

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

**INTERCÂMBIO GASOSO E RELAÇÕES HÍDRICAS DE
DUAS ESPÉCIES DE *Combretum* NO PANTANAL
MATO-GROSSENSE**

MAGDIEL JOSIAS DO PRADO

**Profa. Dra. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz
Orientadora**

Cuiabá, MT
Fevereiro 2015

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

**INTERCÂMBIO GASOSO E RELAÇÕES HÍDRICAS DE
DUAS ESPÉCIES DE *Combretum* NO PANTANAL
MATO-GROSSENSE**

MAGDIEL JOSIAS DO PRADO

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

**Profa. Dra. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz
Orientadora**

Cuiabá, MT
Fevereiro 2015

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

P896i Prado, Magdiel Josias do.
INTERCÂMBIO GASOSO E RELAÇÕES HÍDRICAS DE
DUAS ESPÉCIES DE Combretum NO PANTANAL
MATOGROSSENSE / Magdiel Josias do Prado. -- 2015
56 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientadora: CARMEN EUGENIA RODRIGUEZ ORTIZ.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato Grosso,
Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física
Ambiental, Cuiabá, 2015.
Inclui bibliografia.

1. Estado hídrico. 2. Trocas gasosas. 3. Plantas invasoras. 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.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental

FOLHA DE APROVAÇÃO

**TÍTULO: INTERCÂMBIO GASOSO E RELAÇÕES HÍDRICAS DE DUAS
ESPÉCIES DE *Combretum* NO PANTANAL MATO-
GROSSENSE**

AUTOR: MAGDIEL JOSIAS DO PRADO

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada em 23 de fevereiro de 2015, pela comissão julgadora:


Prof. Dra. Carmen Eugenia Rodriguez Ortiz - Orientadora
Instituto de Biociências – UFMT


Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo – Examinador Interno
Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária - UFMT


Prof. Dr. Eduardo Gusmão Pereira – Examinador Externo
Programa de Pós-graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas
Naturais e Agrários – Universidade Federal de Viçosa/UFV

DEDICATÓRIA

A Deus pela vida e pela sabedoria, à minha esposa, companheira e amiga pelo amor, incentivo e compreensão; aos meus pais, irmãos e irmãs, pelo incentivo, apoio, compreensão, amor e sacrifícios; aos amigos pelo apoio em momentos de dificuldade e pelos bons momentos proporcionados.

AGRADECIMENTOS

À Prof^ª. Dra. Carmen E. Rodriguez Ortiz, pela orientação e principalmente pelo incentivo, apoio, confiança e grande amizade, ingredientes que possibilitaram a realização deste;

Ao Prof. Dr. Francisco Lobo, pelo apoio, pelo companheirismo, pela disposição, incentivo, grande amizade e confiança depositada na realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. José de Souza Nogueira, pelo grande trabalho feito para a realização deste curso de mestrado;

À Prof^ª. Dr. Marta Cristina de Jesus Albuquerque Nogueira, pelo trabalho realizado ao lado do Prof^º Paraná na realização deste curso de mestrado;

À todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso, onde transmitiram seus conhecimentos;

À Soilce e Cesário pela colaboração nos serviços da secretaria que nos auxiliou para o desenvolvimento deste trabalho;

Ao INAU/INCT Áreas Úmidas pelo apoio financeiro através do projeto “Caracterização de atributos ecofisiológicos de espécies vegetais dominantes no Pantanal e no Cerrado de Mato Grosso”, convenio CNPq 704792/2009;

Ao CNPq pela bolsa concedida

À SEDUC pela licença concedida tornando possível a realização deste mestrado.

À todos os colegas de curso que ajudaram em momentos difíceis, os quais se tornaram grandes amigos. Em especial aos amigos, Rafael, Fernando, André, Andrea, Simone e Glauce, que me auxiliaram das mais distintas formas na realização deste mestrado.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	i
LISTA DE TABELAS	ii
LISTA DE ABREVIATURAS	iii
LISTA DE SÍMBOLOS.....	iv
1.0 INTRODUÇÃO.....	1
1.1 PROBLEMÁTICA	1
1.2 JUSTIFICATIVA	2
2.0 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	3
2.1 O PANTANAL MATO-GROSSENSE.....	3
2.2 ESPÉCIES INVASORAS.....	5
2.3 O GÊNERO <i>Combretum</i>	7
2.3.1 Características fenológicas do <i>C. lanceolatum</i> e <i>C. laxum</i>	9
2.4 RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS.....	12
2.4.1 Temperatura, transpiração e movimento estomático	12
2.4.2 Capacidade Fotossintética Líquida	13
2.4.4 Estádios de desenvolvimento e capacidade fotossintética.....	15
2.4.5 Influências do estado hídrico da planta na fotossíntese.....	16
3.0 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
3.1 Área de estudo	18
3.2 Descrição das espécies.....	19
3.3 Delineamento experimental.....	20
3.4 Relações hídricas.....	21
3.4.1 Potencial hídrico.....	21
3.4.2 Curvas pressão-volume (PV).....	23
3.5 Intercâmbio gasoso	24
3.6 Atributos foliares	26
3.6.1 Área foliar específica	26
3.6.2 Pigmentos.....	26
3.7 Análises estatísticas	27
4.0 RESULTADOS	28
4.1 Intercâmbio gasoso	29

4.2 Atributos foliares	31
4.2.1 Pigmentos.....	31
4.2.2 Área foliar específica	33
4.3 Relações hídricas.....	34
5.0 DISCUSSÃO.....	37
6.0 CONCLUSÃO	40
7.0 SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS.....	41
8.0 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribuição do gênero <i>Combretum</i> (Finger 2012).....	7
Figura 2. <i>Combretum lanceolatum</i> Pohl ex Eickl (pombeiro vermelho)	8
Figura 3. <i>Combretum laxum</i> Jacq. (pombeiro branco).....	8
Figura 4. Avanço das populações de cambará (<i>Vochysia divergens</i>) e pombeiro (<i>Combretum sp.</i>) sobre zonas de transição aquático/terrestre no Pantanal, ao longo de períodos plurianuais de inundação. (Santos et. al. 2006).....	9
Figura 5. Frutificação do <i>Combretum lanceolatum</i>	10
Figura 6. Floração do <i>Combretum lanceolatum</i>	10
Figura 7. Floração do <i>Combretum laxum</i>	11
Figura 8. Frutificação do <i>Combretum laxum</i>	12
Figura 9. Precipitação acumulada e médias mensais de temperatura e umidade. Precipitação dada em mm mês ⁻¹ ; temperatura em °C e umidade em dm ³ dm ⁻³ (%).....	19
Figura 10. Fases relacionadas ao processo de inundação durante o período de estudo, Nov/2013-Jun/2014.....	19
Figura 11. Esquema da câmara de pressão tipo SCHOLANDER (MARENCO, 2006).....	22
Figura 12. Observação do da exsudação de seiva xilemática com auxílio de lupa.....	22
Figura 13. Bomba de Scholander, manômetro de resolução de 0,02 kgf/cm ²	23
Figura 14. Modelo de curva PV indicando a relação entre o inverso do potencial hídrico (1/Ψ) e o conteúdo relativo de água (TRA). Fonte: Dalmolin, 2013.	24
Figura 15. Medição em campo com LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA).....	25
Figura 16. Cabeça sensora do LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA) em operação. ...	26

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variação sazonal das taxas fotossintéticas líquidas (A) para as espécies de estudo.	29
Tabela 2. Variação sazonal das taxas transpiratórias (E) para as espécies de estudo.	29
Tabela 3. Variação sazonal da condutância estomática (g_s).	30
Tabela 4. Variação sazonal da concentração interna de CO_2 (C_i).	30
Tabela 5. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre a condutância estomática (g_s) e as taxas fotossintéticas (A) e transpiratórias (E) para as espécies de estudo.	31
Tabela 6. Variação sazonal do teor de clorofila a para as espécies de estudo.	31
Tabela 7. Variação sazonal dos teores de clorofila b para as espécies de estudo.	32
Tabela 8. Variação sazonal dos teores de carotenoides para as espécies de estudo.	32
Tabela 9. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre a taxa fotossintética e os pigmentos cloroplastídicos para o <i>Combretum lanceolatum</i>	32
Tabela 10. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre a taxa fotossintética e os pigmentos cloroplastídicos para o <i>Combretum laxum</i>	33
Tabela 11. Variação sazonal da área foliar específica (AFE).	33
Tabela 12. Área foliar específica (AFE) para as espécies estudadas.	33
Tabela 13. Variação sazonal do potencial osmótico em turgescência plena ($\Psi\pi^{100}$) para espécies estudadas.	34
Tabela 14. Potencial osmótico em turgescência insipiente para as espécies estudadas.	34
Tabela 15. Variação sazonal do potencial hídrico de antemanhã (ΨG_{am}).	35
Tabela 16. Variação sazonal da diferença entre o potencial hídrico de antemanhã e o potencial hídrico ao meio dia.	36
Tabela 17. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre as variáveis do estado hídrico e as variáveis do intercambio gasoso para o <i>Combretum laxum</i>	36
Tabela 18. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre as variáveis do estado hídrico e as variáveis do intercambio gasoso para o <i>Combretum lanceolatum</i>	37

LISTA DE ABREVIATURAS

1. (A) – Taxa de fotossíntese líquida
2. (C_i) – Concentração intercelular de CO_2
3. (g) – Condutância estomática
4. AFE – Área foliar específica
5. ATP – Adenosina trifosfato
6. C_3 – Plantas com mecanismo fotossintético C_3
7. C_4 – Plantas com mecanismo fotossintético C_4
8. $Chla$ – Clorofila *a*
9. $Chlb$ – Clorofila *b*
10. CRA – Conteúdo Relativo de Água
11. $DMSO$ – Dimetil sulfóxido
12. DPV – Déficit de pressão vapor
13. $FAMEVz$ – Faculdade de Medicina veterinária e zoonoses
14. PAR - Radiação Fotossinteticamente Ativa
15. PPT – Ponto de perda de turgor
16. PV – Pressão volume
17. $RuBP$ – Ribulose bisfosfato
18. TRA – Teor relativo de água
19. $TRAA$ – Teor relativo de água no apoplasto
20. UV – Ultra violeta
21. W_s – Massa de matéria seca

LISTA DE SÍMBOLOS

1. Ψ – Potencial hídrico
2. Ψ_p – Potencial de pressão
3. Ψ_{ω} – Potencial hídrico foliar
4. $\Psi\pi^0$ – Potencial osmótico em turgescência nula
5. $\Psi\pi^{100}$ – Potencial osmótico em turgescência plena
6. $\Psi\pi$ – Potencial osmótico
7. ε – Módulo global de elasticidade da parede celular

RESUMO

PRADO, M. J. **Intercambio gasoso e relações hídricas de duas espécies de *Combretum* no Pantanal Mato-grossense** Cuiabá, 2014, 54f. Dissertação de Mestrado em Física Ambiental. PGFA – Instituto de Física, Universidade Federal do Mato Grosso.

O Pantanal norte de Mato Grosso é caracterizado por quatro períodos sazonais: a enchente, a cheia, a vazante e a seca. Esses períodos determinam uma intensa variação na disponibilidade de água e no grau de oxigenação do solo da região, agindo como um filtro seletivo que permite que somente as espécies com capacidade de adaptação consigam ali sobreviver. Considerando esses aspectos, o objetivo com esta pesquisa foi o de analisar a capacidade adaptativa de duas espécies do gênero *Combretum*, o *C. lanceolatum* Pohl ex Eickl e o *C. laxum* Jacq, que figuram como espécies invasoras na região. Dois aspectos fisiológicos foram levados em consideração para tal avaliação, o intercâmbio gasoso e as relações hídricas. Para ambos os aspectos analisados foram medidas as variáveis inerentes em cada um dos quatro períodos sazonais. Para as medições de intercâmbio gasoso foi utilizado um analisador de gás infravermelho portátil, modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA) e para análise das relações hídricas foi utilizada uma bomba de pressão do tipo Scholander. Observou-se que a sazonalidade climática, afetou de forma particular o intercâmbio gasoso das espécies em estudo. Apesar de ambas as espécies ocorrerem de forma extensiva no Pantanal, o que por si é um indicador da adaptabilidade das mesmas ao local, as estratégias fisiológicas adotadas pelas mesmas são diferentes. Do ponto de vista da assimilação do carbono, enquanto o período de vazante causa redução na taxa fotossintética de *C. lanceolatum*, é o período seco que causa esse mesmo efeito no *C. laxum*. Enquanto a redução na taxa fotossintética líquida no *C. laxum* pode estar associada a um efeito estomático, porque nesse período, independentemente das espécies, é quando se verifica o menor valor da condutância estomática; para o *C. lanceolatum* a redução deve estar mais relacionada com aspectos não estomáticos. Nas relações hídricas observou-se que a capacidade de ressaturação de ambas as espécies variou com a sazonalidade, sendo mais efetivos durante os períodos de enchente e cheia e menos efetivos durante a vazante e a seca. Ambas as espécies não apresentaram variações significativas do conteúdo relativo de água a plena turgência e do módulo volumétrico de elasticidade da parede celular. As variações no potencial osmótico à turgescência plena e à turgescência insipiente não revelam claramente a busca por um ajuste sazonal dessas variáveis. Aparentemente a relativa constância dos valores das variáveis das relações hídricas verificada para ambas as espécies ao longo dos períodos sazonais sugere uma adaptação à qualquer variação extrema na disponibilidade de água no ambiente.

Palavras-chave: Estado hídrico, Trocas gasosas, Plantas invasoras.

ABSTRACT

PRADO, M.J. **Exchange gas and water relations of two species of *Combretum* in Mato Grosso Pantanal**. Cuiabá, 2014, 54f. Dissertation of Master of Environmental Physics. PPGFA - Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso.

