntese e o O_2 absorvido pela respiração no escuro. A redução na concentração de clorofilas e nos valores de J_{max} são um indicativo de que a etapa fotoquímica encontrava-se comprometida na seca. Tal comprometimento implica em uma interrupção do fluxo de elétrons do PSII, como consequência, requer-se maior quantidade de fótons para promover a oxidação da água e reduzir o $ADP + P_i$ a ATP (LARCHER, 2003; DELATORRE et al., 2008).

A g_s pode influenciar Φ por meio do seu efeito em C_i (BJÖRKMAN, 1987). Esse era um efeito esperado no presente trabalho, porém não observado, pois mesmo

com a redução significativa em g_s e C_i os valores de Φ mantiveram-se praticamente iguais entre os dois períodos. Em geral, os valores de Φ observados (0,06 e 0,04) estiveram dentro da faixa de Φ relatados por Singsaas et al., (2001) para 40 espécies pesquisadas (0,027-0,082), contudo são bem menores que o máximo teórico (0,125) proposto por Long et al., (1993). Valores de Φ menores do que usualmente observado já haviam sido relatados para *V. divergens* por Dalmagro et al., (no prelo).

Não foram observadas diferenças significativas para os valores de θ nos períodos analisados, sendo que os valores encontrados em ambos os períodos encontram-se abaixo do valor médio de 0,5 relatado por Marshall e Biscoe (1980) como indicativo de uma baixa limitação física (condutância estomática) se comparada à resistência interior de difusão de CO_2 para o cloroplasto (mesófilo e bioquímica). Gomes et al., (2006) observaram valores próximos a 0,5 para plantas de coqueiro, e atribuem este valor a adaptação da espécie a ambientes de luz elevada.

As variáveis da fluorescência da clorofila *a* são dependentes do balanço entre a DFFA e a taxa de transporte de elétrons (KRAUSE e WEIS, 1991). Na Figura 9 observa-se que o aumento na DFFA promove um declínio em Φ_{PSII} e aumento de Φ_{NPQ} , enquanto Φ_{NO} mantêm-se praticamente constante. O decréscimo em Φ_{PSII} indica a menor capacidade de utilização da energia luminosa para redução do $NADP^+$, enquanto o aumento de Φ_{NPQ} evidencia a maior perda de energia na forma de calor, uma vez que a mesma não foi utilizada para redução do $NADP^+$. Os valores de Φ_{NPQ} respondem ao aumento do gradiente de prótons entre o lúmen e o estroma (MAXWELL e JOHNSON, 2000).

Reduções significativas em A_{max} , J_{max} , do conteúdo total de clorofila, bem como o aumento no *PCL* são fortes indícios de que durante o período de seca folhas de *V. divergens* tem sua etapa fotoquímica afetada. O parâmetro de fluorescência obtidos no escuro (F_0), assim como os obtidos no claro em DFFA de saturação (ETR, Φ_{PSII} e Φ_{NPQ}) confirmam essa hipótese, uma vez que foram fortemente influenciados pelos regimes hídricos (Tabela 5).

Os valores de F_0 apresentaram incremento da ordem de 21% na seca, sendo os mesmos significativamente diferentes dos observados na inundação (Tabela 5). Este aumento indica danos ao centro de reação do PSII, ou a diminuição na capacidade de transferência da energia de excitação da antena para o centro de

reação, uma vez que F_0 representa a fluorescência quando Q_A (quinona receptora primária de elétrons do PSII) esta totalmente oxidada e o centro de reação do PSII esta aberto (BAKER e ROSENQVST, 2004).

Em plantas crescendo em condições naturais F_v/F_m geralmente é reduzido pelo déficit hídrico (TEZARA 2002; LAWLOR e CORNIC, 2002). Essa redução sugere que as condições microclimáticas do campo têm marcado efeito sobre a atividade do PSII provavelmente pelas condições de estresse hídrico estarem acompanhadas por altos valores de irradiância (TEZARA, 2010). De fato para *V. divergens* pode ser observada uma pequena redução nos valores de F_v/F_m na seca, contudo estes não foram significativamente diferentes em função de aumento significativo nos valores de F_0 e F_m (Tabela 5). Segundo Maxwell e Johnson (2000), valores de F_v/F_m próximos a 0,8 indicam uma máxima eficiência no uso de energia no processo fotoquímico enquanto valores abaixo de 0,75 indicam uma situação de estresse na qual há uma redução do potencial fotossintético da planta (MAXWELL & JOHNSON, 2000).

Embora tenha sido observada somente a tendência de redução na eficiência máxima do PSII, representada por F_v/F_m , verificou-se redução significativa na eficiência real do fotossistema II (Φ_{PSII}) (Tabela 5), indicando que menor proporção da energia absorvida foi utilizada na via fotoquímica em função da redução no funcionamento deste fotossistema.

Diminuições na Φ_{PSII} , podem ser atribuídas a danos ocasionados pelo estresse hídrico ao centro reativo de oxigênio (CEO) que se encontra diretamente acoplado ao PSII (Zhang et al., 2011), promovendo a geração de espécies reativas de oxigênio (ROS), responsáveis pela fotoinibição e dano oxidativo (GILL e TUTEJA, 2010; ANJUN et al., 2011). A diminuição da Φ_{PSII} pode ainda ser atribuída à degradação das proteínas D1 constituintes do centro de reação do PSII (ZLATEVE et al., 2004). Os valores de Φ_{PSII} observados para ambos os períodos estão abaixo aos observados para plantas de café (0,36-0,42) em condições ideais de cultivo.

