



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

**POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS JOVENS
DE CAMBARÁ (*Vochysia divergens* Pohl) SOB CONDIÇÕES
DE SOMBRA E ALAGAMENTO**

ÂNDREA CARLA DALMOLIN

Orientador: Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo

Cuiabá - MT, Novembro de 2009

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

**POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS JOVENS
DE CAMBARÁ (*Vochysia divergens* Pohl) SOB CONDIÇÕES
DE SOMBRA E ALAGAMENTO**

ÂNDREA CARLA DALMOLIN

*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.*

Orientador: Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo

Cuiabá - MT, Novembro de 2009

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

FOLHA DE APROVAÇÃO

TÍTULO: POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS JOVENS DE
CAMBARÁ (*Vochysia divergens* Pohl) SOB CONDIÇÕES DE SOMBRA
E ALAGAMENTO

AUTOR: ÂNDREA CARLA DALMOLIN

Dissertação defendida e aprovada em 27 de novembro de 2009, pela comissão
julgadora:

Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo
Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT
Orientador

Prof^a Dr^a Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz
Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT
Examinadora Interna

Prof. Dr. Ricardo Enrique Bressan-Smith
Universidade Estadual Norte Fluminense Darcy Ribeiro
Examinador Externo

DEDICATÓRIA

A meus pais, Vilson e Irma,
a meu irmão André,
e ao prof. Francisco Lobo
DEDICO

Aos familiares e amigos
OFEREÇO.

AGRADECIMENTOS

*AGRADECER É ADMITIR QUE HOUVE UM MINUTO
EM QUE SE PRECISOU DE ALGUÉM.
AGRADECER É RECONHECER QUE O HOMEM JAMAIS
PODERÁ LOGRAR PARA SI O DOM DE SER AUTO-SUFICIENTE."*

(AUTOR DESCONHECIDO)

- A Deus, pela sabedoria necessária para escolher um caminho e coragem para trilhá-lo até o fim;
- *Aos* meus pais, Vilson Dalmolin e Irma Isoton Dalmolin, pelo amor, dedicação e apoio incondicional, foram (e sempre serão) porto seguro em todos os momentos. Sem seu apoio mais este sonho não seria realizado...Esta conquista também pertence a vocês!
- A meu irmão André, que mesmo de longe, sempre se fez presente em minha vida, ouvindo e apoiando. “Pessoa” de coragem com quem muito tenho a aprender;
- *Ao* prof Dr. Francisco de Almeida Lobo pela orientação, ciência e paciência, parceria e colaboração. Por acreditar em minha capacidade para realizar mais este trabalho;
- À profª Dra. Carmen Eugenia R. Ortíz pelo apoio e co-orientação nesta pesquisa, por ter dividido comigo durante o período de estágio docência seu conhecimento sobre a teoria da fisiologia e sobre a “teoria” dos alunos e da sala de aula;
Gracias!
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de pós-graduação;
- À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT), pelo financiamento do projeto de pesquisa no qual se insere esta dissertação.

- *Ao* Instituto Nacional de Áreas Úmidas (INAU), coordenado pelo prof. Dr. Paulo Teixeira de Sousa Jr. e pelo prof. Wolfgang Johannes Junk, que propiciou o desenvolvimento desta pesquisa como parte do sub-projeto da área de Ecofisiologia Vegetal, coordenado pelo prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo.
- *Ao* prof Dr. José de Souza Nogueira (Paraná), coordenador do programa de Pós-Graduação em Física Ambiental;
- *Aos* professores e técnicos do mestrado em Física Ambiental por compartilharem conosco seus conhecimentos;
- *Ao* prof. Dr. Ricardo Enrique Bressan-Smith, pelas críticas e sugestões como membro da banca de defesa
- *Aos* colegas do Grupo de Pesquisa em Ecofisiologia Vegetal, Higo J. Dalmagro, Isabela C. Lucena, Mario Zórtea, pela troca de experiências, pelo auxílio em campo, pelos bons momentos de descontração...
- *Aos* colegas do mestrado, Ludymilla, Fernanda, Karyna, Letícia, Soilce, Miguel, Vicente, Luciane, Paulo e Francisco em especial à Osvaldo A. Pereira (Fu) e Roberto Benedito (Beto), meninos só vocês para em um dia de feriado toparem ir a campo, ficar atolado, para me auxiliar na coleta de mudas de cambará, por estas e outras tantas “furadas” obrigada!
- *Ao* prof Dr. José Holanda Campelo Jr. Por ter cedido o espaço para instalação do experimento junto à Estação Climatológica Padre Ricardo Remeter;
- *Ao* prof. Dr. Marcelo Sacardi Biudes por haver concedido os dados da estação micrometeorológica automática e sanado algumas dúvidas durante a realização deste trabalho;

- *Ao* prof. Dr. Thomas D. Sharkey, por ter contribuído com informações pessoais e material bibliográfico, bem como ter auxiliado na análise das curvas de resposta *A/Cc*;
- *Aos* funcionários do Viveiro da UFMT, na pessoa do Sr^o Vicente e aos funcionários da Fazenda Experimental na pessoa da Sr^a Helena pelo apoio;
- *Aos* amigos Juliana e André, pela amizade incondicional e por terem tornado tão mais familiar estes anos em Cuiabá;
- *À* Ariane pelo companheirismo neste último ano de moradia, por compartilhar comigo muitos momentos de indecisão e decisão;
- *À* turma do “*Vai Dar Certo!*”: Vanisa, Mônia, Daiana, Elson, Cledir, Thaís, Sara, Samuel, Paula... Com vocês por perto da até para encarar mais um...
- *À*queles que colocaram empecilhos e pedras no caminho, obrigada pois....“Com as pedras do caminho construímos nossos muros de resistência!”;
- *A* todos que direta ou indiretamente contribuíram para realização deste trabalho.

Muito Obrigada!!

EPÍGRAFE

Na transformação do casulo em borboleta há todo um processo de destruição da larva, a exceção do seu sistema nervoso. Este trabalho de autodestruição é ao mesmo tempo um trabalho de auto criação, de onde emerge um novo ser, outro, e entretanto, com a mesma identidade.

Edgard Morin

SUMÁRIO

1 . INTRODUÇÃO	1
1.1 – PROBLEMÁTICA	1
1.2 – JUSTIFICATIVA, OBJETIVO GERAL E OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESE.....	2
2.1 – O PANTANAL.....	4
2.2 – O CAMBARÁ.....	6
2.3 – INFLUÊNCIA DA INUNDAÇÃO E DO SOMBREAMENTO NO CRESCIMENTO E NA FOTOSSÍNTESE	8
2.4 – MODELAGEM DA TAXA FOTOSSINTÉTICA	11
3.1 – ÁREA EXPERIMENTAL E CONDUÇÃO DA PESQUISA.....	14
3.2 – OBTENÇÃO E SELEÇÃO DAS PLANTAS JOVENS.....	16
3.3 – MEDIDAS DE INTERCÂMBIO GASOSO.....	17
3.4 – CURVAS DE RESPOSTA DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA À LUZ (A/PAR).....	18
3.5 – CURVAS DE RESPOSTA DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA À CONCENTRAÇÃO DE CO₂ NO SÍTIO DE CARBOXILAÇÃO (A/CC)	19
3.6 – DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES ESTATÍSTICAS ..	21
4.1 – SINAIS APARENTES DE ESTRESSE.....	24
4.2 – DINÂMICA TEMPORAL DO INTERCÂMBIO GASOSO	24
4.3 – CURVAS A/PAR.....	34
4.4 – CURVAS A/CC	39
4.5 – CONSIDERAÇÕES GERAIS	46
5. CONCLUSÃO	48
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Espectro da transmitância da tela vermelha utilizada para atenuação da radiação dentro da mini casa de vegetação.....	15
Figura 2 - Aclimação e recuperação das plantas de <i>V. divergens</i> no Viveiro da UFMT.....	17
Figura 3 - Implantação do experimento, mostrando as plantas jovens de <i>V. divergens</i> sob sombreamento na esquerda, e a pleno sol na direita.....	22
Figura 4 - Efeito do regime hídrico sobre a condutância estomática (g_s) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	25
Figura 5 - Efeito do regime hídrico sobre a condutância estomática (g_s) em função da disponibilidade de luz.....	26
Figura 6 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a taxa fotossintética líquida em função do regime hídrico e do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	27
Figura 6 – Atenuação da radiação PAR dentro da mini casa de vegetação pela tela sombrite	28
Figura 8 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a taxa transpiratória (E) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	29
Figura 9 - Efeito do regime hídrico sobre a taxa transpiratória (E) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	30
Figura 7 - Efeito do regime hídrico sobre a taxa transpiratória (E) em função da disponibilidade de luz.....	31