The North Pantanal of Mato Grosso is characterized by four seasonal periods: the flood, full, the ebb and dry. These periods determine an intense variation in water availability and the degree of oxygenation of the soil of the region, acting as a selective filter that allows only the species with adaptability able to survive there. Considering these aspects, the aim of this study was to analyze the adaptive capacity of two species of the genus *Combretum*, *C. lanceolatum* Pohl ex Eickl and *C. laxum* Jacq, listed as invasive species in the region. Two physiological aspects were taken into account in this assessment, the gas exchange and water relations. For both aspects analyzed were measured variables inherent in each of the four seasonal periods. For gas exchange, measurement was performed using a portable infrared gas analyzer, Model LI-6400 (Li-COR Inc., Lincoln, NE, USA) and water relations analysis was used a pressure type pump Scholander. It was observed that the seasonality, affected in a particular way the gas exchange of the species studied. Although both species occur extensively in the Pantanal, which in itself is an indicator of the adaptability of the same location, the physiological strategies adopted by them are different. Carbon assimilation of view, while the ebb period causes a reduction in photosynthetic rate of *C. lanceolatum*, is the dry season, which causes the same effect on *C. laxum*. While the reduction in net photosynthetic rate in *C. laxum* may be associated with a stomatal effect because this period, regardless of species, when there is the lowest value of stomatal conductance; for *C. lanceolatum* the reduction must be more related to aspects not stomatal. In water relations noted that the resaturation capacity of both species with varied seasonally, being more effective during flood periods and full and less effective during ebb tide and dried. Both species showed no significant changes in relative water content at full turgor and bulk modulus of elasticity of the cell wall. Changes in osmotic potential at full turgor and swelling incipient not clearly reveal the search for a seasonal adjustment of these variables. Apparently, the relative constancy of variable water relations values observed for both species along seasonal periods suggests an adaptation to any extreme variation in water availability in the environment.

Keywords: Water status, gas exchange, invasive plants

1.0 INTRODUÇÃO

1.1 PROBLEMÁTICA

Espécies de plantas invasoras se tornaram as principais responsáveis pelas modificações nas paisagens ao longo dos anos em todo planeta. As áreas úmidas são as mais vulneráveis a plantas invasoras. Apenas uma pequena porção da superfície terrestre é formada por zonas úmidas, no entanto, uma em cada três das plantas invasoras do mundo estão nesses locais. O impacto de plantas invasoras em áreas úmidas é devastador pois, tendem a ocupar toda a área invadida causando o declínio da vegetação nativa. Muitos fatores podem aumentar a vulnerabilidade das zonas úmidas à infestação por espécies invasoras, todas elas de certo modo estão ligadas a atividades antrópicas. O aumento da carga de nutrientes lançados nos corpos d'água, por exemplo, tem sido correlacionado com a alta prevalência de plantas invasoras em áreas úmidas.

A partir de uma comunidade vegetal é possível analisar a integridade de uma zona úmida, visto que, como produtores primários as plantas fornecem uma plataforma de suporte a outras comunidades bióticas. Gestores ambientais admitem que o controle das plantas invasoras dessas áreas é a chave para manutenção de sua integridade; contudo são necessários o conhecimento da área, sua extensão, a localização das infestações e os fatores ou variáveis que influenciam em seu desenvolvimento.

O potencial de colonização de algumas espécies arbóreas e arbustivas em áreas de campos limpos no Pantanal Mato-grossense, dentre elas e em especial interesse nesta pesquisa, as espécies de gênero *Combretum*, tem se tornado além de um problema ambiental, pela modificação da paisagem e alterações na biota, um problema econômico, pois tem diminuído a capacidade produtiva das fazendas,

prejudicando o setor pecuário da região. Estas alterações podem ter sido desencadeadas por distúrbios naturais (ciclos plurianuais de cheia e seca) e/ou pelo próprio manejo (fogo, taxa de lotação animal, método de controle/limpeza).

1.2 JUSTIFICATIVA

A intensidade e duração dos pulsos de inundação bem como as variações topográficas modelam a paisagem e determinam a ocorrência de diversos tipos de unidades fitofisionômicas no Pantanal Mato-grossense. As espécies, *Combretum lanceolatum* Pohl e o *Combretum laxum* Jacq, ali presentes, possuem alto potencial de invasor, fato este que tem despertado interesse e preocupação dos órgãos ambientais. Dentro dessa perspectiva o objetivo com esta pesquisa foi o de analisar variáveis fisiológicas, das duas espécies de *Combretum*, que afetam a assimilação de carbono.

Em função do objetivo maior fez-se necessário o delineamento dos seguintes objetivos específicos: analisar o intercambio gasoso e o estado hídrico das duas espécies nos períodos sazonais característicos do ambiente.

Foram testadas as seguintes hipóteses (1) ambas as espécies apresentam elevadas taxas fotossintéticas que não são afetadas pelas condições extremas de falta e excesso de umidade no solo, (2) ambas as espécies possuem a habilidade de se ressaturarem durante o período noturno, mesmo nas condições extremas de falta e excesso de umidade, (3) ambas as espécies apresentam capacidade de ajustamento às condições extremas de falta e excesso de umidade no solo do ponto de vista de suas relações hídricas.

2.0 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 O PANTANAL MATO-GROSSENSE

Com uma área de aproximadamente 160.000km² o Pantanal Mato-grossense está compreendido na Bacia Hidrográfica do Rio Paraguai que tem, por sua vez, uma área estimada em 361.666 km². O rio Paraguai atravessa a região de norte a sul, comandando toda a rede de drenagem, formada pelos rios Cuiabá, São Lourenço, Itiquira, Correntes, Taquari, Negro, Aquidauana e seus afluentes. Está localizado no centro da América do Sul, ocupa parte do território brasileiro e pequena parte do território paraguaio e do boliviano. No Brasil, o Pantanal Mato-Grossense situa-se entre os paralelos 16° e 21° S e os meridianos 55° e 58° W. Da área calculada 35,36% pertence ao Estado de Mato Grosso e 64,64% ao estado do Mato Grosso do Sul (SILVA et al., 2000; SOARES et al., 2006; ALHO, 2008). Podem ser observadas duas estações climáticas bem definidas para esse bioma, compreendendo um período chuvoso, entre novembro e março e um período seco, de maio a outubro (ALHO, 2008). O clima é do tipo quente, com o semestre de inverno seco, apresentando um regime de precipitação marcadamente estival, que define o caráter estacional, Aw segundo Köppen (CADAVID-GARCIA, 1984). A pluviosidade oscila entre 800 e 1400 mm ano, sendo que 80% ocorrem entre os meses de novembro e março. Dentro dessas estações climáticas, identificam-se quatro fases relacionadas ao processo de inundação, que são a enchente, a cheia, a vazante e a seca (PRADO et al., 1994).

Segundo Junk et al., (1998), os pulsos de inundação são a “principal força direcionadora responsável pela existência, produtividade e interações da biota em sistemas rio-planície de inundação”, onde “um pulso previsível de longa duração gera adaptações e estratégias que propiciam o uso eficiente dos atributos da zona de transição aquática/terrestre”.

As planícies de inundação, periodicamente inundadas, agem como um bioprocessador e os nutrientes inorgânicos transportados do rio para a planície de inundação são utilizados por diferentes comunidades de produtores primários durante as fases terrestres e aquáticas para produzir matéria orgânica que é utilizada por comunidades consumidoras aquáticas e terrestres, resultando em produções primária e secundária altas. (WELCOMME, 1979; 1985; JUNK, 1980, 2001; JUNK & DA SILVA, 1999; RESENDE, 2003; CALHEIROS, 2003).

Os ciclos internos de matéria orgânica e nutrientes entre a fase terrestre e aquática resultam em acumulação de nutrientes na planície de inundação que a capacita a funcionar em um nível trófico mais alto que o esperado apenas pela entrada de nutrientes pelas águas do rio (JUNK, 2001). Os processos biológicos e biogeoquímicos no sistema rio/planície de inundação são descritos pelo conceito do pulso de inundação, que considera as trocas laterais entre o rio e suas planícies de inundação bem como as trocas entre as fases terrestre (seca) e aquática (cheia) nessa mesma planície. A importação de material orgânico particulado e dissolvido do curso superior é de pouca importância, devido à pequena quantidade e baixa qualidade em comparação com a produção de matéria orgânica na planície de inundação. O canal do rio funciona como rota de migração, dispersão e refúgio para os organismos aquáticos durante o período de águas baixas. (JUNK & DA SILVA, 1999; JUNK, 2001; RESENDE & PALMEIRA, 1999).

2.2 ESPÉCIES INVASORAS

Invasores bióticos são responsáveis por alterações ecológicas sem precedentes na distribuição da biota terrestre, são espécies que estabelecem uma nova faixa na qual proliferam, propagam e persistem em detrimento de outras espécies. Plantas invasoras podem alterar completamente o regime de fogo, ciclagem de nutrientes, hidrologia e o balanço de energia em um ecossistema nativo, interferindo na abundância e sobrevivência de espécies nativas (MACK et al., 1999). Dada a sua dimensão atual, as invasões bióticas tomaram o seu lugar ao lado de alterações atmosféricas e oceânicas, orientada como uma das principais agentes de mudanças globais, podendo interagir e/ou influenciar profundamente nessas forças e de maneiras imprevisíveis (MACK et al., 1999).

Quando se discute o tema “espécies invasoras” um problema frequentemente encontrado diz respeito à definição de uma planta invasora. Essa confusão decorre das diversas abordagens acerca das plantas que crescem e se reproduzem rapidamente e intensamente nas comunidades, dispersando-se a grandes distâncias. Para os agricultores, essas espécies são as “pragas” ou “ervas-daninhas” (visão antropocêntrica); numa abordagem ecológica, são tidas como “colonizadoras” ou “pioneiras”; adicionando-se a questão biogeográfica, temos que essas espécies podem ser nativas, originárias da comunidade ou exóticas, introduzidas a partir de outro ambiente (MATOS e PIVELLO, 2009). As causas de invasão estão fortemente relacionadas ao revolvimento ou a fertilização do solo, alterações microclimáticas, ou ainda, a eliminação de espécies indesejáveis, deixando oportunidades de nicho a outras (McMICHAEL et al., 2000; McNELLY et al., 2001; MOONEY et al., e BRETON et al., 2005). O sucesso de uma espécie num ambiente novo, a ponto de se tornar invasora, também está diretamente relacionado à semelhança entre o novo ambiente e o local de origem, e ao número de introduções da espécie no novo local (REJMANEK et al., 2005). Além disso, plantas que se tornam invasoras geralmente apresentam características que as tornam melhores competidoras, tais como: alta eficiência fotossintética e no uso dos nutrientes, altas taxas de crescimento, tolerância ao desfolhamento e herbivoria, alta capacidade de rebrota e regeneração, alta capacidade de reprodução, ciclo reprodutivo rápido, intensa produção de sementes de

fácil dispersão, alta capacidade de germinação (REJMÁNEK M. & RICHARDSON D.M., e WILLIAMSON M.H. & FITTER A., 1996; EVERETT, 2000). Num sentido mais amplo, o termo invasibilidade pode ser definido como o grau o qual uma comunidade está susceptível ao estabelecimento de espécies externas, sejam estas nativas ou exóticas (LAVOREL et al., 1999).

Espécies invasoras representam um grande desafio à conservação ecológica (MOONEY e DRAKE, 1986), sendo apontadas como a principal causa de alterações na composição de espécies nativas e na estrutura e processos dos ecossistemas (VITTOUSEK et al., 1997). Tais alterações podem influenciar negativamente na integridade ecológica do ambiente (ANGERMEIER e KARR, 1994; DALE E BEYELER, 2001) e levar a custos substanciais associados aos esforços de remoção dessas espécies ou a perdas de serviços ambientais que sustentam a qualidade da vida humana (DUKES e MOONEY, 1999; DALE et al., 2000; HOOPER et al., 2005; PIMENTEL et al., 2005; MEYERSON e MOONEY, 2007). Os potenciais impactos ecológicos de espécies invasoras impõem sérios desafios para os gestores encarregados de proteger ou restaurar ecossistemas. O potencial de invasão é influenciado pela peculiaridade de cada espécie e pelo grau de superação de barreiras bióticas e abióticas durante seu crescimento, desenvolvimento e disseminação no novo ambiente (RICHARDSON e PYSEK, 2006; WILSON et al., 2007). Muitos aspectos da história da evolução e adaptação das espécies estão relacionados com vantagens competitivas no estabelecimento em novos locais, ou ao aumento do tamanho da população e cobertura foliar (PYSEK, 1997; ALPERT et al., 2000; RICHARDSON e PYSEK, 2006; TRUSCOTT et al., 2006; KERCHER et al., 2007; IPONGA et al., 2008).

Plantas invasoras que alteram processos ecossistêmicos estão susceptíveis a causar maior impacto sobre eles. (RANDALL, 1996; MACK e D'ANTONIO, 1998; SIMBERLOFF e VON HOLLE, 1999; ALVAREZ e CUSHMAN, 2002; DAEHLER 2005; STRAYER et al., 2006; IPONGA et al., 2008). Uma vez estabelecidas em um ecossistema, espécies com grande capacidade de tolerância a condições ambientais diversas, ou a perturbações de estresse, tendem a persistir ou se espalhar (ALPERT et al., 2000; HEGER e TREPL, 2003).

2.3 O GÊNERO *Combretum*

O gênero *Combretum* encontra-se distribuído na Ásia, África e nas Américas (EXELL 1931, STACE 1980), podendo ocorrer em ambientes quentes de todos os continentes (STACE, 2004), (**Fig. 1**). A família Combretaceae é composta por 18 gêneros dos quais os maiores são o *Combretum*, com cerca de 370 e o *Terminalia*, com cerca de 200 espécies (LAWRENCE, 1951). Espécies desses gêneros constituem importantes elementos nos mangues, nas florestas úmidas e de regiões semi-áridas (STACE, 2004). São facilmente caracterizados pelos apêndices em forma de asa presente nos frutos e podem ser árvores, arbustos ou trepadeiras (ROGERS E VEROTTA, 1996). As espécies de *Combretum* são polinizadas por pequenos insetos, sendo algumas polinizadas por beija-flores (GENTRY, 1991), aves e/ou primatas (PRANCE, 1980, JANSON *et al.*, 1981). Diferenças adaptativas como forma, tamanho e cor das flores indicam um grande espectro de biótipos florais no gênero.

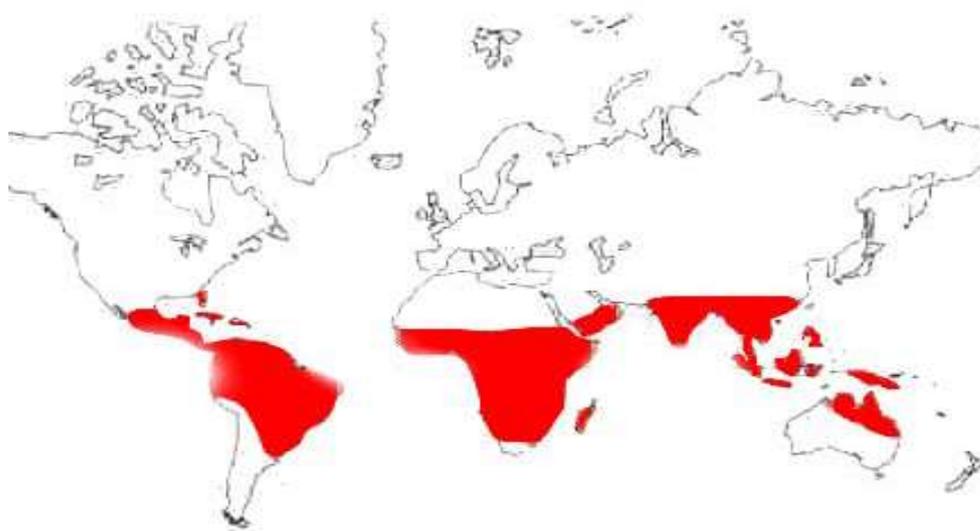


Figura 1. Distribuição do gênero *Combretum* (Finger 2012)

O pombeiro vermelho, *C. lanceolatum* (**Fig. 2**) e o pombeiro branco, *C. laxum* (**Fig. 3**), são duas espécies arbustivas com características estruturais semelhantes que ocorrem naturalmente como vegetação ripária no Pantanal Mato-



Figura 2. *Combretum lanceolatum* Pohl ex Eickl (pombeiro vermelho) grossense (POTT e POTT, 2000).