Mesmo com a diminuição da Φ_{PSII} na seca, somente uma pequena redução foi observada em q_L , (parâmetro indicativo do estado redox da Q_A), não sendo esta significativamente diferente (Tabela 5) entre os dois períodos.

Uma vez que A_{max} foi suprimida sob condições de seca, a energia fotoquímica deixou de ser dissipada através da assimilação de CO_2 , evidenciado pelos menores valores de Φ_{PSII} e Φ_{NO} , passando a ser dissipada na forma de calor, caracterizada pelo aumento significativo de Φ_{NPQ} (Tabela 5). O aumento de Φ_{NPQ} indica que a cadeia de transporte de elétrons encontra-se reduzida em comparação com o estado normal (Cornic e Briantais, 1991), além de evidenciar que o pH do lúmen do tilacóide é muito ácido e que o transporte de H^+ através da ATP sintase está limitando a síntese de ATP (LAWLOR e TEZARA, 2009).

De fato, como evidenciado pelos maiores valores de Φ_{NPQ} , houve diminuição significativa na ETR na seca (Tabela 5) indicando que o fornecimento de energia da etapa fotoquímica da fotossíntese limita a regeneração da RuBP.

Apesar da menor ETR e da diminuição Φ_{PSII} o fenômeno de fotoinibição, característico de plantas sobre estresse, não foi evidenciado no presente trabalho, uma vez que os valores de F_v/F_m foram superiores a 0,75 (Tabela 5) e não foi observada diferença significativa na Φ (Tabela 4).

5.3. PARTIÇÃO DO N SEGUNDO A DISPONIBILIDADE HÍDRICA

Durante o período de déficit hídrico, as plantas de *V. divergens* apresentaram valores significativamente maiores de N_m e N_a (Tabela 8). Segundo Wright et al., (2001) e Westoby et al., (2002), o aumento da concentração do N com a diminuição da precipitação é um fenômeno bastante comum.

A maior concentração de N na seca não determinou maior EUN nesse período. Tem sido frequentemente sugerido que a menor EUN observada em plantas lenhosas reflete baixos investimentos de N no aparato fotossintético (Wullschleger 1993; Reich et al., 1995) possivelmente como consequência da longa expectativa de vida da folha e um maior investimento em compostos de nitrogênio necessários para a longevidade e defesa (AERTS, 1990; HIKOSAKA et al., 1998).

De fato, as frações de N destinados a enzima Rubisco (P_r), a proteínas de transporte de elétrons (P_b), bem como os componentes de captura de luz (P_l) apresentaram reduções significativas na seca (Tabela 8) indicando um menor investimento de N no aparato fotossintético em detrimento de um grande investimento em estrutura (P_s).

Considerando que a espécie tem hábito sempre verde, que a emissão e expansão de folhas ocorrem de maneira mais pronunciada na seca, o maior investimento em P_s neste período pode contribuir para a redução do período de expansão foliar tornando as folhas menos suscetíveis aos herbívoros durante sua fase mais vulnerável (PRICE, 1991; BRENNES-ARGUEDAS et al., 2006).

6 CONCLUSÃO

A *V. divergens* apresentou variações anatômicas, morfológicas e fisiológicas em função dos diferentes períodos do ano (seco e inundado).

O período seco apresentou maior efeito estressante sobre a espécie, em relação ao período inundado. Neste período houve redução na condutância estomática, porém ainda assim a espécie mantém inalterados os valores da taxa fotossintética líquida potencial e da taxa transpiratória, em relação ao período inundado.

No período seco são verificados efeitos limitantes na etapa fotoquímica da fotossíntese, como a redução da síntese de clorofilas *a* e *b* e de carotenoides, redução das proteínas de transporte de elétrons com o comprometimento do rendimento quântico do fotossistema II e do fluxo de elétrons entre os fotossistemas. Por outro lado, a etapa bioquímica também é comprometida, visto que há redução no teor e na atividade da Rubisco.

Para a manutenção do intercâmbio gasoso nas condições limitantes observadas no período seco, a espécie apresenta aumento do módulo volumétrico de elasticidade da parede celular.

A manutenção de valores positivos da taxa fotossintética líquida potencial, apesar da limitação bioquímica e fotoquímica observada, e a manutenção do potencial hídrico indicam que a espécie apresenta plasticidade, apresentando-se bem adaptada ao período de déficit hídrico e portanto a diminuição dos parâmetros fisiológicos de indivíduos jovens não são determinantes para retração da espécie.

7 SUGESTÃO DE TRABALHOS FUTUROS

Diante dos resultados encontrados no presente trabalho sugere-se que novos trabalhos buscando investigar o efeito do déficit hídrico, ocasionado por inundação ou seca sobre plântulas sejam realizados, com intuito de avaliar se este filtro biológico quando atuando em diferentes estágios de desenvolvimento da plantula apresenta-se severo o suficiente para determinar a retração das populações de *V. divergens*.

Trabalhos que busquem compreender o efeito dos filtros ambientais de inundação e seca em diferentes fases fenológicas da planta também são de suma importância, assim uma compreensão das alterações que são provenientes de mudanças na hidrologia podem ser separada de alterações ocasionadas em diferentes fases fenológicas.