Figura 8 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a eficiência instantânea no uso de água (EUA) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	32
Figura 9 - Efeito do regime hídrico sobre a eficiência instantânea no uso de água (EUA) em função da disponibilidade de luz.....	33
Figura 10 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a relação C_i/C_a em função do regime hídrico e do tempo de exposição das plantas aos tratamentos....	34
Figura 11 – Taxa fotossintética (A) em função da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFA$).....	35
Figura 12 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a eficiência quântica aparente (ϕ) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	36
Figura 16 - Diferença da temperatura do ar interno e externo nos tratamentos de atenuação da radiação.....	37
Figura 13 - Efeito do regime hídrico sobre a taxa fotossintética bruta máxima (A_{maxB}) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	38
Figura 18 - Efeito da disponibilidade de luz sobre taxa de respiração no escuro (Re) em função do regime hídrico e do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	39
Figura 19 – Taxa fotossintética (A) em função da concentração interna de CO_2 no cloroplasto (C_c).....	40
Figura 140 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a velocidade máxima de carboxilação ($V_{C_{max}}$) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	41
Figura 21 - Efeito do regime hídrico sobre a velocidade máxima de carboxilação ($V_{C_{max}}$) em função da disponibilidade de luz.....	42

Figura 22 - Efeito do regime hídrico sobre o fluxo de elétrons (<i>J</i>) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	43
Figura 153 - Efeito do regime hídrico no fluxo de elétrons (<i>J</i>) em função da disponibilidade de luz.....	44
Figura 164 - Efeito do regime hídrico na utilização das trioses fosfato (<i>TPU</i>) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.....	45
Figura 175 - Efeito do regime hídrico na utilização da triose fosfato (<i>TPU</i>) em função da disponibilidade de luz.....	45
Figura 186 - Efeito do regime hídrico na taxa de respiração.....	46

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

<i>A</i>	Taxa de assimilação fotossintética líquida
<i>A_c</i>	Limitação da taxa fotossintética pela atividade da Rubisco
<i>A_j</i>	Limitação da taxa fotossintética pela taxa de transporte de elétrons
<i>A_p</i>	Limitação da taxa fotossintética pela utilização das trioses fosfato
<i>A_{maxB}</i>	Taxa fotossintética bruta em condição de saturação de luz
<i>C_i</i>	Concentração de CO ₂ nos espaços intercelulares
<i>C_c</i>	Pressão parcial de CO ₂ no cloroplasto
DJ	Dia juliano
<i>E</i>	Taxa transpiratória
<i>EUA</i>	Eficiência instantânea no uso da água
<i>J</i>	Fluxo de elétrons
<i>K_c</i>	Constante cinética da reação de carboxilação da Rubisco
<i>K_o</i>	Constante cinética da reação de oxigenação da Rubisco
<i>PAR</i>	Radiação fotossinteticamente ativa
RuBP	Ribulose 1,5 bifosfato carboxilase
Rubisco	Carboxilase/Oxigenase da ribulose 1,5 bifosfato
<i>R_e</i>	Taxa de respiração mitocondrial (respiração no escuro)
<i>R_c</i>	Taxa de respiração na luz
<i>R_g</i>	Radiação solar global
TPU	Utilização da triose fosfato
<i>T_{ar}</i>	Temperatura do ar
<i>V_{cmax}</i>	Velocidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco
Γ^*	Ponto de compensação fotorrespiratório
ϕ	Rendimento quântico aparente
Θ	Fator de convexidade da curva de resposta da taxa fotossintética líquida à luz

RESUMO

DALMOLIN, A.C.; **Potencial fotossintético de plantas jovens de cambará (*Vochysia divergens* Pohl) sob condições de sombra e alagamento.** Cuiabá, 2009, 61f. Dissertação (Mestrado em Física Ambiental) , Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso.

O cambará (*Vochysia divergens* Pohl) se destaca no ecossistema pantaneiro como sendo uma espécie capaz de colonizar rapidamente amplas áreas e de formar comunidades monodominantes. Essa característica se reveste de elevada importância pelo fato de que a espécie é nativa do ecossistema amazônico e de alguma forma ainda não muito bem esclarecida chegou até o sistema pantaneiro. Considerando o fato de que esta espécie apresenta-se como espécie invasora de alto potencial competitivo foi desenvolvido o presente trabalho que teve como objetivo avaliar o potencial fotossintético de plantas jovens de cambará quando submetidas a diferentes regimes hídricos (inundada e irrigada) e a diferentes disponibilidades de luz (pleno sol e sombreada). Para tanto foram realizadas medidas de intercâmbio gasoso ao longo de 61 dias de submissão das plantas aos tratamentos, bem como avaliada a resposta fotossintética desta espécie a diferentes disponibilidades de luz (curva A/PAR) e concentrações de CO_2 (curva A/Cc). Tanto o regime hídrico quanto a disponibilidade de luz afetaram as variáveis do intercâmbio gasoso e as variáveis obtidas a partir das curvas A/PAR e A/Cc . A forma como os tratamentos afetaram as variáveis foi tanto devido a um efeito estomático, com redução da g_s em condições de inundação e sombreamento, quanto a um efeito não estomático, com efeitos na fase fotoquímica (ϕ) e na bioquímica da fotossíntese (V_{cmax} e TPU).

Palavras chave: intercâmbio gasoso, curva A/PAR , curva A/Cc .

ABSTRACT

DALMOLIN, A.C.; **Photosynthetic potential of young plants of cambará (*Vochysia divergens* Pohl) under conditions of shade and flooding.** Cuiabá, 2009, 61f. Dissertation (Master in Physics and Environment), Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso

The cambará (*Vochysia divergens* Pohl) stands out in Pantanal ecosystem as a species able to colonize large areas quickly and to form monodominant communities. This characteristic is of great importance because the species is native to the Amazon ecosystem and somehow not very clear it arrived to the Pantanal. Considering the fact that this is an invasive species of high competitive potential, the present research aimed to evaluate the photosynthetic potential of this species when subjected to different water regimes (flooded and irrigated) and availability of light (full sun and shadow). Therefore, we performed measurements of gas exchange over 61 days of submission of plants to treatments and assessed the species photosynthetic response to different light intensities (A/PAR curve) and CO_2 concentrations (A/C_c curve). Both water regime and light availability affected gas exchange variables and the variables obtained from the curves A/PAR and A/C_c . The way the treatment affected was both by stomatal effects, reducing g_s under conditions of flooding and shading, and a non-stomatal effects, with changes on photochemical phase (ϕ) and on biochemical phase of photosynthesis ($V_{c_{max}}$ and TPU).