Essas espécies normalmente ocorrem em margem de rios, áreas brejosas, margens de cordilheiras próximas a campos inundáveis. Estas espécies, embora ripícolas tem grande potencial para colonizar áreas inundáveis mesmo distante dos



Figura 3. *Combretum laxum* Jacq. (pombeiro branco)

rios (POTT et al., 2011). Quando se disseminam em áreas de campo limpo, vazantes e baixadas, em alta densidade são consideradas invasoras, pois reduzem a produtividade das pastagens nativas, descaracterizando-as (SANTOS et al., 2006), (Fig. 4).

Não formam florestas, pois possuem características de trepadeira ou arbusto, desenvolvem-se formando densas moitas, suplantando outras espécies de menor porte por sombreando na disputa por recursos, modificando a paisagem nos locais onde se estabelecem.

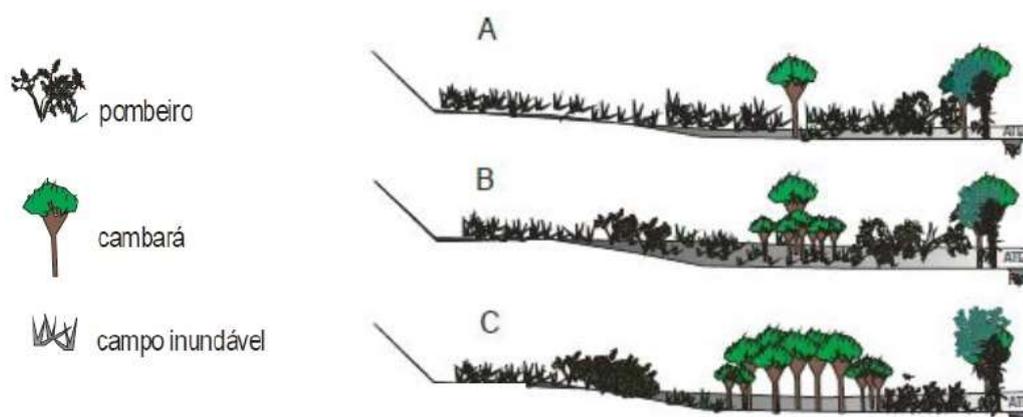


Figura 4. Avanço das populações de cambará (*Vochysia divergens*) e pombeiro (*Combretum sp.*) sobre zonas de transição aquático/terrestre no Pantanal, ao longo de períodos plurianuais de inundação. **A** – períodos plurianuais de seca, quando as duas populações se encontravam em densidades menores e se restringiam às regiões mais próximas os cursos de rio e locais mais alagáveis; **B**– períodos plurianuais de grandes cheias, quando as duas populações se espalharam rapidamente formando grandes adensamentos, sobre antigos campos de pastagem nativos; **C** – períodos plurianuais de cheias menos intensas, quando as populações continuaram a se espalhar, deixando pequenas áreas de campos disponíveis (Santos et. al. 2006).

Por sua característica de trepadeira, (SANTOS et al., 2006) geralmente se desenvolvem até atingir o topo do dossel onde se estabelecem, e espalham seus ramos acima do dossel competindo por espaço e radiação solar. Isto, por sua vez, permite que estas espécies tenham elevados níveis de fotossíntese. Esse recurso também deixa suas flores mais visíveis para os polinizadores, permitindo-lhes melhor produção e dispersão de suas sementes. Esta estratégia é um dos fatores que contribuem para que *C. lanceolatum* e *C. laxum* sejam concorrentes agressivos de recursos no ecossistema do Pantanal (PRADO et al., 2014).

2.3.1 Características fenológicas do *C. lanceolatum* e *C. laxum*

O *C. lanceolatum* inicia seu período de floração entre os meses de maio e julho, apresentando flores exuberantes de coloração avermelhada com presença de néctar, recurso alimentar de aves, mamíferos e insetos (**Fig. 5**). A frutificação ocorre entre os meses de agosto e setembro seguido da maturação e disseminação de sementes no início do período chuvoso (**Fig. 6**).

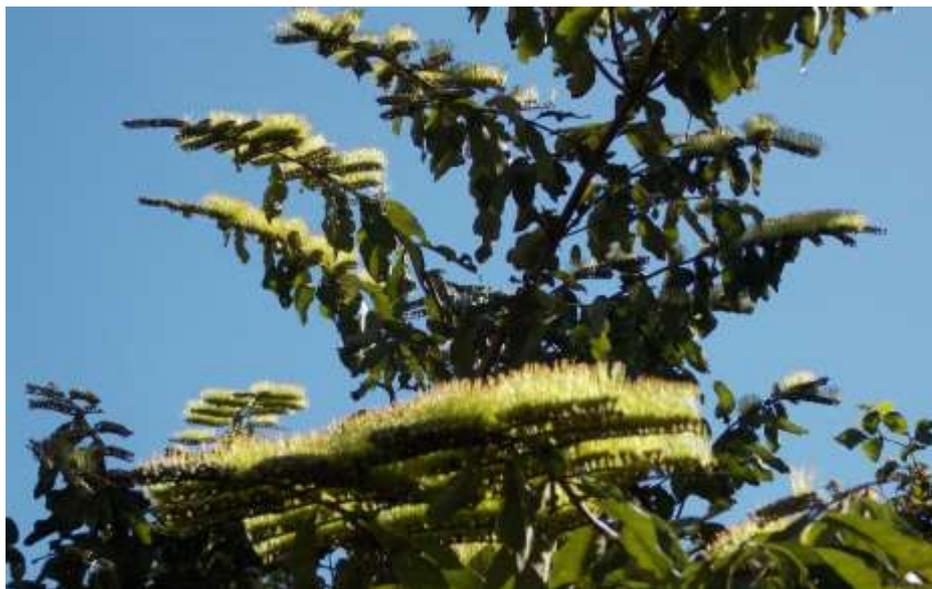


Figura 5. Floração do *Combretum lanceolatum*



oro (**Fig. 7**),
lanceolatum.

Seu processo de frutificação ocorre entre os meses de novembro e dezembro seguido da maturação e disseminação das sementes no período inundado (**Fig. 8**).



Figura 5. Floração do *Combretum laxum*



2.4 RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS

Apenas uma porção da água que circula através da planta é utilizada nos processos metabólicos, sendo a maior parte perdida para a atmosfera na transpiração. No sistema solo-planta-atmosfera, o fluxo de água ocorre em sintonia com a diminuição do potencial hídrico (Ψ), ou seja do maior para o menor Ψ . Assim o movimento de água através do sistema solo-planta-atmosfera ocorre devido ao gradiente decrescente de Ψ . No sistema solo-planta-atmosfera a grande diferença de

Figura 6. Frutificação do *Combretum laxum*

Ψ acontece entre a folha e o ar, ($\Delta\Psi = \Psi_{\text{folha}} - \Psi_{\text{atm}}$) (MARENCO, 2005).

A indisponibilidade de água é um dos fatores mais limitantes na fotossíntese para a maioria das plantas (GARCÍA - PLAZAOLA et al., 2000). Outro fator seria a exposição à alta radiação, nesta condição, segundo Vikas (2011), as plantas translocam os fotoassimilados para as raízes, minimizando o crescimento da parte aérea como uma estratégia de defesa. O metabolismo do carbono no interior da célula está relacionado à circulação atmosférica por meio das trocas gasosas. Isso implica uma troca de CO_2 e H_2O entre o interior da planta e a atmosfera que a envolve.

2.4.1 Temperatura, transpiração e movimento estomático

O processo de abertura e fechamento dos estômatos é regulado pela intensidade de luz e pelas condições de hidratação da folha, deste modo, o funcionamento dos estômatos e a área foliar, influenciam diretamente na eficiência produtiva do vegetal, na de absorção de CO_2 ; pelo controle estomático, na interceptação da luz por influência da área foliar (LARCHER, 2006). Uma baixa concentração de CO_2 na câmara subestomática da folha provoca a abertura dos

estômatos. O processo contrário é estimulado por alta concentração de CO_2 na câmara subestomática. Em ambos os casos, a tendência para a abertura ou fechamento dos estômatos, ocorre independentemente da presença de luz (MARENCO, 2005).

O efeito da temperatura no movimento estomático varia nas diferentes espécies e também entre plantas de uma mesma espécie, adaptadas ou aclimatadas a ambientes diferentes, evidentemente, espécies adaptadas a ambientes quentes toleram melhor os efeitos das altas temperaturas. Temperaturas acima do ótimo da espécie estimulam o fechamento dos estômatos ao provocar aumentos na concentração de CO_2 na câmara subestomática seja por aumento na respiração ou pela redução na atividade fotossintética. Os gradientes de energia indicados pelo potencial de água na folha explicam os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera (BERGONCI et al., 2000) de modo que, variações no potencial hídrico da folha podem afetar a assimilação do carbono da planta (HSIAO, 1973). Isto porque, se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte o potencial hídrico da folha diminui, levando ao fechamento dos estômatos e redução da fotossíntese. Presume-se que nos horários mais quentes do dia a condutância estomática diminua a ponto de evitar que o potencial hídrico da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água (OREN et al., 1999).

Em árvores, a transpiração pode ocorrer, por algum período, em taxas superiores às taxas de absorção de água pelas raízes. Nesse caso, os volumes de água transpirada derivam de volumes de água previamente armazenada em outras partes da planta (ramos, caule), que podem facilmente armazenar mais de 25% da água transpirada diariamente (KOZLOWSKI et al., 1991).

2.4.2 Capacidade Fotossintética Líquida

A máxima fixação do CO_2 sob condições naturais, isto é, sob pressão parcial do CO_2 atmosférico e também sob ótimas condições em relação aos outros fatores ambientais, é uma característica constitutiva de determinados grupos ou tipos de

plantas. Esta capacidade de trabalho fotossintético é chamada de capacidade fotossintética.

Segundo BJÖRKMAN, (1981) a capacidade fotossintética das plantas pode ser expresso pela quantidade de Rubisco presente nos cloroplastos. Em elevadas irradiâncias, a quantidade de Rubisco e o centro de reação do fotossistema II (PSII) aumentam com a expansão do complexo coletor de luz de PSII (EVANS, 1989; HIKOSAKA e TERASHIMA, 1995). O aumento da capacidade fotossintética em condições de alta irradiância é devido ao incremento na atividade e concentração da Rubisco nos cloroplastos e no número e volume dos cloroplastos (OGUCHI et al., 2003). Normalmente, os estômatos se abrem em resposta ao aumento de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), (ASHTON e BERLYN, 1992; POOLE et al., 1996; ROÇAS et al., 1997; KLICH, 2000), contudo a temperatura do ar também influencia as respostas estomáticas (BURROWS e MILTHORPE, 1976). Alterações na condutância estomática (g_s) relacionam-se com o controle da perda de água e com a assimilação de CO_2 para manutenção da taxa fotossintética (ROÇAS et al., 1997; KLICH, 2000; TAIZ e ZEIGER, 2004).

Plantas desenvolvidas em ambientes de elevado RFA, geralmente estão aptas a utilizar melhor a radiação disponível e, dessa forma, conseguem maiores ganhos fotossintéticos. Algumas plantas C_3 podem demonstrar uma alta capacidade fotossintética se apresentarem uma quantidade excepcional de Rubisco e um valor extremamente baixo de resistência estomática. As plantas cultivadas também apresentam alta capacidade fotossintética devido principalmente à seleção controlada a qual são submetidas. Uma grande parte das plantas C_3 , em especial as espécies lenhosas (por exemplo, pioneiras em locais sob forte radiação, choupos de crescimento rápido), apresentam geralmente capacidade fotossintética similar às espécies herbáceas C_3 (LARCHER, 2006).

A capacidade fotossintética enfim, é uma característica intrínseca a cada espécie vegetal, sendo que as trocas gasosas mudam durante o ciclo do desenvolvimento do indivíduo e dependem do curso anual e até mesmo do curso diário das variações ambientais como a intensidade luminosa, a temperatura, a concentração de CO_2 , o teor de nitrogênio na folha e a umidade no solo.

2.4.4 Estádios de desenvolvimento e capacidade fotossintética

Durante o começo da fase de crescimento do vegetal a capacidade fotossintética assume valores baixos e, devido a esse fato, não é possível nesse mesmo período uma respiração muito intensa para a construção de novos tecidos. Espécies com rápido desenvolvimento da folhagem, os valores de capacidade fotossintética são consideravelmente distintos de folha para folha em função do estágio de expansão e de diferenciação de cada uma. Durante a floração e a frutificação de plantas cultivadas e também de espécies de ocorrência natural, é observado um aumento da capacidade fotossintética (LARCHER 2006).

O ganho de líquido de carbono em resposta ao balanço metabólico entre a disponibilidade e o uso dos recursos caracterizam a dinâmica do crescimento vegetal (FOYER & PAUL, 2001). Esse ganho de carbono varia com relação ao estágio de desenvolvimento (CARVALHO, 1997; VILLAR et al.,2005, BANSAL & GERMINO, 2008), características da espécie e/ou grupo sucessional (BAZZAZ & PICKETT, 1980; CHAZDON et al., 1996, REICH et al.,1998, SOUZA et al., 2008), condições ambientais, como temperatura, radiação incidente, disponibilidade hídrica e nutricional (SCHNEIDER, 1993; TJOELKER et al.,1999; AMTHOR, 2000; MIRANDA et al.,2005; LIBERATO et al., 2006; GONÇALVES et al., 2009; VIEIRA et al., 2012) e com a capacidade de manter o equilíbrio de alocação de recursos (BROUWER, 1983; GIVINISH, 1986, KITAGIMA, 1994). O crescimento em função da capacidade de ganho de carbono é influenciado por características ontogenéticas, uma vez que as propriedades fisiológicas de um organismo tendem a se alterar em relação ao seu tamanho - princípio alométrico (GOULD, 1966) e/ou estágio de desenvolvimento. Estudos apontam que alterações metabólicas ao longo do desenvolvimento estariam relacionadas à atividade fotossintética e ao padrão de utilização dos recursos, onde o metabolismo fotossintético seria maior em estádios iniciais de desenvolvimento (TICHÁ et al.,1985; SUZUKI et al.,1987), refletindo um metabolismo mais acelerado, e o crescimento estaria relacionado a utilização do

carbono assimilado (KITAJIMA, 1994;1996; MONTGOMERY, 2004), trade-off entre estabelecimento e crescimento.