Sugere-se que investigações em campo sejam realizadas buscando-se avaliar os efeitos da diminuição do potencial oxirredutor do solo na atividade metabólica da planta, uma vez que poucas são as informações sobre estas relações em áreas úmidas, sendo as mesmas inexistentes para plantas do Pantanal.

Tanto para trabalhos em casa de vegetação (plântulas) quanto em campo são necessárias investigações sobre a respiração de raiz, buscando compreender possíveis alterações na rota metabólica em função da diferente disponibilidade hídrica.

REFERÊNCIAS

ADAM, N.R.; WALL, G.W.; KIMBALL, B.A.; PINTER, JR. P.J.; LAMORTE, R.L.; HUNSAKER, D.J.; ADAMSEN, F.J.; THOMPSON, T.; MATTHIAS, A.D.; LEAVITT, S.W.; WEBER, N.A.; Acclimation response of spring wheat in a free-air CO₂ enrichment (FACE) atmosphere with variable soil nitrogen regimes. 1. Leaf position and phenology determine acclimation response. **Photosynthetic Research**. v.66, p.65-77, 2000.

AERTS, R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. **Oecologia** v.78, p.115–120, 1990.

AL-CHOKHACHY, R.; RAY, A.M.; ROPER, B.B.; ARCHER, E. Exotic Plant Colonization and Occupancy Within Riparian Areas of the Interior Columbia River and Upper Missouri River Basins, USA. **Wetlands**. v. 33, p.409–420, 2013.

ALHO, C. J. R. Biodiversity of the Pantanal: response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. **Brazilian Journal of Biology**. v. 68, n. 4, p. 957-966, 2008.

ALHO, C.J.R.; SABINO, J. Seasonal Pantanal flood pulse: implications for biodiversity conservation – A review. **Oecologia Australis**. v.14, n.4, p. 958-978, 2012.

ANJUN, S.A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, F.; MAN, C.; LEIL, W.; Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. – **African Journal of Agricultural Research** v.6, p.2026-2032, 2011.

ARAUS, J. L.; SLAFER, G. A.; REYNOLDS, M. P.; AND ROYO, C; Plant breeding and water relations in C₃ cereals: what should we breed for? **Annals of Botany**. v.89, p. 925–940, 2002.

ARIEIRA, J.; NUNES DA CUNHA, C.; Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) no Pantanal Norte, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.20, p.568-580, 2006

ASHARAF,M.; HARRIS,P.J.C.; Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**. v.51, 163-190, 2013.

AZCÓN-BIETO, J.; OSMOND, B. Relationship between photosynthesis and respiration. **Plant Physiology**. v.71, p.574-581, 1983

BACELAR, E.A.; SANTOS, D.L.; MOUTINHO-PEREIRA, J.M.; GONÇALVES, B.C.; FERREIRA, H.F.; CORREIA, C. M.; Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. **Plant Science** v.170, p. 596–605, 2006.

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.1607-1621, 2004.

BARELLA, W.; PETRERE JR., M.; SMITH, W. S.; MONTAG, L. F. A. As relações entre as matas ciliares, os rios e os peixes. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO FILHO, H. F.(ed) **Matas ciliares: Conservação e Recuperação**. São Paulo: Edusp, 2001. p.187-207.

BERNACCHI, C.J.; SINGSAAS, E.L.; PIMENTEL, C.; PORTIS, A.R.; LONG, S.P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ*. v.24, p.253–259, 2001.

BERNACCHI C.J.; BAGLEY, J.E.; SERBIN, S.P.; RUIZ-VERA, U.M.; ROSENTHAL, D.M.; VANLOOCKE, A.; Modelling C₃ photosynthesis from the chloroplast to the ecosystem. **Plant, Cell and Environment**. v. 36, 1641-1657, 2013.

BJÖRKMAN, O.; DEMMING, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v.170, p.61-66, 1987.

BOEGER, M.R.T.; BIU, C.; GOLDENBERG, R. Arquitetura foliar comparativa de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná, Brasil. **Acta botanica brasileira**. v.23, p.657-665, 2009.

BRENNES-ARGUEDAS, T.; HORTON, M. W.; COLEY, P. D.; LOKVAM, J.; WADDELL, R.A.; MEIZOSA-O'MEARA, B.E.; CURSAR, T.A. Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical tree species with different leaf expansion strategies. **Oecologia**, v.149, p.91-100, 2006.

BRITO, G.; COSTA, A.; FONSECA, H.M.A.C; SANTOS, C.V.V.; Response of *Olea europaea* ssp. maderensis *in vitro* shoots exposed to osmotic stress, *Sci. Hort.* v.97, p. 411–417, 2003.

BRODRIBB, T.J.; HOLBROOK, N.M. Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. **Plant Physiology** v.137, p.1139–1146, 2005.

BRODRIBB, T.J.; FEILD, T.S.; JORDAN, G.J.; Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. **Plant Physiology**. v.144, p. 1890–1898, 2007.

BROOKS, J.R.; HINCKLEY, T.M.; FORD, E.D.; SPRUGEL, D.G. Foliage dark respiration in *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes: variation within the canopy. **Tree Physiology**. v.9, p.325–338, 1991.

BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAMPANELLO, P.; SCHOLZ, F.G.; Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees** v.19, p.296–304, 2005.

CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; KOFIDIS, G.; BOSABALIDIS, A.; NASTOU, A.; Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. **Scientia Horticulturae** v.95 p.39–50, 2002.