Keywords: gas exchange, A/PAR curve, A/C_c curve.

1. INTRODUÇÃO

1.1 – PROBLEMÁTICA

O cambará (*Vochysia divergens* Pohl) se destaca no ecossistema pantaneiro como sendo uma espécie capaz de colonizar rapidamente amplas áreas e de formar comunidades monodominantes.

Essa característica se reveste de elevada importância pelo fato de que a espécie é nativa do ecossistema amazônico e de alguma forma ainda não muito bem esclarecida, chegou até o ecossistema pantaneiro aparentemente na década dos anos 70 quando ocorreu um evento de cheia muito intenso e, desde então, vem alterando a paisagem natural de extensas áreas, sobretudo de pastagens naturais, o que traz consigo impactos tanto ecológicos quanto sociais.

A capacidade competitiva da espécie pelos recursos naturais (espaço, água, luz e nutrientes) é alta, aparentemente porque a quantidade de sementes produzida pelas plantas é intensa e sua germinação é elevada, justamente porque podem ser encontradas populações de plantas jovens umas ao lado das outras em extensas áreas adjacentes a comunidades monodominantes da espécie, além do que a sua dinâmica de crescimento não é afetada negativamente pela dinâmica dos pulsos de inundação no ecossistema pantaneiro, porque as plantas jovens podem ficar não só em situação de alagamento, como também submersas. Por tal razão, pode-se acompanhar ano a ano a mudança na paisagem de áreas imensas que sofrem a pressão dessa espécie, o que traz consequências ainda pouco conhecidas para a dinâmica populacional das outras espécies nativas. A rápida mudança na paisagem, em vista dessa situação, faz com que os habitantes locais tomem medidas de controle intensivas e dispendiosas para a manutenção de suas pastagens, sob o risco de em pouco tempo perderem essas áreas de produção que são substituídas pelo cambará.

Há, contudo, tentativas de dar ao cambará um destino mais nobre, como o da utilização de sua madeira na carpintaria. No próprio Pantanal, as comunidades locais eventualmente a utilizam para a construção de canoas, veículo de transporte indispensável nesse ecossistema. Entretanto, essas iniciativas ainda são incipientes e, como se sabe, as mudanças de hábitos da população não ocorrem espontaneamente e contam com a força da herança cultural que em muitos casos encerram em si preconceitos difíceis de serem alterados. Muitos pantaneiros consideram que o cambará não tem qualquer futuro promissor como madeirável, porque conhecem outras espécies cuja madeira, comparativamente, tem maior valor para os fins desejados.

1.2 – JUSTIFICATIVA, OBJETIVO GERAL E OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESE

Considerando o fato de que o cambará se apresenta como uma espécie invasora de alto potencial competitivo e com a característica de alterar a paisagem natural do Pantanal para comunidades monodominantes, e que são escassos os trabalhos que busquem entender os processos ecofisiológicos que possam contribuir para esta monodominância foi desenvolvido a presente pesquisa.

Os pulsos de inundação constituem uma característica sazonal particular do Pantanal e assim como a disponibilidade de luz, que é variável de acordo com o ambiente no qual a planta jovem se desenvolve (em áreas abertas ou em sub-bosques), afeta o potencial fotossintético das plantas jovens.

Considerando o exposto acima este trabalho teve como objetivo geral avaliar o potencial fotossintético de plantas jovens de cambará submetidas à disponibilidade de luz que simula as condições de sub-bosque de cambarazal e o regime hídrico que simula a inundação no Pantanal. Os objetivos específicos deste trabalho foram:

- Avaliar o quanto a condição de inundação afeta o potencial fotossintético do cambará ao longo do tempo;
- Avaliar o quanto a atenuação da luz afeta o potencial fotossintético do cambará ao longo do tempo;
- Verificar se há interação entre os fatores tempo, atenuação da radiação e inundação sobre a eficiência fotossintética do cambará.

A hipótese testada foi:

- Há uma interação significativa entre o regime hídrico e a disponibilidade de luz, de tal sorte que a capacidade fotossintética das plantas jovens de cambará é reduzida significativamente pelo efeito do alagamento quando cultivadas a céu aberto, mas independentemente se inundadas, ou não, o sombreamento afeta igualmente as plantas jovens, reduzindo sua capacidade fotossintética.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 – O PANTANAL

As planícies de inundação são regiões complexas e com um funcionamento dinâmico característico, com condições hidrológicas específicas (ALHO, 2008; FANTIN CRUZ et al., 2008). Compreendem terras planas próximas ao fundo do vale de um rio, inundadas quando o escoamento superficial excede a capacidade normal do canal, ocorrendo uma diminuição gradual da quantidade de água durante o período de vazante. Desta forma há um grande aporte de material orgânico de origem alóctone e nutrientes pelo pulso de inundação (JUNK et al., 1989; BARELLA et al., 2001).

O Pantanal é uma planície de inundação periódica, pertence à Bacia Hidrográfica do Rio Paraguai que tem uma área estimada em 361.666 km², integrante da Bacia do Prata. O rio Paraguai atravessa a região de norte a sul, comandando toda a rede de drenagem da região, 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, com uma área total de 147.574 km². No Brasil, o Pantanal Mato-Grossense situa-se entre os paralelos 16° e 21° S e os meridianos 55° e 58° W. A área calculada é de 138.183 km², sendo 48.865 km² (35,36%) pertencentes ao Estado de Mato Grosso e 89.318 km² (64,64%) ao do Mato Grosso do Sul. Isso torna o Pantanal a maior planície alagável da terra (SILVA e ABDON, 1998; SILVA et al., 2000; SOARES et al., 2006; ALHO, 2008;).

O Pantanal está inserido em local cuja geologia é caracterizada por rochas do Pré-Cambriano Inferior a Médio, que aflora em áreas distintas caracterizando dois Complexos: rio Apa ao sul e Xingu ao norte, seguido de rochas metassedimentares do Grupo Aguapei referente ao Pré-Cambriano Superior, composto pelas Formações Fortuna, Vale da Promissão e Morro Cristalino. Ocorrem também unidades

litoestratigráficas incluídas na Faixa de Dobramentos Paraguai-Araguaia constituídas pelo Grupo Cuiabá, Grupo Corumbá, Grupo Jacadigo e o Grupo Alto Paraguai. Quase a totalidade da área é constituída por depósitos mais recentes, referentes à era Cenozóica, constituindo a Formação Pantanal, em maior extensão; os Depósitos Detríticos, que ocorrem na encosta dos Planaltos Residuais e Circundantes da área, ambos do período Quaternário/Pleistoceno e por fim os Aluviões Atuais, encontrado em várzeas de alguns rios da região, datando do Quaternário/Holoceno (DEL' ARCO et al., 1982 *apud* VIEIRA e KLEIN, 2006).

As rochas descritas exercem uma grande influência nos solos da região. As principais classes de solos que ocorrem no Pantanal são: Planossolos, Vertissolos, Espodossolos, Plintossolos, Gleissolos, Neossolos, Latossolos, Alissolos, Argilossolos, Luvisolos e Nitossolos. Os Planossolos compõem a mais extensa área de solos, enquanto que os Neossolos, Latossolos, Alissolos, Argilossolos, Luvisolos e Nitossolos são pouco expressivos no Pantanal (SOARES et al., 2006).

Para esse bioma, podem ser observadas duas estações climáticas bem definidas, compreendendo um período chuvoso, com chuvas intensas 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⁻¹, 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).