As peculiaridades de cada espécie ou grupo sucessional, como o ciclo de vida, influenciam a velocidade e o investimento em crescimento, dependendo do seu desempenho metabólico e capacidade de ganho de carbono (REICH et al., 1998; SOUZA et al., 2008). As espécies pioneiras, por exemplo, tendem a apresentar crescimento rápido já nos estágios iniciais de desenvolvimento, em função da intensa atividade fotossintética (BAZZAZ & PICKETT, 1980; CHAZDON et al., 1996; SOUZA et al., 2008), o que garante a essas espécies um ganho de carbono elevado, quando comparado as espécies tardias (BAZZAZ & PICKETT, 1980).

De acordo com KITAJIMA (1996), a capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de luz varia entre as espécies e dentro de uma mesma espécie, o que alguns autores relacionam a um conjunto de atributos morfofisiológicos (BAZZAZ, 1979; BUDOWSKI, 1965; RIBEIRO et al.,2005; GANDOLFI et al., 2009) e a condição de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (SILVESTRINE et al., 2007; VIEIRA et al., 2012), respectivamente.

Segundo LEE et al.(1996) os indivíduos quando expostos a alterações na irradiância, respondem a essas mudanças com a produção de folhas com características morfo-estruturais diferenciadas. A capacidade de resposta às alterações na disponibilidade de luz varia não apenas entre as espécies (THOMPSON et al., 1992), como também ao longo do desenvolvimento. KITAJIMA et al., (1996) sugere que os indivíduos mais jovens, as plântulas, possuam maior capacidade de se aclimatar a mudança a qual são expostas.

2.4.5 Influências do estado hídrico da planta na fotossíntese

Segundo Bergonci et al (2000), o potencial de água da folha indica o seu estado energético, cujos gradientes explicam os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera. Desse modo entende-se que as variações do potencial hídrico da folha podem afetar a fixação do carbono pela planta, tendo em vista que, se a planta

excede a capacidade de absorção e transporte o potencial hídrico da folha diminui, desencadeando o fechamento dos estômatos e conseqüentemente a queda do rendimento fotossintético. O nível mínimo que o potencial hídrico da planta pode atingir durante os horários de transpiração intensa depende tanto de fatores genéticos como de fatores ambientais. Nos horários mais quentes do dia a condutância estomática diminui a ponto de evitar que o potencial hídrico da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água. Em situação de baixa disponibilidade de água no solo as plantas reduzem a perda de água ao reduzir a condutância estomática. O favorecimento da turgescência celular em situações de estresse hídrico, de acordo com Silva et al (2004), se dá pelo ajuste no metabolismo celular via acúmulo de determinadas substâncias orgânicas, como por exemplo a prolina, que influencia na osmorregulação. De acordo com Nogueira et al. (2005), o efeito da deficiência hídrica sobre as plantas é complexo, não havendo um mecanismo universal de resistência à seca, pois as plantas respondem através de vários processos adaptativos à escassez de água como, por exemplo, através da capacidade de reduzir o potencial hídrico. O relacionamento característico do potencial hídrico de um órgão da planta e do grau de hidratação desse órgão pode ser representado por meio de diagramas pressão volume (PV), (TYREE E HAMMEL,1972).

Medidas do potencial hídrico foliar de base ou potencial hídrico de antemanhã ou ainda potencial de base, podem refletir a condição hídrica tanto do solo quanto da raiz, e são úteis para descrever o papel do estado hídrico da raiz e sua condutância hídrica em controlar o nível de perda de água pelas folhas (REICH & HINCKLEY, 1989). O valor do potencial de base depende do estado hídrico do solo e da densidade e profundidade do sistema radicular. Katerji et al., (1988) observaram que a condutância estomática diminui sensivelmente quando é atingido um potencial de base crítico, que foi de -0,4 MPa para tomateiro (-0,3 MPa para lenhosas).

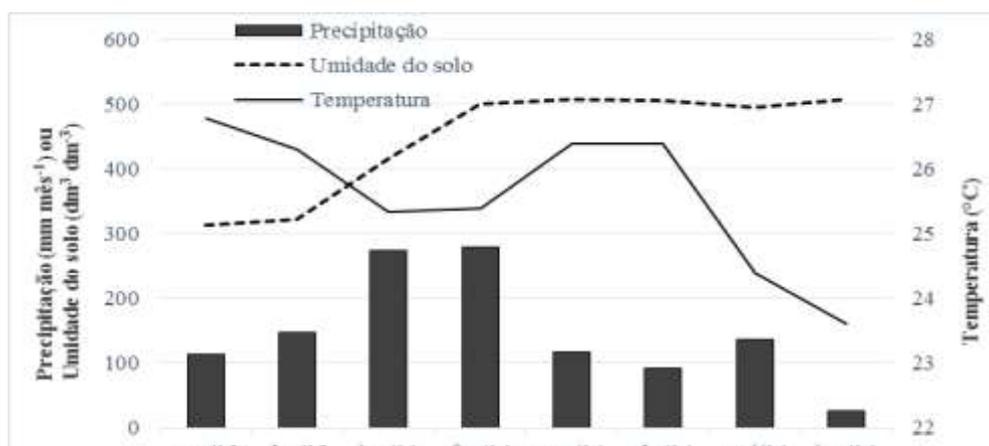
Para Ansley et al., (1992), a relação entre condutância estomática, e potencial de base sugere que a água perdida através dos estômatos durante o dia depende primeiramente, da reidratação noturna dos tecidos vegetais. Por outro lado, esses autores não encontraram uma relação clara entre o potencial da água foliar médio ao longo do dia e a condutância estomática. Para Reich & Hinckley (1989), o controle

estomático, ao amanhecer e ao entardecer, não é inerente à própria folha, mas depende de todos os processos envolvidos na dinâmica da água no sistema solo-planta. Considerando que o potencial de base é medido antes da abertura estomática, parece haver um equilíbrio entre o estado hídrico da planta e o do solo.

3.0 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Base Avançada de Pesquisas do Pantanal – Baía das Pedras, pertencente a Reserva Particular do Patrimônio Natural - RPPN SESC – Barão de Melgaço, (16°39’S, 56°47’O), localizado a cerca de 160 km de Cuiabá – MT, Pantanal Mato-grossense. O clima é do tipo quente, com o semestre de inverno seco, apresentando um regime de precipitação marcadamente estival, que define o caráter estacional, Aw segundo Köppen (CADAVID-GARCIA, 1984). A pluviosidade oscila entre 800 e 1400 mm ano, sendo que 80% ocorrem entre os meses de novembro e março. Dentro dessas estações climáticas, identificam-se quatro fases relacionadas ao processo de inundação, que são (1) a enchente, período compreendido entre o início do período chuvoso e o início da inundação; (2) a cheia, período compreendido entre o início da inundação (formação de lâmina d’água) e a vazante; (3) a vazante, período caracterizado pela drenagem superficial compreendido entre o início do desaparecimento da lâmina d’água e o início da seca; (4) e a seca período entre o final da vazante e o início da enchente (PRADO et al., 1994), (Fig.09 e 10).



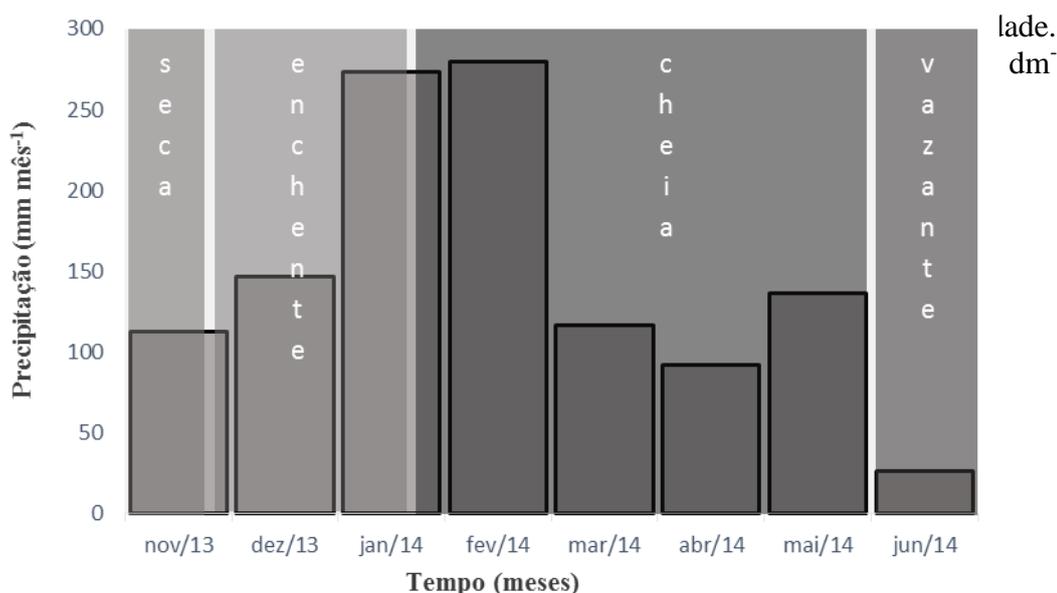


Figura 8. Fases relacionadas ao processo de inundação durante o período de estudo, Nov/2013-Jun/2014.

3.2 Descrição das espécies

As espécies *C. lanceolatum* (vulgarmente conhecido por pombeiro-vermelho) e *C. laxum* (vulgarmente conhecido por pombeiro-branco) foram descritas por Pott & Pott (1999), no Pantanal Mato-grossense. São lenhosas de porte arbustivo com características de trepadeira com grande potencial de colonização de novas áreas (SANTOS et al., 2006). Têm sido pouco estudadas até o momento, embora venham sendo apontadas como um dos grandes problemas do ponto de vista ecológico e econômico. Ambas as espécies são abundantes na região de estudo, possuem características de vegetação dominantes formando densas moitas que se expandem prejudicando espécies de menor porte devido ao sombreamento. Possuem alto poder de rebrota e germinação (SANTOS et al., 2006). Segundo Silva et al. (2000), estas

espécies são comuns em áreas de brejo, que permanecem com água na maior parte do ano, podendo se estabelecer em áreas inundáveis de campo limpo impulsionadas por alterações naturais (ciclos plurianuais de cheia e seca) ou de origem antrópica (manejo do fogo, limpeza e criação de gado).

As espécies apresentam fases fenológicas diferentes, o *C. lanceolatum* lança folhas entre os meses de abril e maio tem sua floração entre os meses de junho e julho, frutificação entre os meses de agosto e setembro e dissemina suas sementes entre os meses de outubro e novembro; já o *C. laxum* lança folhas entre os meses de agosto e setembro tem sua floração entre os meses de outubro e novembro, frutificação entre os meses de dezembro e janeiro e disseminação de sementes entre os meses de fevereiro e março (observações em campo no período de estudo).

3.3 Delineamento experimental

O experimento foi conduzido no delineamento inteiramente casualizado, sendo avaliados os efeitos de dois fatores. O primeiro fator foi a espécie, com dois níveis, o *C. lanceolatum* e o *C. laxum*. O segundo fator foi o período sazonal, com quatro níveis, a enchente, o período que vai do início das chuvas até a inundação, a cheia que compreende o período inundado, a vazante o período pós-enchente e a seca.

Foram utilizadas na pesquisa duas espécies do gênero *Combretum* sendo, cinco plantas (repetições) do *C. lanceolatum* e cinco do *C. laxum*. Na medição das variáveis fisiológicas foram utilizadas como critério de escolha a terceira folha do ramo (do ápice para a base), totalmente expandida e com boas condições fitossanitárias aparente.

Para a medição de intercâmbio gasoso fora utilizado um sistema portátil de medição de fotossíntese, modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). As medidas foram realizadas em quatro períodos, correspondentes às quatro fases relacionadas a inundação descritas por Prado et al. (1994); entre novembro de 2013 e julho de 2014.

3.4 Relações hídricas

3.4.1 Potencial hídrico

Para as medidas de potencial hídrico foliar e obtenção de curvas pressão volume (PV), fora utilizado uma bomba de pressão tipo SCHOLANDER (SCHOLANDER et al., 1965). A determinação do potencial hídrico foliar foi obtida de forma direta em folhas destacadas, utilizando o método da câmara de pressão (MARENCO, 2005). As medidas do potencial hídrico foliar de antemanhã foram realizadas entre 04:00 hs e 05:30 hs, horário local, e as medidas do potencial hídrico foliar do meio dia foram realizadas entre 12:00 e 13:00 hs, horário local, período de maior demanda evaporativa da atmosfera. As folhas foram retiradas para medição do potencial hídrico após as medições do intercambio gasoso. Em seguida a folha foi inserida em sacos plásticos pretos previamente umedecidos com algodão embebidos em água e transportados até o local de medição. A folha foi inserida na câmara de pressão e selada impedindo a passagem de ar ficando apenas a superfície cortada do pecíolo aparente, (**Fig. 11**). Para observação da saída da seiva xilemática utilizou-se uma lupa, (**Fig.12**).

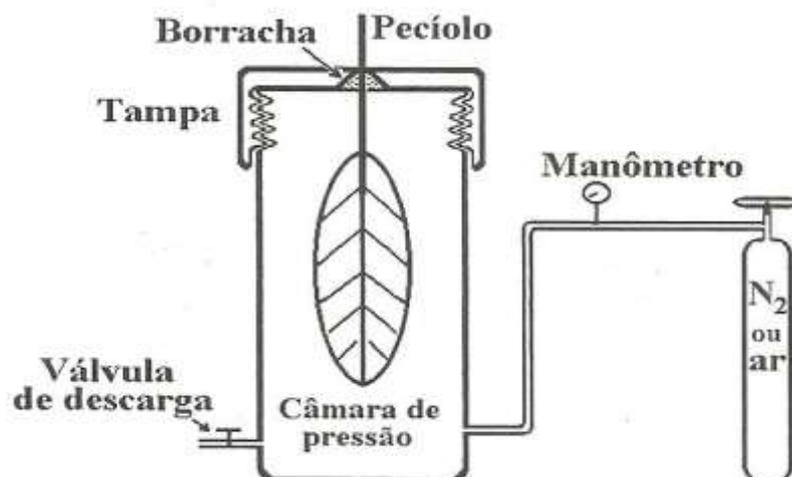


Figura 9. Esquema da câmara de pressão tipo SCHOLANDER (MARENCO, 2006).