CHAVES, M.M; MAROCO, J.P; PEREIRA, J.S; Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology** v.30, p.239–264, 2003.

CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**. v.103, p.551–560, 2009.

CONNELL, J.H.; LOWMAN, M.D. Low-density tropical rain forests: some possible mechanism for their existence. **The American Naturalist**. v.134, p.88-119, 1989.

CORCUERA, L.; MORALES, F.; ABADÍA, A; GIL-PELEGRÍN, E. Seasonal changes in photosynthesis and photoprotection in a *Quercus ilex* subsp. *ballota* woodland located in its upper altitudinal extreme in the Iberian Peninsula. **Tree Physiology** v.25, p.599-608, 2005.

CORNIC, G.; BRIANTAIS, J.M.; Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress. **Planta**. v.183, p.178-184, 1991.

COSGROVE, D.J. In defense of the cell volumetric elastic modulus. **Plant Cell Environment**, v.11, p.67-69, 1988.

COSTA, E.S; BRESSAN-SMITH, R.; OLIVEIRA, J.G.; CAMPOSTRINI, E. Chlorophyll *a* fluorescence analysis in response to excitation irradiance in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Vigna unguiculata* L. Walp) submitted to high temperature stress. **Photosynthetica**, v.41, p.77-82, 2003.

COUTO, E.G.; NOVAES-FILHO, J.P.; CHIG, L.A.; MILESI, J.; **Descrição e classificação de perfis do solo em experimento na RPPN SESC Pantanal, Barão de Melgaço, MT.** 2008, 13p

DALMAGRO, H.J.; LOBO, F.A.; VOURLITIS, G.; DALMOLIN, A.C.; ANTUNES JUNIOR, M.Z.A.; ORTÍZ, C.E.R.; NOGUEIRA, J.S. Photosynthetic parameters of two invasive tree species of the Brazilian Pantanal in response to seasonal flooding. **Photosynthetica**, v. 51, n.2, p: 281-294, 2013.

DALMOLIN, A.C.; DALMAGRO, H.J.; LOBO, F.A.; ANTUNES JUNIOR, M.Z.A.; ORTÍZ, C.E.R.; VOURLITIS, G. Effects of flooding and shading on growth and gas Exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v.24, n.2. p.75-84, 2012.

DALMOLIN, A.C.; DALMAGRO, H.J.; LOBO, F.A.; ANTUNES JUNIOR, M.Z.A.; ORTÍZ, C.E.R.; VOURLITIS, G. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. **Photosynthetica** v.51 n.3, p.379-386, 2013.

DAMASCENO JUNIOR, G. A.; SEMIR, J. SANTOS, F. A. M; LEITÃO-FILHO, H. F. Structure, distribution of species and inundation in riparian Forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. **Flora**, v.200, p.119-135, 2005.

DAMAYANTHI, M. M. N.; MOHOTTI, A. J.; NISSANKA, S. P. Comparison of tolerant ability of mature field grown tea (*Camellia sinensis* L.) cultivars exposed to drought stress in Passara area. **Trop Agricultural Research**, v.22, p.66–75, 2010.

DELATORRE, J.; PINTO, M.; CARDEMIL, L.; Effects of water stress and high temperature on photosynthetic rates of two species of *Prosopis*. *Journal of Photochemistry and Photobiology* v.92, p.67-76, 2008.

DÍAZ-ESPEJO, A.; WALCROFT, A. S.; FERNÁNDEZ, J. E.; HAFIDI, B. PALOMO, M. J.; GIRÓN, I. F. Modeling photosynthesis in olive leaves under drought conditions. **Tree Physiology** v.26, p1445–1456, 2006.

DIN, J.; KHAN, S. U.; ALI, I.; GURMANI, A. R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. – **Journal Animal Plant Science**. v.21. p. 78-82, 2011.

DURÃES, F. O. M. 2003. Fotossíntese e fluorescência da clorofila: Parâmetros indicadores de tolerância a estresses.

Disponível em: www.cnpms.embrapa.br/nucleos/nea/pesquisa/gest002.html.

Acesso em: em 06/03/13.

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. 2ª ed. 2009.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives**, 2ª edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 313-370, 2005.

ESPOSITO-POLESI, N. P.; RODRIGUEZ, R. R.; ALMEIDA, M.; Anatomia ecológica da folha de *Eugenia glazioviana* Kiarsk (MYRTACEAE). **Revista Árvore**, v.35, n.2, p.255-263, 2011.

ESTILL, K.; DELANEY, R.H.; SMITH, W.K.; DITTERLINE, R.L.; Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. **Crop Science**. v.31, p.1229–1233,1991.

EVANS, J.R.; SEEMANN, J.R.; **The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences and control**. In: Crigs WR (ed) Photosynthesis. Liss, New York, pp 183–205,1989.

EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**. v.24, p.755–767, 2001.

FARQUHAR G.D.; WONG, S.C. An empirical model of stomatal conductance. **Australian Journal Plant Physiology** v.11, p.191-210, 1984.

FARQUHAR,G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A.; A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta** v.149: 78-90, 1980.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D.; Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**. v.33, p.317-345, 1982.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**. v.89, p.183-189, 2002.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC.; SHARKEY, T.D.; Diffusive and metabolic limitations the photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. **Plant Biology**, v.6, p.269-279, 2004.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; DIAZ-ESPEJO, A.; GALMÉS, J.; MEDRANO, H. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. **Plant Cell Environment**. v.31, p.602-621, 2008.