A inundação sazonal é o fenômeno ecológico mais importante do Pantanal, uma vez que acaba criando diferentes habitats (Alho, 2008), influenciando diretamente a dinâmica das paisagens, pelo fenômeno da seleção natural das espécies que são tolerantes a essa condição.

Devido à baixa declividade do terreno, há dificuldade no escoamento das águas e este fator associado ao mesorelevo dá origem a ambientes específicos com vegetação em mosaico, como nas denominadas “cordilheiras”, que são antigos diques fluviais onde ocorre vegetação arbórea mais densa (SILVA et al., 2000). A vegetação incorpora também elementos das províncias fitogeográficas adjacentes. Tem como limite leste o Cerrado do Brasil Central, na porção nordeste as Florestas Semidecíduas relacionadas

com a Floresta Amazônica e no sudoeste a Floresta Chaquenha Seca originária da Bolívia e Paraguai (ADÁLMOLI, 1982).

2.2 – O CAMBARÁ

Arieira e Nunes da Cunha (2006), estudando a distribuição de espécies vegetais em áreas do Pantanal verificaram que há influência do pulso de inundação sobre a distribuição de espécies nas áreas alagáveis, sendo que este fator pode atuar como estressor para as comunidades de plantas bem como promotor da diversidade de habitats e espécies.

Entre as espécies vegetais que respondem muito bem ao pulso de inundação do Pantanal está a *V. divergens*, popularmente conhecida na região como cambará. De acordo com Pott (1988), esta é uma espécie amazônica considerada invasora nas regiões de solos argilosos, que tolera muito bem a inundação.

O cambará é uma árvore cuja altura pode variar de 7 a 25 m, e densa copa. O caule é cilíndrico com diâmetro à altura do peito (DAP) de 30-50 cm. As folhas são simples, coriáceas, glabras, brilhantes na parte superior e opacas na parte inferior, com 7 a 13 cm de comprimento e aproximadamente 3 cm de largura. Suas inflorescências são recemosas, terminais com 20 a 28 cm de comprimento, apresentando flores de cor amarela. Os frutos apresentam-se em forma cápsulas oblongas, glabros com 4 a 5 sementes (LORENZI, 1998).

No Pantanal Mato-Grossense podem ser observadas extensas áreas onde *V. divergens* apresenta-se como espécie monodominante, originando áreas denominadas cambarazais. Estudos fitossociológicos, por meio de levantamento aéreo realizados por Silva et al., (2000), revelaram que a área de cambarazal ocupava 3,1% da área do Pantanal Mato-Grossense.

Ao longo dos últimos 30 anos, o cambará vem ocupando áreas de pastagem nativa e de savana (NUNES DA CUNHA e JUNK, 2004). Segundo Nunes da Cunha e Junk (2004) e Santos et al., (2006), desde 1974 pode-se observar uma maior dispersão de espécies arbóreas, entre elas *V. divergens* nas áreas ocupadas por pastagem nativa do Pantanal. Esta disseminação de *V. divergens*, se dá a partir da década de 70. Para Junk (2002), a aparente causa do espalhamento de *V. divergens* pode estar relacionada à alternância das grandes cheias e secas, e ainda pelo desmatamento provocado pelos criadores de gado da região que acaba aumentando a área disponível para

estabelecimento da planta. Esses fatores podem ser a causa da retração da vegetação nativa e aumento das populações desta espécie.

Almeida et al, (1994), ao estudar distribuição de plantas jovens do gênero *Vochysia* em floresta de terra firme, observaram que há uma maior distribuição destas em ambientes de clareiras (27,1 m²) quando comparado a ambientes de sub-bosque (19,3 m²). A habilidade de espécies deste gênero para colonizar áreas abertas reforça a idéia de que a abertura de áreas para pastagens tem forte influência na propagação de *V. divergens* no Pantanal.

As taxas mais elevadas de estabelecimento *V. divergens* ocorrem em solo nu, o que indica capacidade de colonizar áreas perturbadas, como por exemplo, áreas recém sedimentadas ao longo dos rios (NUNES DA CUNHA & JUNK, 2004), ou ao longo das depressões com águas, pedologicamente instáveis, caracterizadas por ambientes de sedimentação, úmidos e periódica ou permanentemente inundados (BRASIL, 1997). Nos habitats e comunidades não alagadas, *V. divergens* é rara ou ausente (NUNES DA CUNHA & JUNK, 2004).

O rápido espalhamento e dominância de *V. divergens* em campos sazonalmente inundados ocorrem devido a características ecológicas e fisiológicas da espécie, sendo destacadas dentre estas sua alta taxa de crescimento sob intensa luminosidade a tolerância às condições de alagamento prolongado, capacidade das plantas jovens de manter suas folhas intactas embaixo da superfície da água, por um período de tempo maior e a produção de um grande número de sementes que são dispersas pela água (NUNES DA CUNHA et al., 2000; NUNES DA CUNHA e JUNK, 2004; ARIEIRA e NUNES DA CUNHA, 2006).

Segundo Kozłowski (1997), a composição vegetal de ambientes sazonalmente inundáveis é fortemente condicionada às estratégias de sobrevivência adotadas pela espécie em sua fase juvenil, sendo que os mecanismos que permitem sua manutenção em condições de anoxia (restrição de oxigênio) envolvem interações complexas entre adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas.

Nunes da Cunha et al., (2000) descrevem que do ponto de vista fenológico, a perda de folhas em *V. divergens* na região pantaneira ocorre no período de abril a junho, que compreende o final da fase aquática, vazante do Pantanal, a floração começa a ocorrer com o início da vazante e o pico máximo de produção de sementes se dá no período seco, prosseguindo até o início da estação chuvosa em novembro, sendo que estas mantêm sua viabilidade durante seis meses (NUNES DA CUNHA e JUNK, 2004).

A germinação de sementes se dá com as primeiras chuvas que caem na região pantaneira em meados de setembro/outubro.

Ishii (2000), em seus estudos dendrocronológicos de espécies de matas ciliares do Pantanal, observou um crescimento de 0,1 a 3,70 mm ano⁻¹ para plantas adultas de *V. divergens*, apontando a inundação como um fator limitante para o crescimento desta espécie.

Nunes da Cunha e Junk (2004), acompanhando o desenvolvimento de 28 mudas de *V. divergens* em uma área inundada observaram que após 150 dias de inundação apenas 7% das plantas haviam morrido.

O fato de *V. divergens* ser uma espécie que se pode ser encontrada em três diferentes biomas, o Cerrado, a Floresta Amazônica e o Pantanal, conseguindo neste último bioma expandir-se territorialmente inclusive em condições em que a inundação se mantém por um período relativamente longo, desperta grande interesse por parte dos pesquisadores. Vários são os trabalhos realizados envolvendo aspectos ecológicos relacionados a esta espécie (Ariera e Nunes da Cunha 2006; Santos et al., 2008; Nunes da Cunha et al., 2007; Junk e Nunes da Cunha, 2005; Junk et al., 2006; entre outros), mas são poucos os trabalhos que buscam compreender a ecofisiologia desta espécie (Menegucci, 2008; Lobo, 2009; Daloso et al., 2009).

2.3 – INFLUÊNCIA DA INUNDAÇÃO E DO SOMBREAMENTO NO CRESCIMENTO E NA FOTOSSÍNTESE

O pulso sazonal de inundação pode ter efeitos diversos sobre as comunidades vegetais, influenciando a morfologia, diminuindo a taxa de crescimento das árvores, alterando o metabolismo, afetando desta forma sua produtividade (JACKSON e COLMER, 2005).