Figura 10. Observação do da exsudação de seiva xilemática com auxílio de lupa.

A leitura da pressão exercida dentro da câmara de pressão, foi feita em manômetro com resolução de $1,96 \cdot 10^{-3}$ MPa ($0,02 \text{ kgf cm}^{-2}$), (**Fig.13**). Manteve-se na câmara de pressão um fluxo contínuo de nitrogênio até o momento em que se observou a saída da seiva xilemática.



Figura 11. Bomba de Scholander, manômetro de resolução de 0,02 kgf/cm²

3.4.2 Curvas pressão-volume (PV)

As medições para obtenção de curvas pressão-volume (PV) foram realizadas apenas para os períodos de seca e cheia (períodos nos quais esperou-se observar maiores contrastes) onde foram coletados ramos de exemplares das mesmas espécies, vizinhos a cada uma das repetições trabalhadas, os quais foram, após o corte, imediatamente condicionados em garrafas pet (devidamente limpas) contendo água e envolvidas em sacos plásticos pretos e desta forma transportados ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal. Posteriormente três folhas foram destacadas dos respectivos ramos acondicionadas em tubos de ensaio identificados contendo água, de forma que o pecíolo da folha ficasse submerso, e colocadas para hidratar em uma câmara úmida, por 15min., sob vácuo (embebição forçada).

A câmara úmida foi montada a partir da utilização de um dessecador, sendo conectada a abertura da tampa do dessecador a um sistema gerador de vácuo. Em seguida as folhas foram pesadas rapidamente em balança de precisão (Shimatzu, Modelo AY220) e realizada a medição do seu potencial hídrico. Após essa leitura, procedeu-se a sobrepressurização com acréscimo da pressão interna de 0,2 a 0,3 MPa, até a observação da exsudação da seiva xilemática, sendo novamente a folha retirada da bomba de Scholander para ser pesada. Esse procedimento de sobrepressurização e pesagem prosseguiu até o momento em que o incremento de

pressão não mais produziu qualquer efeito sobre 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 **Fig. 14** é apresentado um modelo hipotético de curva PV onde são apontadas a primeira e segunda região da curva da qual derivou-se as variáveis 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 (TRA₀).

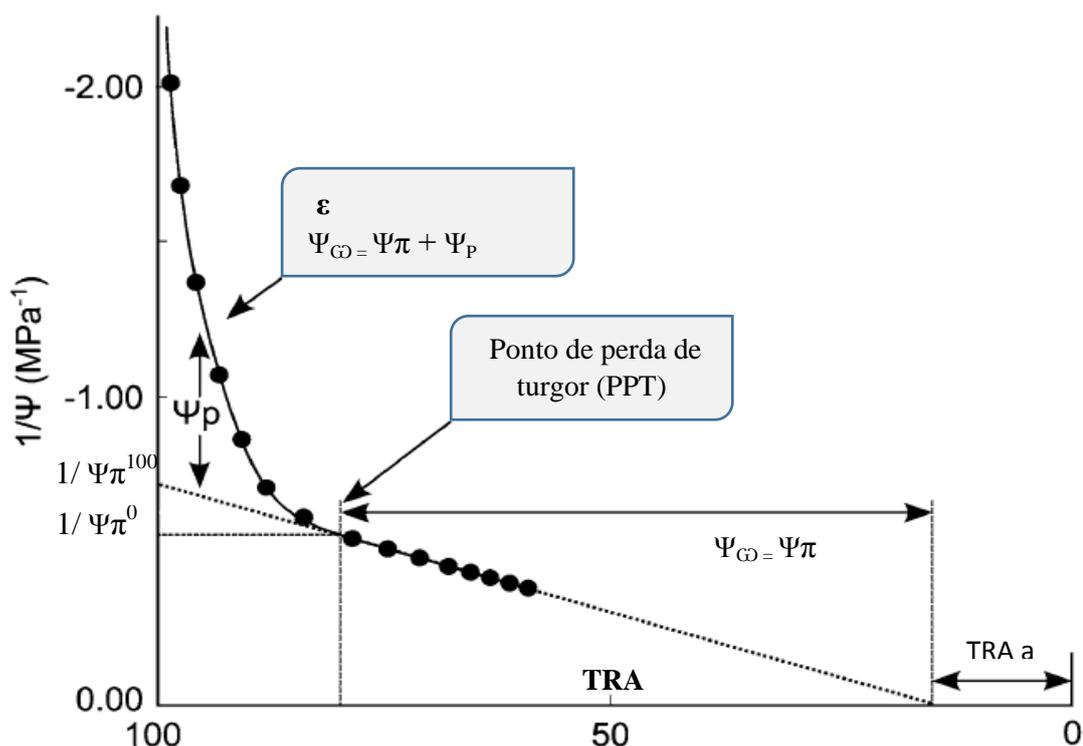


Figura 12. Modelo de curva PV indicando a relação entre o inverso do potencial hídrico ($1/\Psi$) e o conteúdo relativo de água (TRA). **Fonte:** Sanders et al., 2012

3.5 Intercâmbio gasoso

Nas medições do intercâmbio gasoso (taxa fotossintética líquida, taxa transpiratória, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂) foram utilizadas folhas do galho (a terceira do ápice para o caule) totalmente expandidas e em boas condições fitossanitárias aparentes. As medidas foram realizadas as 9h, período de máximo rendimento fotossintético encontrado por Finger (2012), em trabalho realizado com o *C. lanceolatum* na mesma região. Para medição de fotossíntese utilizou-se um sistema portátil modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), (**Fig.15 e Fig. 16**). O equipamento foi ajustado para uma temperatura do bloco de 23°C, umidade relativa do ar de 70%, concentração atmosférica de CO₂ de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e densidade de fluxo de Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) em 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (valor saturante, mas não fotoinibitório).



Figura 13. Medição em campo com LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA).



Figura 14. Cabeça sensora do LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA) em operação.

3.6 Atributos foliares

3.6.1 Área foliar específica

Para determinação da área foliar específica (*AFE*) segundo equação 1, foi extraído um disco foliar de 1 cm de diâmetro de cada amostra, posteriormente seco em estufa de ventilação forçada a 70°C até obter peso constante. A determinação foi obtida pela razão entre a área do disco e a sua massa seca dada em $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (BENINCASA, 2003).

$$AFE = \frac{\pi \cdot r^2}{w_s} \quad \text{Equação 1}$$

Onde $\pi \cdot r^2$ corresponde à área do disco foliar e w_s a sua massa seca.

3.6.2 Pigmentos

A análise de pigmentos foi feita a partir do mesmo material foliar do qual foi feita a medida de potencial hídrico e fotossíntese. Após a coleta as folhas foram acondicionadas em sacos plásticos pretos, contendo pedaços de algodão previamente umedecidos, fechados com fita adesiva e colocados em caixa térmica. Dessa forma as folhas foram transportadas até o laboratório de Ecofisiologia Vegetal (UFMT /FAMEVZ) onde foram processadas as análises.

Para a análise, efetivamente, foram utilizadas duas folhas por repetição, de cada folha foram extraídos seis discos foliares de 0,5 cm de diâmetro (sub-amostra), num total de 12 discos, distribuídos em quatro tubos de ensaio, ou seja, quatro sub-sub-amostras por repetição. Os tubos foram recobertos com papel alumínio, a fim de evitar a degradação dos pigmentos pela ação da luz. Para cada sub-sub-amostra, contendo três discos foliares, fora adicionado 3 mL do solvente orgânico Dimetil Sulfoxido (DMSO), (PORRA et al., 1989). Aguardado o tempo de seis horas para extração máxima de pigmentos, baseado em ensaio prévio realizado por Finger, (2012) em trabalho realizado com o *C. lanceolatum*, 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 2, 3 e 4 propostas por Welburnn (1994).

$$Chl_a = 12,47A_{665} - 3,62A_{649} \quad \text{Equação 2}$$

$$Chl_b = 25,064A_{649} - 6,6A_{665} \quad \text{Equação 3}$$

$$Carotenóides_{totais} = 1000A_{480} - 1,29_{Chl_a} - \frac{53,78_{Chl_b}}{220} \quad \text{Equação 4}$$

Onde Chl_a corresponde a clorofila *a*, Chl_b corresponde a clorofila *b*, A corresponde a absorbância e os valores subscritos, 480; 649; 665 corresponde aos comprimentos de onda das faixas de absorbância medidas pelo espectrofotômetro.

3.7 Análises estatísticas

Na análise estatística das variáveis do intercâmbio gasoso, do teor dos pigmentos cloroplastídicos, da área foliar específica, do potencial hídrico de antemanhã, do potencial hídrico do meio-dia, da diferença entre esses potenciais e das variáveis da curva PV, procedeu-se a análise de variância para medidas repetidas no tempo com teste F com nível de significância $\alpha = 5\%$. Existindo efeito significativo dos fatores ou da interação entre eles, procedeu-se ao teste de médias de Tukey a 5% de probabilidade.

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.

As curvas PV foram ajustadas ao modelo de Schulte e Hickey (1985) através de uma rotina desenvolvida em planilha do Microsoft Excel pelo Professor Dr. Francisco Lobo – UFMT/FAMEVz.

4.0 RESULTADOS

A apresentação dos resultados foi feita obedecendo os resultados da análise estatística para as interações e para os fatores isolados. Esperou-se a partir da escolha das variáveis medidas e da estatística aplicada, avaliar se, e quais as variáveis do intercâmbio gasoso (A , g_s , E e C_i) afetam a assimilação de carbono das espécies estudadas; se há interação entre elas e se há ou não efeitos da sazonalidade. Quanto ao estado hídrico esperou-se a partir dos dados de curva PV, analisar se as espécies estudadas realizam algum tipo de ajustamento celular, seja osmótico ou do módulo de elasticidade da parede celular durante os períodos sazonais de maior contraste (seca e cheia). Das medidas do potencial hídrico de antemanhã e do meio dia esperou-se revelar a capacidade de ressaturação das espécies estudadas pela diferença entre o potencial hídrico de antemanhã e do meio dia ($\Delta\Psi$) nos períodos sazonais analisados. Esperou-se também a partir da análise estatística dos dados do

estado hídrico, verificar se há interação entre estas e as variáveis e as variáveis do intercâmbio gasoso.

4.1 Intercâmbio gasoso

O efeito do período sazonal sobre as taxas fotossintéticas diferiu entre as duas espécies, o que em parte pode ser explicado pela diferença na fenologia foliar entre elas. Apesar de que não foram verificadas diferenças significativas da variável ao longo dos períodos sazonais para o *C. lanceolatum* (**Tab. 1**), a tendência que se verifica pode ser explicada pelo fato de que é no período da vazante que ocorre o lançamento de folhas, ao passo que para o *C. laxum* esse lançamento ocorre num momento anterior. O aumento da atividade fotossintética e transpiratória nas folhas novas do *C. lanceolatum* tem início na vazante de maneira que adentrando o período seco a espécie ainda retém altas taxas fotossintéticas (**Tab. 1**). Por outro lado o período seco afeta negativamente estas variáveis para o *C. laxum*. Para ambas as espécies, há incremento nas taxas fotossintéticas com o aumento na disponibilidade de água no solo, no período de enchente, mas o excesso hídrico verificado no período de cheia novamente afeta negativamente a variável para ambas as espécies (**Tab. 1**).

Tabela 1. Variação sazonal das taxas fotossintéticas líquidas (*A*) para as espécies de estudo.

Espécies	<i>A</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			
	Seca	Enchente	Cheia	Vazante
<i>Combretum laxum</i>	7,48 Ab	19,65 Aa	9,26 Ab	12,37 Ab
<i>Combretum lanceolatum</i>	12,90 Aa	17,26 Aa	12,42 Aa	9,60 Aa

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna e minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 2. Variação sazonal das taxas transpiratórias (*E*) para as espécies de estudo.

Espécies	<i>E</i> ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			
	Seca	Enchente	Cheia	Vazante
<i>C. laxum</i>	1,6605 Ab	10,2411 Aa	2,6832 Ab	3,5523 Ab

<i>C. lanceolatum</i>	2,8512 Aa	6,3156 Aa	2,7094 Aa	3,2451 Aa
-----------------------	-----------	-----------	-----------	-----------

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna e minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A condutância estomática variou somente em função do período sazonal, sendo que o período de enchente foi aquele em que a variável apresentou os maiores valores (**Tab. 3**). Isso explica o fato de que justamente para ambas as espécies, os maiores valores tanto da taxa fotossintética quanto da taxa transpiratória foram encontrados nesse período.

Tabela 3. Variação sazonal da condutância estomática (g_s).

Períodos	g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Seca	0,1099 C
Enchente	0,3651 A
Cheia	0,1663 BC
Vazante	0,2527 B

Médias seguidas de mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A concentração intercelular de CO_2 também foi afetada exclusivamente pelo período sazonal (**Tab. 4**).

Tabela 4. Variação sazonal da concentração interna de CO_2 (C_i).

Períodos	C_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
Seca	195,64 B
Enchente	293,18 A
Cheia	280,41 A
Vazante	299,03 A

Médias seguidas de mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Foi verificado que para ambas as espécies houve um grau de associação significativo entre a condutância estomática e as taxas fotossintéticas e transpiratórias (**Tab. 5**).

Tabela 5. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre a condutância estomática (g_s) e as taxas fotossintéticas (A) e transpiratórias (E) para as espécies de estudo.

Espécies	Variáveis correlacionadas	
	A vs. g_s	E vs. g_s
<i>Combretum laxum</i>	0,9274**	0,7952**
<i>Combretum lanceolatum</i>	0,6628**	0,6234**

** $p < 0,01$

4.2 Atributos foliares

4.2.1 Pigmentos

O efeito do período sazonal sobre os teores dos pigmentos cloroplastídicos analisados diferiu entre as duas espécies. Enquanto para o *C. lanceolatum* não foi verificada qualquer variação significativa nos teores desses pigmentos ao longo dos períodos analisados. Para o *C. laxum* verificou-se maiores teores dos pigmentos analisados no período de cheia (**Tab. 6**, **Tab. 7** e **Tab. 8**). Quando comparadas ambas as espécies, a única diferença verificada foi para os teores de clorofila b no período de cheia, ficando o *C. laxum* com a maior média (**Tab. 7**).

Tabela 6. Variação sazonal do teor de clorofila a para as espécies de estudo.