FRANCO, A.C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L.S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; KOZOVITS, A.R.; RUNDEL, P.; CORADIN, V.T.R.; Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** v.19, p.326–335, 2005.

GASPAR, M. Aquaporinas: de canais de água a transportadores multifuncionais em plantas. *Revista Brasileira de Botânica*, v.34, p.481-491, 2011.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R., The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica and Biophysica Acta (BBA) – General Subjects** v. 990, p.87–92, 1989.

GILL, S.S.; TUTEJA, N.; Reactive oxygen species and antioxidante machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry** v.48, p. 909-930, 2010.

GOMES, F.P.; OLIVA, M.A.; MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; LEITE, H.G.; Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. ‘*nana*’, Arecaceae): Comparison of three models. **Scientia Horticulturae**, v.109, p.101-105, 2006.

GOMES, F.P.; PRADO, C.H.B.A. Coconut palm: Ecophysiology under water deficit conditions. *In: DaMatta (eds) Ecophysiology of Tropical Tree Crops*. Nova Science Publishers. 2009

GRASSI, G.; MAGNANI, F.; Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. **Plant, Cell and Environment**. v. 28, p.834–849, 2005.

GUERFEL, M.; BACCOURI, O.; BOUJNAH, D.; CHAIBI, W.; ZARROUK, M.; Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. **Scientia Horticulturae** v.119, p. 257–263, 2009.

HARLEY, P.C.; THOMAS, R.B.; REYNOLDS, J.F.; STRAIN, B.R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. **Plant, Cell and Environment**. v.15, p.271-282, 1992.

HARPAZ-SAAD, S.; AZOULAY, T.; ARAZI, T.; Yaakov-Bem, E.; Mett, A.; SHIBOLETH, Y.M.; HORTENSTEINER, S.; GISONI, D.; GAL-ON, A.; GOLDSCHMIDT, E.E.; Chlorophyllase is a rate-limiting enzyme in chlorophyll catabolism and is posttranslationally regulated. **Plant Cell**. v.19, p. 1007-1022, 2007.

HENLEY, W.J., Measurement and interpretation of photosynthesis light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. **Journal of Phycology**. v.29, 729–739, 1993.

HERBIG, A.; KULL, U.; Leaves and ramification. **Mitteilungen SFB** v.7, p. 109-117. 1991

HERRERA, A.; ESCALA, M.; RENGIFO, E. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. **Brazilian Journal Plant Physiology** v.21, p. 301-308, 2009.

HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I.; A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell and Environment** v.18, 605-618, 1995.

HIKOSAKA,K.; HANBA,Y.T.; HIROSE, T.; TERASHIMA, I. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. **Functional Ecology**. v.12, p.896–905, 1998.

HIKOSAKA, K.; HIROSE, T.; photosynthetic nitrogen-use efficiency in species coexisting in a warm-temperate evergreen forest. **Tree Physiology**. v.20, p.1249–1254, 2000.

JACOB, J.; GREITNER, C.; DRAKE, B.G. Acclimation of photosynthesis in relation to Rubisco and non-structural carbohydrate contents and in situ carboxylase activity in *Scirpus olneyi* at elevated CO₂ in the field. **Plant Cell and Environmental**. v.18, p.875–884, 1995.

JAIN,D.; CHATTOPADHYAY, D.; Analysis of gene expression in response to water deficit of chickpea (*Cicer arietinum* L.) varieties differing in drought tolerance. **Plant Biology**. v.10, p.1-14, 2010.

JALEEL, C.A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M; AL-JABURI, H.J.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R.; Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. **International Journal of Agriculture & Biology**. v. 11, p. 100- 105, 2009.

JOSE,S.; KOHLI, R. K.; SINGH, H. P.; BATISH, D. R.; PIETERSON, E. C.; Invasive plants: a threat to the integrity and sustainability of forest ecosystems. *In*: Kohli, R.K.; Jose, S.; Singh, H.P.; Batish, D.R. **Invasive plants and forest ecosystems**. CRC Press. NewYork, 2009. p.3-10.

JUNK,W.J., NUNES DA CUNHA,C.; Pantanal: a large South American wetland at a crossroads. **Ecological Engineering** v.24, p.391-401, 2005.

JUNK, W.J.; NUNES DA CUNHA.; WATZEN, K.M.; PETTERMANN, P.; TRUSSMANN, C.; MARQUES, M.I.; ADIS, J. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of mato Grosso, Brazil. **Aquatic Science**. v.8, p.278-309, 2006.

JUNK, W.J.; Current state of knowledge regarding South America wetlands and their future under global climate change. **Aquatic Science**. v.75, p. 113-131, 2013.

KANNAN,N.D.; KULANDAIVELU,G. Drought induced changes in physiological, biochemical and phytochemical properties of *Withania somnifera* Dun. – **Journal of Medicinal Plants Research**. v.5, p.3929-3935,2011.

KIRKHAM,M.B. **Principles of soil and plant water relations**. Elsevier, The Netherlands. 485p. 2005.

KOZLOWSKI, T.T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**. v.1.p.1-29, 1997

KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G.; Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stress. **The Botanical Review** v.68, p.270-334, 2002.

KRAMER, P.J.; BOYER, J.S.; **Water relations of plants and soil**, Academic Press, San Diego. pp.42-83,1995.

KRAMER, D.M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G.E. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. **Photosynthesis Research** v.79, p. 209–218, 2004.