O estresse causado pela saturação hídrica do solo elimina os espaços anteriormente ocupados pelo ar, limitando as trocas gasosas com a atmosfera. Em poucas horas as raízes e microrganismos consomem o O₂ dissolvido na água, criando um ambiente no solo hipóxico (com baixa concentração de O₂) ou anóxico (com ausência de O₂). O solo tornando-se hipóxico ou anóxico leva as raízes a uma situação de estresse fazendo com que as plantas respondam com maior ou menor eficiência, permitindo a distinção entre espécies tolerantes e intolerantes à baixa disponibilidade de O₂ (ARMSTRONG et al., 1994).

Kozłowski e Palardy (1997), sugerem que a inunda  o desencadeia uma s  rie de processos que influenciam as caracter  sticas f  sico-qu  micas e biol  gicas do solo, sendo um dos fatores que podem levar a uma r  pida redu  o da atividade fotossint  tica.

O grau de inj  ria e a capacidade de sobreviv  ncia das plantas   inunda  o s  o influenciados pela altura da lâmina de  gua, a concentra  o de O₂, de CO₂ e de etileno dissolvidos na  gua, o pH e a turbidez (ITO et al., 1999). Esses fatores afetam processos metab  licos primordiais a sobreviv  ncia dos vegetais, como as trocas gasosas foliares, as rela  es h  dricas, absor  o de macro e micro nutrientes, a parti  o e transloca  o de fotoassimilados, a produ  o de biomassa entre outros (PEZESHKI, 2001).

As plantas reagem   redu  o na concentra  o de O₂ a n  veis cr  ticos mudando da fosforila  o oxidativa para a fosforila  o do ADP para ATP em rea  es que ocorrem exclusivamente na glic  lise e na fermenta  o, fazendo com que a capacidade de s  ntese tamb  m mude de 36 ATP, quando da respira  o aer  bica, para apenas 2 ATP com a fermenta  o (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Quando a respira  o aer  bica cessa nas ra  zes, imediatamente ocorre uma queda nos n  veis de energia (ATP) e, como conseq  ncia, h   uma redu  o na absor  o e transporte de  ons que demandam a atividade de ATPases, podendo ocasionar uma redu  o nas trocas gasosas entre a planta e o ambiente (KOZŁOWSKI, 1997; LIAO e LIN, 2001). Entretanto,   necess  rio salientar que em se tratando de nutri  o mineral, as respostas fisiol  gicas de plantas tolerantes diferem das n  o tolerantes ao alagamento (KOZŁOWSKI, 1984).

A diminui  o da condut  ncia estom  tica (*g_s*)   uma das primeiras respostas ao estresse ambiental, contudo se esta condi  o continuar por um longo per  odo os mecanismos envolvidos s  o mais complicados que simplesmente a redu  o de *g_s* implicando em limita  es bioqu  micas da taxa de fotoss  ntese (CENTRITO, 2003).

A limita  o da atividade fotossint  tica em per  odos de alagamento relativamente curtos pode ocorrer devido   baixa concentra  o interna de CO₂ nas folhas (*C_i*) (ASHRAFF, 2003). Para per  odos relativamente longos de inunda  o, as limita  es da fotoss  ntese que n  o ocorrem por raz  es estom  ticas est  o fortemente associadas  s altera  es nas enzimas do ciclo de Calvin e na degrada  o dos pigmentos fotossint  ticos, que s  o diretamente relacionados ao decr  scimo na efici  ncia carboxilativa e ao rendimento qu  ntico aparente das plantas sob alagamento (PEZESHKI, 1994).

O encharcamento do solo assim como a submersão total da planta afetam a fase fotoquímica nas folhas, com isso há uma diminuição das reações a nível cloroplastídico e conseqüentemente uma redução no fornecimento de energia gerada pelo fotossistema II afetando os processos fotossintéticos subseqüentes, como resultado imediato há uma redução no crescimento que pode ser irreversível após a drenagem da água (ISHIDA et al., 2002).

As plantas de áreas que são periodicamente inundadas além de estarem submetidas ao estresse causado pelo alagamento podem sofrer estresse devido à atenuação da radiação pelo dossel das árvores de maior porte. Devido à atenuação ocasionada pelos vários extratos do dossel, as folhas próximas ao solo recebem cerca de 1% ou 2% da radiação que incide sobre as folhas do dossel (DUZ et al., 2004; MARIMON et al., 2008). Bazzaz (1979) afirma que para as plantas jovens de sub-bosque, as folhas do dossel da floresta funcionam como um filtro seletivo, refletindo e transmitindo pouco nos comprimentos de luz visível, (400-700 nm), mas transmitindo muito em comprimentos de onda maiores que 700 nm. Como resultado, a luz no interior das florestas é fortemente esgotada nos comprimentos de onda da radiação fotossinteticamente ativa e é alta na região do vermelho longo.

Plantas que experimentam mudanças nas condições de luz são capazes de em maior ou menor grau aclimatar-se a nova condição. Esta aclimação ocorre no sentido de maximizar o ganho total de carbono que pode ocorrer através de mudanças nas propriedades de assimilação pelas folhas, por meio de ajustes fisiológicos e morfológicos e alterações nas características foliares relacionadas à fotossíntese (razão clorofila *a/b*, espessura foliar, teor de nitrogênio, densidade estomática) ou ainda a mudanças no padrão de alocação de biomassa em favor da parte vegetativa mais afetada pela mudança de luz (LEE et al., 2000).

Em baixos níveis de intensidade luminosa a taxa fotossintética varia em proporção direta com o aumento da radiação incidente na superfície foliar. No entanto, a partir do ponto de saturação de luz, conforme aumenta a intensidade luminosa, a taxa fotossintética aumenta lentamente, ou estabiliza, já sob condições de alta irradiância, o excesso pode ser responsável por dirigir uma série de reações, que podem conduzir a fotoinibição (Barber e Anderson, 1991; Hideg e Murata, 1997), esta é uma condição de extremo estresse onde se verifica uma diminuição do rendimento quântico da fotossíntese (ϕ) acompanhando as alterações nas atividades do fotossistema II (KRAUSE & WEIS, 1991).

Além do efeito direto da luz sobre o processo fotossintético, a intensidade luminosa pode afetar de forma indireta a eficiência fotossintética, uma vez que a síntese e degradação das clorofilas, bem como a frequência estomática, fatores que estão diretamente ligados a taxa fotossintética são afetados pela intensidade luminosa (ENGEL e POGGIANI, 1991; BOEGER e WISNIESWSKI, 2003).

O conhecimento da capacidade de tolerância à sombra das espécies é fundamental na busca do entendimento das estratégias adaptativas das plantas nos seus distintos estágios na dinâmica de uma floresta, determinando o padrão no manejo de uma floresta; prática necessária para regiões de florestas que sofrem ação antrópica, bem como para buscar entender se existe uma relação entre a monodominância e a abertura de clareiras (KIAMA e KIYAPI, 2001; DIAS, 2005; MARIMON et al., 2008).

2.4 – MODELAGEM DA TAXA FOTOSSINTÉTICA

A entrada de gás carbônico nas plantas é mediada pelo complexo enzimático da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco). Este complexo constituído por 16 subunidades tem como substrato principal o CO₂ e a ribulose-1,5-bifosfato (RuBP).