Espécies	Teor de clorofila a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)			
	Seca	Enchente	Cheia	Vazante
<i>Combretum laxum</i>	66,284 Ab	55,504 Ab	131,770 Aa	93,258 Aab
<i>Combretum lanceolatum</i>	87,910 Aa	90,237 Aa	89,478 Aa	113,070 Aa

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna e minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 7. Variação sazonal dos teores de clorofila *b* para as espécies de estudo.

Espécies	Teor de clorofila <i>b</i> ($\mu\text{g cm}^{-2}$)			
	Seca	Enchente	Cheia	Vazante
<i>Combretum laxum</i>	29,362 Ab	15,051 Ab	98,329 Aa	28,672 Ab
<i>Combretum lanceolatum</i>	28,749 Aa	20,890 Aa	52,433 Ba	40,572 Aa

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna e minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 8. Variação sazonal dos teores de carotenoides para as espécies de estudo.

Espécies	Teor de carotenoides ($\mu\text{g cm}^{-2}$)			
	Seca	Enchente	Cheia	Vazante
<i>Combretum laxum</i>	21,448 Abc	9,178 Ac	52,504 Aa	35,245 Aab
<i>Combretum lanceolatum</i>	33,229 Aa	30,222 Aa	39,667 Aa	49,697 Aa

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna e minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Para ambas as espécies não foi verificado qualquer grau de associação entre os teores dos pigmentos cloroplastídicos e as taxas fotossintéticas (**Tab. 9 e Tab. 10**).

Tabela 9. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre a taxa fotossintética e os pigmentos cloroplastídicos para o *Combretum lanceolatum*.

<i>Combretum lanceolatum</i>				
Variáveis	Fotossíntese	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Carotenoides
Fotossíntese	-			
Clorofila <i>a</i>	-0,2394	-		
Clorofila <i>b</i>	-0,3079	0,8123**	-	
Carotenoides	-0,0332	0,8149**	0,6556**	-

** $p < 0,01$

Tabela 10. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre a taxa fotossintética e os pigmentos cloroplásticos para o *Combretum laxum*.

<i>Combretum laxum</i>				
Variáveis	Fotossíntese	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Carotenoides
Fotossíntese	-			
Clorofila <i>a</i>	-0,1886	-		
Clorofila <i>b</i>	-0,2867	0,8905**	-	
Carotenoides	-0,0674	0,9760**	0,8798**	-

** $p < 0,01$

4.2.2 Área foliar específica

A variação sazonal de *AFE* para ambas as espécies ocorreu apenas no período seco (período em que se consolida o lançamento de folhas no *C. lanceolatum* e se inicia no *C. laxum*), com média significativamente maior em relação aos demais períodos, que apresentaram médias menores e semelhantes (**Tab. 11**).

Tabela 11. Variação sazonal da área foliar específica (*AFE*).

Períodos	<i>AFE</i> (cm ² g ⁻¹)
Seca	61,536 A
Enchente	51,245 B
Cheia	51,410 B
Vazante	44,915 B

Médias seguidas de mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 12. Área foliar específica (*AFE*) para as espécies estudadas.

Espécies	<i>AFE</i> (cm ² g ⁻¹)
----------	---

<i>Combretum laxum</i>	46,762 B
<i>Combretum lanceolatum</i>	57,791 A

Médias seguidas de mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

4.3 Relações hídricas

Para as variáveis de curva PV, nos três períodos analisados, observou-se certo padrão de semelhança dentro das espécies para o potencial osmótico em turgescência plena ($\Psi\pi^{100}$); embora tenha sido observado diferença significativa para o período de vazante, com valores menores para o *C. lanceolatum*, em relação ao *C. laxum* (**Tab. 13**). Para o potencial osmótico em turgescência insipiente não há diferença significativa entre os períodos, há contudo diferença entre as espécies, com médias menores para o *C. lanceolatum* em relação ao *C. laxum* (**Tab. 14**).

Tabela 13. Variação sazonal do potencial osmótico em turgescência plena ($\Psi\pi^{100}$) para espécies estudadas.

Espécies	$\Psi\pi^{100}$ (MPa)		
	Seca	Cheia	Vazante
<i>Combretum laxum</i>	-1,452 Aa	-1,305 Aa	-0,916 Ba
<i>Combretum lanceolatum</i>	-1,311 Aa	-1,558 Aa	-1,886 Aa

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna e minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 14. Potencial osmótico em turgescência insipiente para as espécies estudadas.

Espécies	$\Psi\pi^0$ (MPa)
<i>Combretum laxum</i>	-1,659 B
<i>Combretum lanceolatum</i>	-2,045 A

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Não foi verificado qualquer efeito significativo da espécie, do período sazonal ou da interação entre esses fatores sobre o conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgescência (CRA^o). O valor médio global desta variável neste caso foi de 91,15%.

O módulo volumétrico de elasticidade da parede celular (ϵ) não variou entre as espécies e nem entre os períodos analisados apresentando valor médio global de 18,59 MPa.

O potencial hídrico de antemanhã apresentou diferença significativa apenas entre os períodos sazonais, o mesmo não observado entre as espécies, com valores menores para o período de seca e vazante (**Tab. 15**). O potencial hídrico do meio dia não sofreu efeito da sazonalidade, das espécies estudadas e nem da interação entre esses fatores. O valor médio global da variável foi igual a -2,079 MPa.

Tabela 15. Variação sazonal do potencial hídrico de antemanhã ($\Psi_{\odot am}$).

Períodos	$\Psi_{\odot am}$ (MPa)
Seca	-1,050 A
Enchente	-0,436 B
Cheia	-0,0962 B
Vazante	-1,0383 A

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A variação sazonal da diferença entre o potencial hídrico de antemanhã e do meio dia apresentou diferença significativa apenas entre os períodos (**Tab.16**), o mesmo não ocorrendo entre as espécies, com valores maiores para o período de cheia indicando uma maior variação na demanda evaporativa da atmosfera.

Tabela 16. Variação sazonal da diferença entre o potencial hídrico de antemanhã e o potencial hídrico ao meio dia.

Períodos	$\Delta\Psi_{\odot}$ (MPa)
Seca	1,4656 AB
Enchente	1,6148 AB
Cheia	1,8910 A
Vazante	1,2100 B

Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Para ambas as espécies não foi verificado qualquer grau de associação significativa entre as variáveis do intercambio gasoso (taxa fotossintética, taxa transpiratória, condutância estomática e concentração intercelular de CO_2) e as variáveis do estado hídrico atual das plantas (potencial hídrico de antemanhã, potencial hídrico ao meio dia e a diferença entre esses dois potenciais), exceto para a concentração intercelular de CO_2 e o potencial hídrico de antemanhã para o *C. laxum* (**Tab. 17** e **Tab. 18**).

Tabela 17. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre as variáveis do estado hídrico (potencial hídrico de antemanhã, $\Psi_{\odot\text{am}}$; potencial hídrico ao meio dia, $\Psi_{\odot\text{md}}$ e diferença entre esses potenciais, $\Delta\Psi_{\odot}$) e as variáveis do intercambio gasoso (taxa fotossintética, A ; condutância estomática, g_s ; taxa transpiratória, E e concentração intercelular de CO_2 , C_i) para o *Combretum laxum*.

Variáveis	A	g_s	E	C_i
$\Psi_{\odot\text{am}}$	0,3943	0,3398	0,3389	0,4804*
$\Psi_{\odot\text{md}}$	-0,1598	-0,1510	-0,1268	-0,0811
$\Delta\Psi_{\odot}$	0,2495	0,0991	0,2058	0,1338

* $p < 0,05$

Tabela 18. Coeficientes de correlação linear de Pearson entre as variáveis do estado hídrico (potencial hídrico de antemanhã, $\Psi_{\odot am}$; potencial hídrico ao meio dia, $\Psi_{\odot md}$ e diferença entre esses potenciais, $\Delta \Psi_{\odot}$) e as variáveis do intercambio gasoso (taxa fotossintética, A ; condutância estomática, g_s ; taxa transpiratória, E e concentração intercelular de CO_2 , C_i) para o *Combretum lanceolatum*.

Variáveis	A	g_s	E	C_i
$\Psi_{\odot am}$	-0,0088	-0,0353	0,2177	0,1660
$\Psi_{\odot md}$	0,0442	-0,0739	-0,1013	0,1252
$\Delta \Psi_{\odot}$	0,0599	0,0026	0,3009	0,0187

* $p < 0,05$

5.0 DISCUSSÃO

A interação entre os fatores sobre A é explicada em parte pelas características fenológicas particulares de cada espécie e pelas variações sazonais na disponibilidade hídrica do solo. No *C. laxum*, a consolidação do lançamento foliar ocorre no início da enchente, período em que se inicia o processo de saturação hídrica do solo. Folhas recém expandidas geralmente apresentam taxas fotossintéticas menores que folhas fisiologicamente mais maduras e a medida em que estas avançam em sua ontogenia, novamente ocorre uma redução do potencial fotossintético até a senescência. Posteriormente, o processo de maturação das folhas no *C. laxum* ocorre na vazante, mas o subsequente período sazonal de seca afeta negativamente a sua taxa fotossintética. Já o *C. lanceolatum* tem seu pico de lançamento foliar no período de vazante, período em que começa a ocorrer a diminuição da disponibilidade hídrica no solo, com subsequente maturação no período de seca, sem que as folhas tenham afetado o seu potencial fotossintético.

O maior grau de associação entre g_s e A e entre E e A verificado no *C. laxum* sugere que as variações sazonais de A para essa espécie estão mais reguladas pelo comportamento estomático que no *C. lanceolatum*.

As taxas de assimilação de CO_2 verificadas em ambas as espécies nos períodos de seca, cheia e vazante no presente estudo estão dentro dos parâmetros encontrados por Palhares et al., (2010), entre 4 e 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para espécies arbóreas ou arbustivas do cerrado (durante a estação chuvosa). Os valores encontrados para as espécies em estudo no período de enchente são superiores aos parâmetros encontrados Palhares et al. (2010).

Os resultados obtidos para Ψ_{am} , Ψ_{md} e $\Delta\Psi$ indicam que ambas as espécies possuem comportamento isoídrico semelhante ao de espécies lenhosas do cerrado, onde diante da redução da oferta hídrica no solo reduzem a condutância estomática a um nível capaz de , simultaneamente, evitar a completa dessecação foliar e manter a assimilação de carbono, (PALHARES et al., 2010), corroborado pelo fato de que a capacidade de ressaturação noturna das espécies estudadas foram suficientemente satisfatórias para que não houvesse interferência na assimilação de carbono (**Tab. 17 e Tab. 18**), indicando que a restrição imposta pela condutividade hidráulica não foi fator decisivo no controle do intercâmbio gasoso. Os valores de Ψ_{am} encontrados para *C. lanceolatum* e para *C. laxum* 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 Ψ_{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).

Quanto a capacidade de ajustamento infere-se a partir dos resultados obtidos de Ψ_{π}^{100} , Ψ_{π}^0 e ε que não há qualquer tipo de ajustamento, seja osmótico, seja do módulo volumétrico de elasticidade da parede celular, para ambas as espécies, corroborado pelo fato de o Ψ_{π}^{100} e o Ψ_{π}^0 não diferirem significativamente entre os períodos de maior contraste hídrico, inundado e seco, (**Fig. 13 e Fig. 14**). Os valores encontrados para ambas as espécies, apontam para uma intrínseca constância de considerável concentração de solutos osmoticamente ativos nas células e rigidez da

parede celular, atributos capazes de conferir a essas espécies a capacidade de manter um potencial hídrico satisfatório, mesmo em condições de estresse hídrico. O comportamento das espécies estudadas se enquadra dentro nos resultados apresentados por Palhares et al., (2010), o qual sugere que em geral espécies lenhosas do cerrado se caracterizam por um comportamento isoídrico bastante peculiar: durante a estação seca, à aurora (ou seja, após a recarga noturna dos reservatórios hídricos da planta), o potencial hídrico foliar tende a ser menor que durante a estação chuvosa (-0,2 a -0,3 MPa na estação chuvosa e -0,4 a -0,7 MPa na estação seca). Porém, entre 12 e 14 horas (ou seja, no horário de máxima demanda transpiratória da planta), o potencial hídrico foliar tende a ser o mesmo (-1,4 a -1,8 MPa) nas estações seca e chuvosa (Perez & Moraes 1991a, Perez & Moraes 1991b, Wenhui & Prado 1998, Medina & Francisco 1994, Meinzer et al. 1999, Naves-Barbiero et al., 2000).

A área foliar específica (*AFE*) é um parâmetro fundamental para o crescimento de plantas pois reflete a sua capacidade fotossintética e caracteriza a adaptação das plantas ao ambiente (NESLIHAN, 2013). A área foliar específica é importante também para avaliação de trocas gasosas com a atmosfera (POORTER, 1999). Segundo Lobo et al. (2010), está intimamente associada a ontogenia foliar. Por essas razões *AFE* é considerado fator-chave em vários estudos ecológicos sobre fotossíntese, respiração, biomassa, utilização de recursos e estratégias de crescimento das espécies de plantas (Reich et al., 1991, Wilson et al., 1999, Li et al., 2005, Liu et al., 2008). O aumento de *AFE* observado para ambas as espécies estudadas no período seco apontam para aspectos fenológicos associados à ontogenia foliar, uma vez que o lançamento de folhas novas para o *C. lanceolatum* (espécie com maiores médias de *AFE*) ocorre no período de vazante, adentrando o período seco, ainda com folhas tenras e coincidindo com o período de lançamento de folhas novas do *C. laxum* desta forma contribuindo majoritariamente para o aumento dos valores de *AFE* no período. NESLIHAN, (2013) sugere em estudo realizado com espécie decídua que a idade da folha afeta área *AFE* de modo que esta correlaciona-se negativamente com a massa seca de folhas, e não apresenta correlação significativa com a área foliar. Isto significa que *AFE* está intimamente relacionada ao acúmulo de biomassa nas folhas e pode ser afetada indiretamente por quaisquer fatores que

influenciem na produção de biomassa. Resultados também obtidos por Liu et al. (2008) e Lobo et al. (2010).