KRAUS, J. E.; SOUSA, H. C.; REZENDE, M. H.; CASTRO, N. M.; VECHI, C.; LUQUE, R. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. **Biotechnic & Histochemistry**, Baltimore, v.73, p. 235-243, 1998.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v.42, p. 313-49, 1991.

KUNDU, S. K.; TIGERSTEDT, P. M. A. Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole plant phytomass production among ten provenances of neem (*Azadirachta indica*). **Tree Physiology**, n.19, p.47-52, 1998.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S. & PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. Springer-Verlag, New York. 2008.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 4.ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003. 513p.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, v.89, p.871-885, 2002.

LAWLOR DW, CORNIC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* v.25, p.275–294, 2002.

LAWLOR, D.W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of process. **Annals of Botany**. v. 103, p. 561-579, 2009.

LEUNING, R. Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. **Plant Cell Environment**. v.25, p.1205–1210, 2002.

LEWIS, J. D.; MCKANE,R.B; TINGEY, D. T.; BEEDLOW, P. A.; Vertical gradients in photosynthetic light response within na old-growth Douglas-fir and western hemlock canopy. **Tree Physiology** v.20, p.447–456, 2000.

LOBO, F. de A.; BARROS, M.P.; DALMAGRO, H.J.; DALMOLIN, A.C.; PEREIRA, W.E.; SOUZA, E.C.; VOURLITIS, G.L.; RODRIGUEZ ORTIZ, C.E.; Fitting Net Photosynthesis Light Response Curves with Microsoft 1 Excel – A Critical Look at the Models. **Photosynthetica**, v. 51, 445-456, 2013.

LONG, S.P.; POSTL, W.F.; BOLHÁR NORDENKAMPF, H.R. Quantum yields for uptake of carbon dioxide in C₃ vascular plants of contrasting habitats and taxonomic groupings. **Planta**, v.189, p.226-234, 1993.

LORENZI, H. **Ávores Brasileiras. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, São Paulo, Brazil.** 2002. 384p.

MA, C.C., GAO, Y.B.; GUO, H.Y.; WANG, J.L.; Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii*. **Photosynthetica** v.42, p. 65-70, 2004.

MANTER, D.K.; KERRIGAN, J.: A/C_i curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. **Journal of Experimental Botany**. v.55, p.2581-2588, 2004.

MARSHALLI, B.; BISCOE, P.V. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. **Journal of Experimental Botany**. v.31, p. 29–39, 1980.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.659-668, 2000.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; HEILMEIER, H.; Internal leaf anatomy and photosynthetic resource use efficiency: interespecific and intraespecific comparisons. **Tree Physiology**. v.21, p. 251-259, 2001.

MEDRANO, H.; ESCALONA, J.M.; BOTA, J.; GULIAS, J.; FLEXAS. J.; Regulation of photosynthesis of C-3 plants in response to progressive drought:

Stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**. v.89, p.895–905, 2002.

MEINZER, F.C. Functional convergence in plant responses to the environment. **Oecologia** v.134, p.1–11, 2003.

MELCHER, K., NG, L.M., ZHOU, X.E.; SOON, F.F.; XU, Y.; , Y.; SUINO-POWELL, K.M.; PARK, S.; WEINWE, J.J.; FUJII, H.; CHINNUSAMY, V.; KOVACH, A.; LI, J.; WANG, Y.; LI, J.; PETERSON, F.C.; JENSEN, D.R.; YOUNG, E. VOLKMAN, B.F.; CUTLER, S.R.; ZHU, J.; XU, H.E. A gate-latch-lock mechanism for hormone signalling by abscisic acid receptors. – **Nature** v.462, p.602-608, 2009.

MELKONIAN, J.J.; WOLFE, J.; STEPONKUS, P. Determination of the volumetric modulus of elasticity of wheat leaves by pressure-volume relations and the effect of drought conditioning. **Crop Science**, v.22, p.116-123, 1982.

MIRANDA, L.D'A. P.; VITÓRIA, A.P.; FUNCHA, L.S.; Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina; Bahia; Brazil. **Environmental and Experimental Botany**. v.70, 143–150, 2011.

NAKANO, H.; MAKINO, A.; MAE, T. The effect of elevated partial pressure of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in the rice leaves. **Plant Physiology**, v. 115, p. 191-198, 1997.

NEMALI, K.S.; IERSEL, M.W.; Acclimation of Wax Begonia to light intensity: Changes in photosynthesis, Respiration and Chlorophyll concentration. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. v.129, p.745-751, 2004.

NIINEMETS, O.; TENHUNEN, J. D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. **Plant, Cell and Environment**. v.20,p.845-866, 1997.

NIINEMETS, U.; DI´AZ-ESPEJO, A.; FLEXAS, J.; GALME´S. J.; WARREN, C.R. Importance of mesophyll diffusion conductance in estimation of plant photosynthesis in the field. **Journal of Experimental Botany** v.60, p.2271–2282, 2009.

NUNES DA CUNHA, C., JUNK, W.J. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. – **Applied Vegetation Science**. v.7, p.103-110, 2004.

OUKARROUMA, A.; EL MADIDIB, S.; SCHANSKERA, G.; STRASSERA, R.J.; Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**. v. 60, p. 438–446, 2007.

PAHLICH, E. Larcher’s definition of plant stress: a valuable principle for metabolic adaptability research. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** v.05, p: 209-216, 1993.