Baseados nos conhecimentos das características bioquímicas da Rubisco no requerimento de NADPH₂ e ATP para assimilação de CO₂, Farquhar et al. (1980) desenvolveram um modelo para fotossíntese de plantas C₃. O modelo demonstra os princípios básicos da bioquímica da fotossíntese, explicando as propriedades fisiológicas da fotossíntese em folhas intactas (LAMBERS et al., 2008). Segundo este modelo, aprimorado posteriormente por von Caemmerer et al., (2000) e Sharkey et al., (2007), a taxa fotossintética pode ser limitada por três fatores: 1º pela quantidade e/ou estado de ativação da Rubisco; 2º pela regeneração da ribulose-1,5-bifosfato (aceptor primário do CO₂); 3º pela capacidade do cloroplasto em trocar trioses fosfato por fosfato inorgânico (Pi) com o citoplasma (von Caemmerer, 2000).

O modelo desenvolvido por Farquhar et al., (1980), considera que a taxa fotossintética é limitada pela Rubisco quando a concentração nos espaços intercelulares (C_i) de CO₂ é baixa (menor que 200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$). Em situações de maior concentração de CO₂ a taxa fotossintética passa a ser limitada pela regeneração da RuBP, uma vez que maiores concentrações de CO₂ provocam uma maior carboxilação da RuBP. Para subseqüentes incrementos de C_i , a partir dos quais não mais se verifica resposta positiva da taxa fotossintética e, em alguns casos, inclusive há inibição do processo, o modelo

pressupõe que a limitação da taxa fotossintética ocorra pelo uso das trioses fosfato (*TPU*) (SHARKEY et al., 2007). Este modelo foi recentemente atualizado baseado na pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (*C_c*) e não mais na *C_i*, a fim de se aproximar ainda mais da realidade (SHARKEY et al., 2007).

O modelo bioquímico de Farquhar et al., (1980), é amplamente utilizado em pesquisas de Ecofisiologia Vegetal e mais recentemente em modelagem relacionadas com as mudanças climáticas globais. Entretanto, fundamentalmente, o modelo permite uma avaliação de como fatores que potencialmente podem afetar o processo fotossintético, como fatores bióticos e abióticos de estresses, podem ser distinguidos entre efeitos estomáticos e não estomáticos. Os efeitos estomáticos estão diretamente relacionados com a restrição ao intercâmbio gasoso imposta pelos estômatos, ao passo que os não estomáticos podem ser divididos entre a atividade carboxilativa da Rubisco, o fluxo de transporte de elétrons associado ao processo de regeneração da RuBP e a utilização das trioses fosfato.

Outro tipo de modelagem utilizada para verificar as respostas dos vegetais as diferentes condições ambientais são as curvas de resposta da fotossíntese líquida à luz (*A/PAR*). Um dos modelos que mais flexíveis é a equação quadrática que permite uma ampla variação desde a condição em que a convexidade da curva é nula, gerando uma hipérbole retangular como resultado, até a condição em que a concavidade assume seu valor máximo e igual a um, gerando uma curva de resposta do tipo Blackman (LONG e HÄLLGREN, 1993; THORNLEY, 1976).

A equação quadrática *A/PAR* apresenta várias fases (Long e Hällgren, 1993): 1º a respiração no escuro e um consecutivo incremento em *A* a medida que aumenta a *PAR*, passando pelo ponto de compensação de luz (quando $A = 0,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Esse incremento é linear e à medida que o consumo de CO₂ pelo processo fotossintético ultrapassa a geração desse gás pela respiração, *A* apresenta um rápido crescimento inicial a medida que há um progressivo aumento da *PAR*. Esse incremento linear persiste até ao redor de 50 a 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de *PAR*, sendo que a inclinação nessa faixa fornece a eficiência quântica máxima (ϕ_{max}), quando se tem valores da *PAR* interceptada pela folha, ou seja, da *PAR* que efetivamente foi interceptada pela folha, ou a eficiência quântica aparente (ϕ), quando se dispõe apenas dos valores da *PAR* incidente; 2º após a fase linear, uma taxa de variação progressiva na inclinação da curva, denominada convexidade da curva (Θ), determina o limite em que *A* é afetada

por ϕ , até que se alcança uma região de saturação; 3º a região de saturação, em que não há mais uma resposta de A para um aumento em PAR .

3 – MATERIAL E MÉTODOS

3.1 – ÁREA EXPERIMENTAL E CONDUÇÃO DA PESQUISA

O presente trabalho foi realizado na Fazenda Experimental da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), localizada no município de Santo Antônio de Leverger, MT, nas proximidades do marco de coordenadas geográficas de 15°47', latitude sul, 56°04' longitude oeste; e altitude de 95,1 m acima do nível do mar; distante 30 km de Cuiabá.

O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Aw. A temperatura média mensal varia de 22,0°C a 27,2°C e a precipitação média anual é de 1.320mm. O período em que aparece déficit hídrico inicia em maio e termina em outubro, sendo que, do início de junho ao final de agosto, a precipitação média mensal é menor do que 15mm, e a evapotranspiração potencial média mensal ultrapassa os 75mm (PACHECO e CAMPELO JUNIOR, 2001).

A pesquisa foi realizada para testar o efeito do sombreamento e da inundação no potencial fotossintético das plantas jovens de cambará. Para isso na área experimental foram instaladas as estruturas onde os vasos contendo as plantas jovens foram dispostos para receberem os tratamentos. Todos os vasos das plantas jovens submetidas a pleno sol foram instalados sobre uma placa de compensado naval e todos sob condição de sombreamento, além de dispostos sobre a placa de compensado, tiveram sobre si uma estrutura de madeira simulando uma mini casa de vegetação, com tela de sombrite vermelho da Cromanet SolPack[®] recobrimdo a estrutura em madeira por todos os lados de tal modo que toda a radiação que incidisse sobre as plantas fosse filtrada por esta tela. De acordo com o fabricante, a tela permite uma atenuação da ordem de 86% da radiação sendo esta atenuação similar à atenuação de radiação ocasionada pelo dossel da floresta de cambarazal, que corresponde a 86,15% (LOBO e BIUDES 2009, comunicação pessoal).

A opção pelo sombrite de cor vermelha se deu após o teste de espectrofotometria de telas de cores variadas, realizadas em espectrofotômetro UV-Visível modelo Cary 50 Scan (Varian, Inc., Palo Alto, CA, USA). Esta cor de tela transmite comprimentos de onda acima de 600 nm, (Figura 1), sendo compatível ao comprimento de onda transmitido pelo dossel das florestas após a atenuação da radiação pela copa das árvores.

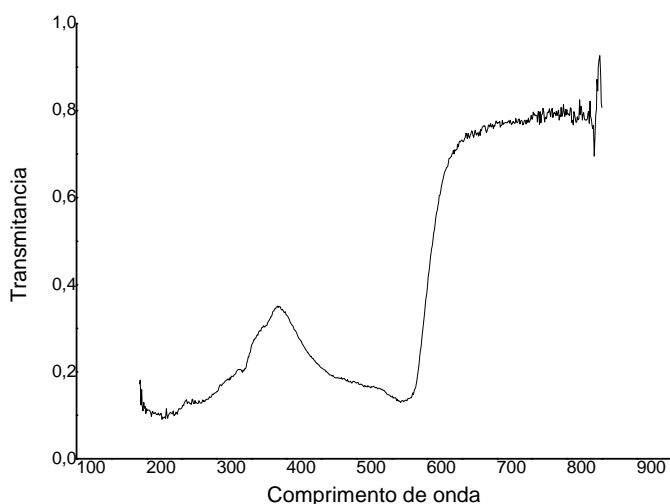


Figura 19 - Espectro da transmitância da tela vermelha utilizada para atenuação da radiação dentro da mini casa de vegetação.