O aumento da capacidade fotossintética em condições de alta irradiância é devido ao incremento na atividade e concentração da Rubisco nos cloroplastos e no número e volume dos cloroplastos (OGUCHI et al., 2003). Em condições de estresse hídrico os teores de clorofila nas folhas podem ser reduzidos, pela degradação e até mesmo pela não síntese, e assim afetar *A*, (JALEEL et al., 2009; DIN et al., 2011; ASHARAF e HARRIS, 2013); contudo, para este estudo não foi verificada qualquer correlação entre os pigmentos cloroplastídicos e *A*, para nenhuma das espécies em nenhum dos períodos analisados (**Tab.9 e Tab. 10**), indicando que o estresse hídrico sofrido não foi severo o suficiente a ponto de interferir em *A* pela redução dos teores de clorofila, diferindo dos resultados obtidos por Massacci et al., (2008) em *Gossypium hirsutum* e Kiane et al., 2008 em *Helianthus annuus*. Os valores significativamente diferentes da concentração de clorofila *b* no período de cheia podem ser reflexo da senescência natural das folhas, haja visto que *C. laxum* tem seu pico de emergência foliar no final período seco (constatação feita em visita de campo).

6.0 CONCLUSÃO

A sazonalidade climática, afetou de forma particular o intercâmbio gasoso das espécies em estudo, o *C. laxum* e o *C. lanceolatum*. A taxa fotossintética e a taxa transpiratória não variaram significativamente no *C. laceolatum* ao longo dos períodos sazonais, contudo, para essa espécie, verificou-se a tendência de menores valores da taxa fotossintética no período de vazante. Para o *C. laxum* foi no período da enchente que as taxas fotossintética e transpiratória alcançaram as maiores médias (significativamente superiores aos demais períodos) e no seco os menores (diferindo significativamente apenas do período da enchente). Esses resultados sinalizam para um possível efeito diferencial do período sazonal sobre a assimilação do carbono nas

espécies. Enquanto o período de vazante causa redução na taxa fotossintética do *C. lanceolatum*, aparentemente por um efeito não estomático (porque não se verifica variação significativa da condutância estomática e da taxa transpiratória, além do que o grau de associação entre g_s e A para essa espécie é menor do que no *C. laxum*), é o período seco que causa esse mesmo efeito no *C. laxum*.

A capacidade de ressaturação de ambas as espécies, evidenciada pelo potencial hídrico de antemanhã, variou com a sazonalidade, sendo mais efetivos durante os períodos de enchente e cheia e menos efetivos durante a vazante e a seca. Ainda do ponto de vista das relações hídricas ambas as espécies não apresentaram variações significativas do conteúdo relativo de água a plena turgência e do módulo volumétrico de elasticidade da parede celular. As variações no potencial osmótico à turgescência plena e a turgescência insipiente não revelam claramente a busca por um ajuste sazonal dessas variáveis. Aparentemente a relativa constância dos valores das variáveis das relações hídricas verificada para ambas as espécies, ao longo dos períodos sazonais, sugerem uma adaptação à qualquer variação extrema na disponibilidade de água no ambiente.

7.0 SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Poucos trabalhos têm sido realizados com raízes, em especial de espécies invasoras, deixando algumas lacunas a serem preenchidas. Dentre elas e de especial interesse está o estudo do comportamento dessas estruturas em condições de hipóxia em períodos prolongados de inundação. De igual importância e interesse estão a compreensão dos efeitos da inundação na desestruturação de aquaporinas e o estudo das vias metabólicas dessas espécies, conhecimento necessário à compreensão de seus processos fisiológicos bem como mecanismos de interação com o meio.

8.0 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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.

ALPERT, P.; Bone E, Holzapfel C. **Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants.** Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 3:52–66, 2000.

ALVAREZ M.A.; Cushman J.H. **Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California.** Ecological Applications 12:1434–1444, 2002.

ANGERMEIER P.L.; Karr J.R. **Biological integrity versus biological diversity as policy directives.** BioScience 44:690–697, 1994.

ANSLEY, R.J.; JACOBY, P.W.; MEADORS, C.H.; LAWRENCE, B.K. **Soil and leaf water relations of differentially moisture stressed honey mesquite (*Prosopis glandulosa* Torr).** Journal of Arid Environments, London, v.22, n.1, p.147-159, 1992.

AMTHOR, J.S. **The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley. Respiration Paradigms: 30 Years Later.** Ann. Bot. 86, 1-20, 2000.

ASHRAF, M. and P.J.C. Harris. **Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants.** Plant Sci., 166: 3-16, 2004.

ASHTON, P.M.S., BERLYN, G.P. **Leaf adaptations of some Shorea species to sun and shade.** New Phytologist.v. 121, p. 587-596, 1992.

BANSAL, S., GERMINO, M.J. **Carbon balance of conifer seedlings at timberline: relative changes in uptake, storage and utilization.** Oecologia 158, 217-227, 2008.

BAZZAZ F.A. **Physiological ecology of plant succession.** Annual Review Ecologyst 10:351-371, 1979.

BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A. **Physiological ecology of tropical succession: a comparative review.** Ann. Rev. Ecol. Syst. 11, 287-310, 1980.

BERGONCI, J. I. et al. **Potencial da agua na folha como um indicador de déficit hídrico em milho.** Revista Brasileira de Agrometeorologia, Santa Maria, v. 35, n. 8, p. 1531-1540, 2000.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas.** Jaboticabal: FUNEP, 42 p., 2003.

BJÖRKMAN, O. **Responses to different quantum flux densities.** In: **Encyclopedia of Plant Physiology.** Vol. I. New Series. LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Eds.) Berlin: Springer-Verlag. p. 57-107, 1981.

BRETON, J.L., Jourdan, H., Chazeau, J., Orivel, J & Dejean, A. **"Niche opportunity and ant invasion: the case of Wasmannia auropunctata in a New Caledonian rain forest"**. Journal of Tropical Ecology, v. 21, p. 93-8, 2005.

BROUWER, R. **Functional equilibrium: sense or nonsense?** Neth. J. Agric. Sci.31:335-348, 1983.

BURROWS, F.J., MILTHORPE, F.L. **Stomatal conductance in the control of gas exchange.** In: KOZLOWSKY, T.T. (Ed.) Water deficits in plant growth. New York: Academic Press. v. 47, p. 103-152, 1976.

CADAVID-GARCIA, E.A. **O clima no Pantanal Mato-Grossense.** Corumbá, EMBRAPA/UEPAE de Corumbá. 42p. (EMBRAPA. UEPAE de Corumbá. Circular Técnica,14), 1984.

CALHEIROS, D. F. **Influência do pulso de inundação na composição isotópica (^{13}C e ^{15}N) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal - MS).** 164 p. Tese (Doutorado em Ciências, área de concentração Energia Nuclear na Agricultura) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, 2003.

CARVALHO, J.O.P. **Dinâmica de florestas naturais e sua implicação para o manejo florestal.** In: **Curso de Manejo Florestal Sustentável.** Curitiba, Embrapa/CPNF, 252p., 1997.

CECHIN, I; Rossi, S.C.; Oliveira, V.C.; Fumis, T.F. **Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit.** *Photosynthetica*, v.44, n.1, p.143-146, 2006.

CHAZDON, R.L., KAUFMANN, S. **Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation.** *Funct. Ecol.* 7: 385-394, 1993.

CHAZDON, R.L., R.W. PEARCY, D.W. Lee and N. Fetcher. **Photosynthetic response of tropical forest plants to contrasting light environments.** In *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Eds. S.S. Mulkey, R.L. Chazdon and A.P. Smith. Chapman and Hall, New York, pp 5–55, 1996.

DALE, J.E. **Control of leaf expansion.** *Annual Review of Plant Physiology*, 39:267–295, 1988.

DALE V.H.; Beyeler S.C. **Challenges in the development and use of ecological indicators.** *Ecological Indicators* 1:3–10, 2001.

DALE V.H.; Brown SC, Haeuber RA, Hobbs NT, Huntly N, Naiman RJ, Riebsame WE, Turner MG, Valone T.J. **Ecological principles and guidelines for managing the use of land.** *Ecological Applications* 10:639–670, 2000.

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

DAMASCENO-JUNIOR, G. A.; Semir, J.; Santos, F. A. M.; Leitão FILHO, H. F.; **Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil.** *Flora* 200, v. 2, p. 119-135, 2005.

DAEHLER C.C. **Upper-montane plant invasions in the Hawaiian Islands: patterns and opportunities.** *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7:203–216, 2005.

DIN M.R., F. Ullah, M. Akmal, S. Shah, N. Ullah, M. Shafi, J. Bakht and W. Zhou. **Effects of cadmium and salinity on growth and photosynthesis parameters.** *Pak J. Bot.*, 43:333-340, 2011.

DUKES J.S.; Mooney H.A. **Does global change increase the success of biological invaders?** *Trends in Ecology & Evolution* 14:135–139, 1999.

EVANS, J.R. **Photosynthetic and nitrogen relationships in leaves of C3 plants.** *Oecologia*.v.78, p. 9-19, 1989

EVERETT, R.A. **"Patterns and pathways of biological invasions".** *Trends in Ecology & Evolution*, v. 15, p. 177–178, 2000.

EXELL, A.W. **The genera of Combretaceae.** *Journal of Botany* 69:113-128, 1931.

FALKOWSKI, P.; Scholes, R. J.; Boyle, E.; Canadell, J.; Canfield, D.; Elser, J.; Gruber, N.; Hibbard, K.; Hogberg, P.; Linder, S.; Mackenzie., F. T.; Moore, B.; Pedersen, T.; Rosenthal, Y.; Seitzinger, S.; Smetacek, V.; Steffen, W.; The global

carbon cycle: **A test of our knowledge of earth as a system.** *Science*, v. 290, p 291-296, 2000.

FANTIN-CRUZ, I.; Girard, P.; Zeilhofer, P.; Collischonn, W.; Cunha, C. N.; **Unidades fitofisionômicas em mesoescala no Pantanal Norte e suas relações com a geomorfologia.** *Revista Biota Neotropica*, v. 10, n. 2, 2010.

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

FINGER, A.; **Variação sazonal do potencial fotossintético em *Combretum lanceolatum* Pohl.** 2012. Dissertação (Mestrado em Física Ambiental), Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 64p., 2012.

FOYER, C.H. & PAUL, M.J. **Source-sink relationships.** *Encyclopedia of life sciences. Plant Physiology* 78: 519-524, 2001.

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.

GARCÍA-PLAZAOLA, J. I.; Hernández, A.; Becerril, J. M. **Photoprotective responses to winter stress in evergreen mediterranean ecosystems.** *Plant Biology*. v.2, n.5, p.530–535. *Set.*, 2000.

GENTRY, A.H.. **The distribution and evolution of climbing plants.** Pp. 3-53. In: F.E. Putz & H.A. Mooney. *The Biology of Vines.* Cambridge, Cambridge University Press., 1991.

GIVNISH, T.J. **On the economy of plant form and function.** Cambridge University Press, Cambridge, 717 p., 1986.

GONÇALVES, J.F.C., SILVA, C.E.M., GUIMARÃES, D.G. **Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação.** *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 44(1): 8-14, 2009.

GOULD, S.J. **Allometry and size in ontogeny and phylogeny.** *Biological Reviews*, 41, 587-640, 1966.

HEGER T, Trepl L. **Predicting biological invasions.** *Biological Invasions* 5:313–321, 2003.

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, p. 605-618, 1995

HOOPER D.U.;Chapin FS III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Seta'la'H., Symstad A.J.,

Vandermeer J., Wardle D.A. **Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge**. *Ecological Monographs* 75:3–35, 2005.

HSIAO, T.C. **Plant responses to water stress**. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 24: 519-570. Pospisilová, J.; Santrucek, J. 1994. Stomatal patchiness. *Biologia Plantarum*, 36(4): 481-510, 1973.

HUNT, R. **Basic growth analysis**. London: Unwin Hyman, 112 p., 1990.

IPONGA D.M.; Milton SJ, Richardson D.M. **Superiority in competition for light: a crucial attribute defining the impact of the invasive alien tree *Schinus molle* (Anacardiaceae) in South African savanna**. *Journal of Arid Environments* 72:612–623, 2008.

JALEEL, C. A.; Manivannan, P., Wahid, A., Frooq, M., Al-Juburi, H. J. Somasundaram, R., Panneerselvam, R. **Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition**. *International Journal Agricultural Biology*, 11, p. 100-105, 2009.

JANSON, C.H., TERBORGH, J. & EMMONS, L.H. **Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest**. *Biotropica* 13:1-6, 1981.

JONES, R.H; Mcleod, K.W. **Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallowtree e carolina ash seedlings**. *Forest Science*, 30:851852, 1990.

JUNK, W.J. **Áreas inundáveis: um desafio para limnologia**. *Acta Amazonica*, v.10, n.4, p. 775-795, 1980.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B. ; SPARKS, R. E . **The flood pulse concept in river floodplain systems**. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci, Canadá*, v. 106, p. 110-127, 1989.

JUNK, W. J.; SILVA, C. J. da. **O conceito do pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso**. In: SIMPÓSIO SOBRE RECURSOS NATURAIS E SÓCIO-ECONÔMICOS DO PANTANAL 2, Corumbá. Manejo e conservação. Anais ... Corumbá: EMBRAPA – CPAP, 1999. p. 17-28, 1999.

JUNK, W.J. **The flood pulse concept of large rivers: learning from the tropics**. *Verrh. Internat. Verein. Limol.*, 27, p. 3950-g3953, 2001.

KATERJI, N.; ITIER, B.; FERREIRA, I. **Etude de quelques critères indicateurs de l'état hydrique d'une culture de tomate en région semi-aride**. *Agronomie, Paris*, v.8, n.5, p.425-433, 1988.

KENNEDY, R A.; Rumpho, M. E.; Fox, T. C. **Anaerobic metabolism in plants**. *Plant Physiology*, v. 100, p. 1-6, 1992.

KERCHEER SM, Herr-Turoff A, Zedler JB **Understanding invasion as a process: the case of *Phalaris arundinacea* in wet prairies**. *Biological Invasions* 9:657–665, 2007.

KIANY, S. P.; P. Maury, A. Sarrafi and P. Grieu., **QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions.** *Plant Science*, 175, p. 565-573, 2008.

KITAJIMA, K. **Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees.** *Oecologia*, 98, 419-428, 1994.

KITAJIMA, K. **Ecophysiology of tropical tree seedlings.** In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon e A. P. Smith (Eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, p. 559-597, 1996.

KLICH, M.G. **Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity.** *Environmental and Experimental Botany*, v. 44, p. 171-183, 2000.

KOZLOWSKI, T. T.; Kramer, P.J.; Pallardy, S. G. **The physiological ecology of woody plants.** San Diego: Academic Press, 657p., 1991.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal.** RIMA, São Carlos. 2000, 531p.

LAVOREL, S.; PRIEUR-RICHARD, A-H.; GRIGULIS, K. **Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes.** *Diversity & Distributions*, v. 5, p. 41-49, 1999.

LAWRENCE, G.H.M. **The Taxonomy of Vascular Plants.** Macmillan, New York, 1951.

LEE, D.W.; BASKARAN, K.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.H. **Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rainforest tree seedling development.** *Ecology* 72: 568-580, 1996.