PALLARDY, S.G. **Physiology of Woody Plants**. 3^a ed. Elsevier. 1997. 440p.

PAROLIN, P.; WALDHOFF,D.; PIEDADE, M.T.F.; Gas Exchange and Photosynthesis. *In*: Junk, W.J et. Al (eds) Amazonian floodplain forests ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Ecological Studies. Springer, New York, 2010. p.203-222.

PEARCE D.W.; MILLARD S.; BRAY D.F.; ROOD S.B. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. **Tree Physiology** v.26, p. 211-218, 2006.

PEZESHKI, S.R.; Wetland plant responses to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**. v.46 p.299–312, 2001.

PIMENTEL, C.; BERNACCHI, C.; LONG, S. Limitations to photosynthesis at different temperatures in leaves of Citrus lemon. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.19, p. 141-147, 2007.

PORRA, R.J.; THOMPSON, W.A.; KRIEDEMANN, P.E.; Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: Verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim Biophys Acta* v.975, p.384-394, 1989.

POTT, A.; OLIVEIRA, A.K.M.; DAMASCENO-JUNIOR, G.A. & SILVA, J.S.V. Plant diversity of the Pantanal wetland. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, p. 265-273, 2011.

PRICE, P.W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W.; BENSON, W. W. **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. Jonh Winley and Sons, Inc. p.209-225, 1991.

RABINOWITCH, E.I. **Photosynthesis and Related Processes**. Vol. 2. Interscience, New York, pp.1208, 1951.

RAHANAMA, A.; POUSTINI, K.; MUNNS, R.; JAMES, R.A. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. **Functional Plant Biology** v.37.p.255–263, 2010.

RALPH, P.J.; GADEMANN, R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. **Aquatic Botany** v.82, p. 222–237, 2005.

RANNEY, T.G.; BASSUK, N.L.; WHITLOW, T.H. Osmotic changes in water potential components, abscisic acid levels and stomatal conductances under irrigated and non-irrigated conditions. cherry (*Prunus*) trees. **Journal of the American Society for Horticulture Science**, v.116, p.684-688, 1991.

RAPPORT, D.L., REGIER, H.A., HUTCHINSON, T.C. Ecosystem behavior under stress. **American Naturalist**. v.125, p. 617–640,1985.

RASHIDI, F.; JALILI, A.;KAFAKI, S.B.; SAGHEB-TALEBI, K.; HODGSON, J.; Anatomical responses of leaves of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) to urban pollutant gases and climatic factors. **Trees** v.26, p.363–375, 2012.

REBELLATO, L.; NUNES DA CUNHA, C. Efeito do “fluxo sazonal mínimo de inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. **Acta botânica brasílica** v.19, p. 789-799. 2005.

REICH, P.B.; KLOEPPPEL, B.D.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous trees species. **Oecologia**,v.104, p. 24-30, 1995.

RICHARDSON, D. M.; PYSEK, P.; REJMANEK, M.; BARBOUR,M. G.; PANETTA, F. D.; WEST, C. J.; Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity Distributions** v.6, p.93–107, 2000.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA,J.; REICH,P.B.; ROSENQVIST,E.; PARDOS,J.A.; CANO, F.J.; ARANDA, I. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**. v.28, p.761–771, 2008.

RYAN,S.E.; GRANT,G.E.; Downstream effects of timber harvesting on channel morphology in Elk River basin, Oregon. **Journal of Environmental Quality** v.20, p.60–72, 1991.

SACK, L.; HOLBROOK, N.M. Leaf hydraulics. **The Annual Review of Plant Biology** v.57, p.361–381, 2006.

SAIBO, N.J.M., LOURENÇO, T., OLIVEIRA, M.M.: Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. – **Annals of Botany**. v.103, p. 609-623, 2009.

SANCHES, L.; VOURLITIS, G.L.; ALVES, M.C.; PINTO, JR. OB.; NOGUEIRA, J S. Seasonal patterns of evapotranspiration for a *Vochysia divergens* forest in the Brazilian Pantanal. **Wetlands** v.31, p.1215-1225, 2011.

SANDERS, G.J.; ARNDT, S.K.; Osmotic adjustment under drought conditions. *In* **Plant Responses to Drought Stress**. R. Aroca (ed.) Berlin Heidelberg. p. 199-229. 2012.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTRECT, E.D.; HEMMINGSEN, E.A.; Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured um plants. **Science**, p. 339-148, 1965.

SCHULTE, P.J.; HINCKLEY, T.M. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. **Journal of Experimental Botany**, v.36, 171, p.1590-1620, 1985.

SHARKEY T.D. O₂-insensitive photosynthesis in C₃ plants. Its occurrence and a possible explanation. **Plant Physiology**. v.78, p.71-75, 1985.

SHARKEY, T.D., BERNACCHI, C.J., FARQUHAR, G.D., SINGSAAS, E.L.: Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. **Plant Cell Environment**. v.30, n. 1035-1040, 2007.

SILVA, M.M.P.; VASQUEZ, H.M.; BRESSAN-SMITH, R.; da SILVA, J.F.C.; ERBESDOBLER, E.D.; ANDRADE-JUNIOR, P.S.C. Eficiência fotoquímica de gramíneas forrageiras tropicais submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 35, n.1, p.67-74, 2006.

SILVA, P.E.M.; SANTIAGO, E.F.; SILVA, E.M.; SUAREZ, Y, R.; DALOSO, D.M.; Fluorescência da clorofila-a e variação da simetria como ferramentas de investigação de plantas sob estresse. **Idesia** v.29, p. 45-52, 2011.