Dentro e fora da mini casa de vegetação, os vasos foram divididos entre aqueles que seriam submetidos somente à irrigação e aqueles que seriam submetidos à condição de inundação. A irrigação foi feita em dias alternados por meio de aplicação manual de água, permitindo a drenagem da água gravitacional pelos furos nas bases dos vasos de cultivo. A inundação foi feita inserindo os vasos de cultivo em vasos maiores com capacidade para 10 L e impermeáveis, providos de suficiente água para deixar saturado o sistema, mantendo-se o nível da água 4,0 cm acima da superfície do solo. A cada cinco dias, a água de inundação foi trocada para evitar mudanças no pH e o aparecimento de algas.

Medidas das densidades de fluxo de radiação solar global (R_g) e da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) dentro da mini casa de vegetação e fora dela foram realizadas por meio de um piranômetro e de um sensor quântico, respectivamente, controlados por um *datalogger* modelo CR 1000 (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT,

USA) alimentado por uma bateria de carro de 12 V e 45 Ah. A partir destas medidas, pode-se avaliar a capacidade de atenuação da radiação pelo sombrite utilizado.

Da mesma forma, foi feito o monitoramento da temperatura do ar (T_{ar}) dentro e fora da mini casa de vegetação, empregando-se termopares tipo T (cobre-constantan), sendo um instalado no interior da estufa e outro próximo a esta, estando os dois aproximadamente a mesma altura e devidamente protegidos da radiação incidente por meio de tubos de PVC. Esses termopares também foram controlados pelo mesmo *datalogger* no qual se mediram *Rg* e *PAR*.

3.2 – OBTENÇÃO E SELEÇÃO DAS PLANTAS JOVENS

Foram utilizadas plantas jovens de *V. divergens* retiradas de uma área de região pantaneira que sofre processo periódico de inundação. As mesmas foram coletadas durante o período de vazante do Pantanal quando o solo encontra-se bastante úmido. Para coleta foram escolhidas plantas jovens que tivessem altura inferior a 50 cm, cujo diâmetro não ultrapassasse 3,0 cm e estivessem em condições de solo úmido. Segundo Nunes da Cunha e Junk (2004), plantas cujo diâmetro seja compreendido entre 1,3 a 6,7 cm de diâmetro correspondem a uma média de idade de 3 a 9,6 anos. Posteriormente as plantas foram identificadas por um especialista da UFMT que constatou que as mesmas apresentavam idade inferior a 1,5 anos.

As plantas jovens foram transplantadas em sacos plásticos de 3,0 L com solo da área de coleta e transportadas ao viveiro de mudas da UFMT. Posteriormente as mesmas foram transplantadas em vasos de 8,0 L contendo terra preta e deixadas ao ar livre com sombreamento natural da copa de árvores do local (Figura 2). As regas foram diárias, duas vezes ao dia no primeiro e segundo mês de transplante e uma vez ao dia durante o terceiro mês, até apresentarem aparência fisiologicamente sadia.

A opção pela utilização da terra preta para replantio das mudas se deu pelo fato de que esta sendo rica em nutrientes evitaria o que a os processos fisiológicos da planta pudessem ser afetados pela deficiência de nutrientes que eventualmente ocorrem em cultivos em vasos, devido à restrição do volume explorado pelo sistema radicular, e não pelos tratamentos a que foram submetidas.

Após o período três meses, as plantas jovens foram levadas para o sítio experimental definitivo na Fazenda Experimental, onde passaram por um processo de aclimatação a pleno sol durante o período de 13 dias e receberam regas diárias. Somente

após esse período de aclimação é que foram submetidas aos tratamentos de disponibilidade de luz e regime hídrico.



Figura 20 - Aclimação e recuperação das plantas de *V. divergens* no Viveiro da UFMT

3.3 – MEDIDAS DE INTERCÂMBIO GASOSO

Após o período de aclimação das plantas jovens na área experimental, no momento em que foram submetidas aos diferentes tratamentos, foi realizada uma primeira avaliação do intercâmbio gasoso, medindo-se a condutância estomática (g_s), a taxa fotossintética líquida (A), a taxa transpiratória (E) e a C_i , com um sistema portátil de medição de fotossíntese modelo LI-6400 (LI-COR Bioscience, Lincoln, NE, USA).

O sistema foi ajustado para fornecer uma PAR de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, temperatura do bloco de 28°C , umidade relativa do ar de referência variável na faixa de 50 a 60% e a concentração de CO_2 do ar de referência de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a fim de padronizar as condições nas quais as plantas seriam avaliadas. Estas medidas foram realizadas após um período de aclimação da folha as novas condições de 7 minutos.

Após essa primeira medição, ao longo de um período de 61 dias foram realizadas novas medições do intercâmbio gasoso, para um total de 19 medidas.

Todas as medidas foram realizadas no intervalo das 06:30 h às 12:00 h (hora local), visto que com a proximidade do horário de meio dia geralmente ocorre um aumento de temperatura e fechamento parcial ou total dos estômatos (FRANCO, 2002).

As medidas foram realizadas em uma única folha por planta, sendo escolhida a quarta ou quinta folha do ápice para a base, totalmente expandida e sem problemas fitossanitários.

A partir dos valores de A e de E , foi calculada a eficiência instantânea no uso de água (EUA) como sendo a razão entre A e E . Da mesma forma foi calculada a relação entre a C_i e a concentração atual de CO_2 no ar (C_a), como sendo a razão C_i/C_a .

3.4 – CURVAS DE RESPOSTA DA FOTOSÍNTESE LÍQUIDA À LUZ (A/PAR)

No momento em que as plantas foram submetidas aos diferentes tratamentos e após os 61 dias de exposição aos mesmos, foram realizadas medições que permitiram o estabelecimento das curvas de resposta da fotossíntese líquida à luz, empregando-se a rotina desenvolvida para isso no próprio LI-6400 com esse fim.

Empregou-se uma variação da PAR entre 0 e 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de forma decrescente, sendo utilizada a fonte de luz (LI-6400-02B) do LI-6400 com os respectivos valores: 2000, 1500, 1250, 1000, 800, 500, 250, 100, 50, 25 e 0,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

As medidas tiveram início após 7 minutos de aclimação da folha à condição do primeiro valor da PAR e somente após o valor do coeficiente de variação global do aparelho atingir valor inferior a 0,3%. A concentração de CO_2 , a temperatura do bloco e a umidade relativa do ar empregados foram exatamente os mesmos para medições do intercâmbio gasoso.

O ajuste das curvas de A/PAR foi realizada utilizando o modelo de equação quadrática descrita por Long e Hällgren (1993) (Equação 1).

$$A = \frac{\phi \cdot PAR + A_{\max B} - \sqrt{(\phi \cdot PAR + A_{\max B})^2 - 4\phi \cdot A_{\max B} \cdot \Theta}}{2\Theta} - R_e \quad (1)$$

Em que A = taxa fotossintética líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ϕ = rendimento quântico aparente (adimensional), PAR = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $A_{\max B}$ = taxa fotossintética bruta em condições de saturação de luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Θ = a convexidade da curva (adimensional), R_e = taxa de respiração no escuro ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Para determinar os modelos particulares para cada tratamento, foi empregado o programa Table Curve 2D, no qual os dados originais foram ajustados ao modelo de resposta da fotossíntese a luz (Equação 1).

Os valores iniciais atribuídos aos parâmetros Θ , $A_{\max B}$ e ϕ para fins de processamento da análise de regressão com o programa Table Curve 2D, foram os que permitiram o melhor ajuste visual da curva aos dados originais, sendo iguais a 0,06; 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 0,7; respectivamente.