LI, Y. Johnson D.A.; Su Y., Cui J. and Zhang T. **Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes.** *Bot. Bull. Acad. Sinica* 46: 127-134, 2005.

LIBERATO, M.A.R., GONÇALVES, J.F.C., CHEVREUIL, L.R., NINA JR., A.R., FERNANDES, A.V., SANTOS JR, U.M. **Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minuartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery.** *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 18: 315-323, 2006.

LIU J. Zeng D.; Lee D.K.; Fan Z. and Zhong L. **Leaf traits and their interrelationship of 23 plant species in southeast of Keerqin Sandy Lands, China.** *Front. Biol. China* 3: 332-337, 2008.

LOBO, F.A.; RODRIGUEZ ORTIZ, C.A.; LUCENA I.C.; ARDUIN M. **Efeito da irrigação e da ontogenia sobre a estimativa da área foliar de *Hancornia speciosa* Gómez (Mangabeira).** *Rev. Bras. Frutic.*, Jaboticabal - SP, v. 32, n. 3, p. 754-762 Setembro, 2010.

MACK, M.C., D'Antonio C.M. **Impacts of biological invasions on disturbance regimes.** *Trends in Ecology & Evolution* 13:195– 198, 1998.

MASSACCI, A.; S. M. Nabiev; L. Pietrosanti, S.K. Nematov, T. N. Chernikova, K. Thor and J. Leipner. **Response of photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging.** Plant Physiology Biochem, 46, p. 189-195, 2008.

MATOS, D. M. S.; PIVELLO, V. R. **O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres - alguns casos brasileiros.** Ci. Cult., v. 61, n. 1, p. 27-30, 2009.

MARENCO, R.A.; Lopes, N.F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral.** UFV. Viçosa, 451p., 2005.

McMICHAEL, A.J. & Bouma, M.J. "**Global changes, invasive species, and human health**". In: Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. (Eds), *Invasive species in a changing world.* Island Press, Washington, 2000.

McNELLY, J. A., Mooney, H. A., Neville, L. E., Schei, P. & Waage, J. K. (eds) **A global strategy on invasive alien species.** IUCN Gland, Switzerland & Cambridge, UK, 2001.

MEDINA, E. & FRANCISCO, M. **Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology.** Tree Physiology, 14: 1367-1381, 1994.

MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G., FRANCO, A.C., BUSTAMANTES, M., IGLER, E., JACKSON, P., CALDAS, L. & RUNDEL, P.W. **Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species.** Functional Ecology, 13(2): 273-282, 1999.

MEYERSON, L.A. and MOONEY, H.A. **Invasive Alien Species in an Era of Globalization.** Frontiers in Ecology and the Environment. 5(4): 199-208, 2007.

MIRANDA, E.J., VOURLITIS, G.L., PRIANTE-FILHO, N., PRIANTE, P.C., CAMPELO Jr., J.H., SULI, G.S., FRITZEN, C.L., LOBO, F.A., SHIRAIWA, S. **Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the rain-savanna transition of the southern Amazon basin.** J. Trop. Ecol. 21, 451-460, 2005.

MIRANDA, L.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.

MONTGOMERY, R. **Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient.** Tree Physiology 24, 155–167, 2004.

MOONEY, H. A. e DRAKE, J. A. **Ecology of Biological Invasion of North America and Hawaii**—Ecological Studies 58. New York: Springer Verlag., 1986.

MOONEY, H.A., Mack, R.N., McNeely, J.A., Neville, L.E., Schei, P.J. & Waage, J.K. (eds.), **Invasive alien species: a new synthesis**. SCOPE Series, Island Press, Washington, 2005.

NAVES-BARBIERO, C.C., FRANCO, A.C., BUCCI, S.J. & GOLDSTEIN G. **Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado**. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 12(2): 119-134, 2000.

NESLIHAN, K. **Effects of leaf and plant age on specific leaf area in deciduous tree species *Quercus cerris* L.Var. *Cerris***. Bangladesh, J.Bot. 42(2): 301-306, 2013.

NIINEMETS, U.; Díaz-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.

OGUCHI, R., HIKOSAKA, K., HIROSE, T. **Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy**. Plant, Cell and Environment. v. 26, p. 505-512, 2003.

OREN, R.; Sperry, J.S.; Katul, G.G.; Pataki, D.E.; Ewers, B.E.; Phillips,N.; Schafer, K.V.R. **Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit**. Plant, Cell and Environment , 22(12): 1515-1526, 1999.

PALHARES, Franco, A. C e Zaidan L. B. P. **Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa**. Revista brasileira de biociências. p. 213 – 220, 2010.

PEREZ, S.C. & MORAES, J.A. **Curso diário e sazonal da água e da condutância estomática em espécies de cerrado**. Revista Brasileira de Biologia, 51(4): 805-811, 1991a.

PEREZ, S.C. & MORAES, J.A. **Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado**. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 3(1): 27-37, 1991b.

PERRINGS, C.; Dehnen-Schmutz K., Touza J., Williamson M. **How to manage biological invasions under globalization**. Trends in Ecology & Evolution 20:212–215, 2005.

PIMENTEL, D. Zuniga, R., and Morrison, D. **Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States**. Ecol. Econ., 2005.

POOLE, I., WEYERS, J.D.B., LAWSON, T., RAVEN, J.A. **Variation in stomatal density and index: implications for paleoclimatic reconstructions**. Plant, Cell and Environment.v. 19, p. 705-712, 1996.

- POTT, A.; POTT, V.J. **Plantas do Pantanal**. Corumbá: EMBRAPA-CPAP; Brasília: EMBRAPA-SPI, 320p., 1994.
- POTT, A.; POTT, V. J.; **Flora do Pantanal: listagem atual de fanerógamas**. In: SIMPOSIO SOBRE RECURSOS NATURAIS E SÓCIO-ECONÔMICOS DO PANTANAL, nº 2, Corumbá – MS, 1996. Manejo e conservação: anais. Corumbá: Embrapa Pantanal, p. 297-325, 1999.
- POTT, V. J.; POTT, A.; **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília, Embrapa, p. 404, 2000.
- POTT, A.; Oliveira A. K. M.; Damasceno-Junior, G.A. e Silva, J. S. V. **Plant diversity of the Pantanal Wetland**. Braz. J. Biol., vol. 71, no. 1 (suppl.), p. 265-273, 2011.
- POORTER, L. **Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits**. Functional Ecology, 13:396-410, 1999.
- PRADO, A.L.; Heckman, C.W. & MARTINS, F.M.. **The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: II. The aquatic macrophyte vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil**. Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie v.79 n.4 p.569-589, 1994.
- PRADO, M.J.; Ortiz, C. E. R.; Lobo, F. A.; Vourlitis, G. L.; **Seasonal variations in water relations of two species of *Combretum* genus at Mato Grosso Pantanal**. In: II COMBRAU (Congresso brasileiro de áreas úmidas). Cuiabá – MT, 2014.
- PRANCE, G.T. **A note on the probable pollination of *Combretum* by *Cebus***. Biotropica 12:239, 1980.
- PYSEK P. **Clonality and plant invasions: can a trait make a difference?** In: de Kroon H, van Groenendael J. The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 1997.
- RANDALL, J.M. **Weed control for the preservation of biological diversity**. Weed Technology 10:370–383, 1996.
- RAVEN, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. **Biologia Vegetal**. Ed. Gunabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906p., 2001.
- REICH P.B., Walters M.B., and Ellsworth D.S. **Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees**. Plant, Cell and Environ. 14: 251- 259, 1991.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., TJOELKER, M.G., VANDERKLEIN, D.,BUSCHENA, C. **Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate**. Functional Ecology 12, 395–405, 1998.
- REICH, P.B.; HINCKLEY, T.M. **Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species**. Ecology, New York, v.3, p.719-726, 1989.

REICHARD, S.H. White P. **Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States**. *BioScience* 51:103–113, 2001.

REJMANEK, M. D.M., Richardson, S.I., Higgins, M., Pitcairn & E. Grotkopp. **"Ecology of invasive plants: state of the art"**. In: Mooney, H.A., McNeely, J.A., L. Neville, Schei, P.J., & Waage, J. (editors) *Invasive alien species: a new synthesis*. Island Press, Washington, DC, pp104–162, 2005.

REJMÁNEK, M. & Richardson D.M. **"What attributes make some plant species more invasive?"** *Ecology*, 77: 1655–1661, 1996.

RESENDE, E.K. de. **Formulação de meios para promover a conservação da pesca no rio Taquari-MS: projeto Implementação de Práticas de Gerenciamento Integrado de Bacia Hidrográfica para o Pantanal e Alto Paraguai**. [S.l.]:ANA/GEF/PNUMA/OEA,75p., 2003 (Relatório Final. Não publicado).

RESENDE, E.K. de **Pulso de inundação: processo ecológico essencial à vida no Pantanal** [recurso eletrônico] / Emiko Kawakami de Resende. – Corumbá: Embrapa Pantanal, 16 p., 2008 (Documentos / Embrapa Pantanal, ISSN 1981-7223; 94).

RICHARDSON, D.M.; Pyšek P. **Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility**. *Progress in Physical Geography* 30:409–431, 2006.

ROÇAS, G., BARROS, C.F., SCARANO, F.R. **Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest**. *Trees*.v. 11, p. 469-473, 1997.

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.

SANTOS, S. A.; CUNHA, C. N.; TOMÁS, W.; ABREU, U. G. P.; ARIEIRA, J.; *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 66 – EMBRAPA. **Plantas Invasoras no Pantanal: Como Entender o Problema e Soluções de Manejo por Meio de Diagnóstico Participativo**, Agosto, 2006.

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.

SILVA, M.P.; MAURO, R.; MOURÃO, G.; COUTINHO, M.; **Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo**. *Rev.Brasil.Botânica*. v. 3, n.2, p.143-152, jun., 2000.

SILVESTRINE, M.; VÁLIO, I.F.M.; MATTOS, E.A. **Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous Tropical Forest**. *Revista Brasil. Bot.*, V.30, n.3, p.463-474, jul.-set., 2007.

SIMBERLOFF D, Von Holle B. **Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?** *Biological Invasions* 1:21–32, 1999.

SOARES,A.F.; SILVA,J.DOSS.V.DA; FERRARI, D.L.. **Solos da paisagem do pantanal – adequação para o atual sistema de classificação.** In: Anais do 1º Simpósio de Geotecnologias no Pantanal. Campo Grande, Brasil. Embrapa Informática Agropecuária/INPE. p. 275-284, 2006.

SOUZA, G.M., RIBEIRO, RV. SATO, AM., OLIVEIRA, MS. **Diurnal and seasonal carbon balance of four tropical tree species differing in successional status.** *Brazilian Journal Biology*, 68, 781-793, 2008.

STACE, C. A.; Combretaceae. In: SMITH, N; MORI, S. A.; HENDERSON, A.; STEVENSON, D. W.; HEALD, S. V.; **Flowering Plants of the Neotropics.** *United Kingdom, The New York Botanical Garden.* Princenton University Press, p. 110-111, 2004.

STRAYER DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML. **Understanding the long-term effects of species invasions.** *Trends in Ecology & Evolution* 21:645–651, 2006.

SUZUKI, S., NAKAMOTO, H., KU, M. S. B. & EDWARDS, G. E. **Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity, and metabolite levels in wheat.** *Plant Physiology* 84, 1244-1248, 1987.

TICHÁ, I., CATSKY, T., HODÁNOVÁ, D., POSPISILOVA, T., KASE, M. & SESTÁK, Z. **Gas exchange and dry matter accumulation during leaf development.** In: *Photosynthesis During Leaf Development* (Ed. by Z. Sesták), pp. 157-216. Dr W. Junk, Dordrecht, 1985.

TJOELKER, M. G., REICH, P. B., OLEKSYN, J. **Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species.** *Plant, Cell and Environment*, 22,767–778, 1999.

TYREE, M. T., Hammel H. T. **The measurement of turgor pressure and water relations of plant by the pressure-bomb technique.** *J. Exp. Bot.*23: 267-282, 1972.

THOMPSON, W.A., HUANG, L.K. & KRIEDEMANN, P.E. **Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees.** II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology* 19:19 – 42, 1992.

TRUSCOTT A.M, Soulsby C., Palmer S.C.F., Newell L., Hulme P.E. **The dispersal characteristics of the invasive plant *Mimulus guttatus* and the ecological significance of increased occurrence of high-flow events.** *Journal of Ecology* 94:1080–1091, 2006.

VIKAS, N. **Supplemental UV-B radiation induced changes in growth, pigments and antioxidant pool of bean (*Dolichos lab lab*) under field conditions.** *Journal of Environmental Biology.* v.32, p.139-145, mar., 2011.

VILLAR, R., MARAÑÓN, T., QUERO, J.L., PANADERO, P., ARENAS, F., LAMBERS, H. **Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* (Poaceae) in the**

field: The importance of net assimilation rate or specific leaf depends on the time scale. *Plant and Soil* 272, 11-27, 2005.

VITOUSEK, P.M. Aber J.D., Howarth R. W., Likens G. E., Matson P. A., Schindler D. W., Schlesinger W. H. e Tilman D.G., **Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences.** *The Ecological Society of America*, vol.7, n°3 pp. 737–750, 1997.

VON, Holle B., Simberloff, D. **Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure.** *Ecology* 86:33212–33218, 2005.

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*, p:180-202, 2010.

WELCOMME, R. L. **Fisheries ecology of floodplain rivers.** London: Longman, 317 p., 1979.

WELCOMME, R.L. **River fisheries.** *FAO Fisheries Technical Paper*, Rome, v. 262, 330 p., 1985.

WENHUI, Z. & PRADO, C.H.B. **Water relations balance paramWater relations balance parameters of 30 woody species from Cerrado vegetation in the wet and dry season.** *Journal of Forestry Research*, 9: 233-239, 1998.

WILSON, P.J., Thompson K., and Hodgson J.G. **Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies.** *New Phytol.* 143: 155-162, 1999.

WILSON, J.R.U., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S., Amis, M.A., Henderson, L. & Thuiller, W. **Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions.** *Diversity and Distributions*, 13, 11–22, 2007.

WILLIAMSON M.H. & Fitter A. **"The characters of successful invaders".** *Biological Conservation*, 78: 163–170, 1996.

ZEDLER, J. B., and S. Kercher. **Wetlands resources: status, trends, ecosystem services, and restorability.** *Annual Review of Environment and Resources* 30:39-74, 2005.

ZHENGBIN, Z., Ping, X., Hongbo, S., Mengjun, L., Zhenyanf., Liye, C. **Advances a water use efficiency, Critical Reviews in Biotechnology**, p.1–13, 2011.