SINGSAAS, E.L.; ORT, D.R.; DELUCIA, E.H. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. **Oecologia** v.128, p.15–23, 2001.

SMIRNOFF, N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation, **New Phytologist**. v.125, p. 27–58, 1993.

SMITH, E.W.; TOLBERT, N.E.; KU, H.S. Variables Affecting the CO₂ Compensation Point. **Plant Physiology**, v.58, p.143-146, 1976.

SOBRADO, M A.; Leaf tissue water relations and hydraulic properties of sclerophyllous vegetation on white sands of the upper Rio Negro in the Amazon region. **Journal of Tropical Ecology** v.25p. 271–280, 2009.

SPERRY, J.S.; HACKE, U.G.; OREN, R.; COMSTOCK, J.P.; Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. **Plant Cell Environment** v.25, p.251–263, 2002.

SU, Y.; ZHU, G.; MIAO, Z.; FENG, Q.; CHANG, Z. Estimation of parameters of a biochemically based model of photosynthesis using a genetic algorithm. **Plant, Cell**

Environment. v.32, p.1710-1723, 2009.

TEZARA, W.; MITCHELL, V.; DRISCOLL, S.P.; LAWLOR, D.V. Effects of water déficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of the photosynthesis in sunflower. **Journal of Experimental Botany.** v.53, p.1781-1791, 2002.

TEZARA, W.; URICH, R.; CORONEL, I.; MARÍN, O.; HERRERA, A. Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela. **Ecosistemas.** v.19, p. 67-78, 2010.

TEZARA, W.; COLOMBO, R.; CORONEL, I.; MARIN, O.; Water relations and photosynthetic capacity of two species of *Calotropis* in a tropical semi-arid ecosystem. **Annals of Botany** v.107, p. 397–405, 2011.

TURNER, N.C.; Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil**, v.58, p.339-366, 1981.

TYREE, M.T.; HAMMEL, H.T.; The Measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. **Journal of Experimental Botany**, v. 23, p. 267-82,1972.

UHL, D.; MOSBRUGGER, V.; Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.149, p.15–26, 1999.

VENEKLAAS, E.J.; SANTOS, M.P.R.M.S; den OUDEN, F.; Determinants of growth rate in *Ficus benjamina* L. compared to related faster-growing woody and herbaceous species. **Scientia Horticulturae.** v.93, p.75–84, 2002.

von CAEMMERER S. **Biochemical Models of Leaf Photosynthesis**. CSIRO Publications, Collingwood, Australia, 2000.

VOURLITIS, G.L., LOBO, F.A., BIUDES, M.S. ORTÍZ, C.E.R.; NOGUEIRA, J.de. S. Spatial variations in soil chemistry and organic matter content across a *Vochysia divergens* invasion front in the Brazilian Pantanal. **Soil Science Society American Journal**. v.75, p.1553-1560, 2011.

WALDHOFF, D.; Leaf structure in trees of Central Amazonian floodplain forests (Brazil). **Amazoniana**, XVII, p.451-469, 2003.

WALDHOFF, D.; PAROLIN, P.; Morphology and Anatomy of Leaves. In: **Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management**. W.J. Junk et al. (eds.), Ecological Studies 2010, p:180-202.

WARREN, C.R. Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. **Journal of Experimental Botany**. v.59, p.1475-1487, 2007.

WARREN, C.R.; BLEBY, T.; ADAMS, M.A. Changes in gas exchange versus leaf solutes as a means to cope with summer drought in *Eucalyptus marginata*. **Oecologia** v.154, p.1–10, 2007.

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 of Plant Physiology**. v.144, p.307-313, 1994.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.33, p.125–159,2002.

WHITE, D.A.; TURNER, N.C.; GALBRAITH, J.H. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in mediterranean southwestern Australia. **Tree Physiology** v.20, p.1157-1165, 2000.

WISE R.R., NAYLOR A.W. Chilling-enhanced photooxidation. Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants. **Plant Physiology**, v.83,p. 251-259.1987.

WONG, S.C.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, v.282, p.424-426, 1979.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology** v.15, p.423–434, 2001.

WULLSCHLEGER S.D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants – A retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. **Journal of Experimental Botany** v.44, p.907–920,1993.

XU, L.; BALDOCCHI, D.D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. **Tree Physiology** v.23, p. 865–877, 2003.

YAZAKI,K.; SANO, Y.; FUJIKAWA, S .; NAKANO,T.; ISHIDA, A . Response to dehydration and irrigation in invasive and native saplings: osmotic adjustment versus leaf shedding. **Tree Physiology** v.30, p.597–607, 2010.

ZEDLER, J.B.; KERCHER, S.; Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.23, n.5, p. 431–452. 2004.

ZEILHOFER, P.; SCHESSL, M. Relationship between vegetation and environmental conditions in the Northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. **Journal of Biogeography** v.27, p.159–168,2000.

ZHANG, H.X.; HODSON, J.N.; WILLIAMS, J.P.; BLUMWALD, E.: Engineering salt-tolerant *Brassica* plants: characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation. **Proceeding National Academy of Science** . v.98, p.12832-12836, 2011.

ZLATEVE, Z.S.; YORDANOV, I.T. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. plants. **Bulgarian Journal of Plant Physiology** v.30, p. 3–18,2004.