Os valores da taxa de respiração no escuro (Re) utilizados para ajuste da curva foram obtidos quando a PAR foi de 0,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

3.5 – CURVAS DE RESPOSTA DA FOTOSÍNTESE LÍQUIDA À CONCENTRAÇÃO DE CO_2 NO SÍTIO DE CARBOXILAÇÃO (A/C_c)

As curvas de resposta da taxa fotossintética líquida à concentração de CO_2 nos cloroplastos também foram realizadas concomitantemente às curvas A/PAR , tanto no início, no momento da aplicação dos tratamentos, quanto aos 61 dias, no final dos experimentos.

Neste caso, o LI-6400 foi ajustado para fazer as medições na faixa de concentração de CO_2 variando de 0 a 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mas com a seguinte ordem: 400, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 400, 450, 500, 600, 700, 800, 1000 e 1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$.

A PAR foi mantida constante em 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a temperatura do bloco, e a umidade relativa iguais aquelas estabelecidas para medições do intercâmbio gasoso.

Empregou-se o modelo bioquímico de plantas C_3 desenvolvido por Farquhar et al. (1980), utilizando-se valores de C_c ao invés de C_i , por meio do emprego do programa desenvolvido por Sharkey et al. (2007) em Excel (Microsoft).

Toda base teórica para o desenvolvimento do raciocínio matemático para ajuste das curvas empregadas no modelo estão claramente descritas em von Caemmerer (2000).

Segundo este modelo, a taxa fotossintética líquida é dada pelo menor valor que se pode obter devido às limitações impostas pela atividade da Rubisco (A_c), pela taxa de transporte de elétrons (A_j) ou pela utilização das trioses fosfato (A_p) (Equação 2).

$$A = \min \{A_c, A_j, A_p\} \quad (2)$$

A limitação da taxa fotossintética pela atividade da Rubisco foi obtida por meio da Equação 3.

$$A_c = \frac{(C_c - \Gamma^*)V_{c_{\max}}}{C_c + K_c(1 + O/K_o)} - R_c \quad (3)$$

Sendo: C_c = pressão parcial de CO_2 no cloroplasto; Γ^* = ponto de compensação fotorrespiratório; $V_{c_{\max}}$ = velocidade máxima de carboxilação da Rubisco; K_c = constante cinética da reação de carboxilação da rubisco; K_o = constante cinética da reação de oxigenação da Rubisco; O = pressão parcial de O_2 no cloroplasto; R_c = taxa de respiração mitocondrial na luz.

A limitação da taxa fotossintética pela regeneração da RuBP limitada pela taxa de transporte de elétrons (A_j) foi estimada a partir da Equação 4.

$$A_j = \frac{(C_c - \Gamma^*)J}{4C_c + 8\Gamma^*} - R_c \quad (4)$$

Sendo J = Taxa de transporte de elétrons

A limitação da taxa fotossintética pela triose fosfato (TPU) foi estimada pela Equação 5.

$$A_p = 3TPU - R_c \quad (5)$$

Os valores da pressão parcial de CO_2 no cloroplasto foram obtidos a partir da Equação 6.

$$C_c = \frac{C_i - A}{gm} \quad (6)$$

Onde: C_i = concentração intracelular de CO_2 , A = taxa fotossintética, gm = condutância mesofílica

Os valores de C_i e A são fornecidos pelo analisador de gases por infravermelho, e o valor de gm foi obtido a partir da Equação 7.

$$G_m = \frac{e^{c - \Delta H_a / (0,008314 * (273,15 + T^{\circ} C_{folha})}}{1 + e^{\frac{((\Delta S * (T_{leaf} + 273,15) - \Delta H_d))}{(0,008314 * (T_{leaf} + 273,15))}}} \quad (7)$$

Onde: c = constante; ΔH_a = entalpia de ativação da Rubisco; ΔH_d = entalpia de desativação da Rubisco; T_{leaf} = temperatura da folha em °C; ΔS = resposta da enzima Rubisco a uma determinada temperatura.

Os valores de 20,01 para c , 49,6 para ΔH_a , 437,4 para ΔH_d e 1,4 para ΔS utilizados, foram fornecidos por Sharkey et al. (2007) baseado nos trabalhos de Bernacchi et al. (2001, 2002), e Bernacchi, Pimentel & Long, (2003).

As determinações de K_c e K_o foram realizadas com base nas Equações 8 e 9, apresentadas por Sharkey et al. (2007).

$$K_c = e^{(c - (\Delta H_a / (0,008314 * (273,15 + T_{leaf}))))} \quad (8)$$

$$K_o = e^{(c - (\Delta H_a / (0,008314 * (273,15 + T_{leaf}))))} \quad (9)$$

Sendo os valores de c , 35,9774 e 12,3772 e de ΔH_a 80,99 e 23,72 para K_c e K_o respectivamente.

Γ^* refere-se ao ponto de compensação fotorrespiratória, neste ponto a liberação de CO_2 pela taxa fotorrespiratória é exatamente igual à captação fotossintética de CO_2 . No presente trabalho Γ^* foi calculado com base na Equação 10.

$$\Gamma^* = e^{((c - (\Delta H_a / (0,008314 * (273,15 + T_{leaf}))) * O_2))} \quad (10)$$

3.6 – DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Esta pesquisa foi desenvolvida para avaliar o efeito de dois tratamentos que foram à disponibilidade de luz e o regime hídrico. Empregaram-se dois níveis de disponibilidade de luz, sendo um a exposição das plantas jovens ao pleno sol e outro a exposição a condição de sombreamento simulando-se o sub-bosque de um cambarazal. O regime hídrico também contou com dois níveis, sendo um o irrigado e outro o inundado.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado e, para garantir a casualização, todos os vasos sofreram mudança de sua posição no local do experimento

com uma frequência de dois em dois dias. A disposição espacial dos vasos pode ser observada na Figura 3.



Figura 21 - Implantação do experimento, mostrando as plantas jovens de *V. divergens* sob sombreamento na esquerda, e a pleno sol na direita.

Além da disponibilidade de luz e do regime hídrico, o tempo de exposição aos diferentes tratamentos também foi inserido como um tratamento. Para o intercâmbio gasoso, foram avaliados 19 momentos. O primeiro no dia 4 de setembro de 2009, dia juliano (DJ) 247, no momento em que as plantas jovens de cambará foram submetidas aos tratamentos combinados. Os outros dias em que realizou-se as medições foram os seguintes: 12/09/2009 (DJ = 255), 14/09/2009 (DJ = 257), 15/09/2009 (DJ = 258), 24/09/2009 (DJ = 267), 26/09/2009 (DJ = 269), 28/09/2009 (DJ = 271), 30/09/2009 (DJ = 273), 1/10/2009 (DJ = 274), 5/10/2009 (DJ = 278), 7/10/2009 (DJ = 280), 8/10/2009 (DJ = 281), 9/10/2009 (DJ = 282), 10/10/2009 (DJ = 283), 13/10/2009 (DJ = 286), 14/10/2009 (DJ = 287), 15/10/2009 (DJ = 288), 17/10/2009 (DJ = 290). O último dia em que as medições foram efetuadas foi em 4/11/2009 (DJ = 308) aos 61 dias após a exposição das plantas aos diferentes tratamentos.

De acordo com a variável medida, o número de repetições diferiu. Para todas as variáveis do intercâmbio gasoso, foram utilizadas sete repetições por tratamento combinado. Nas curvas A/PAR e A/C_c foram empregadas três repetições por tratamento combinado.

Os dados originais das variáveis do intercâmbio gasoso foram submetidos à análise de variância e para aqueles tratamentos ou interações que foram significativos ($p < 0,05$) pelo teste de F , foram realizadas provas de médias por Tukey a 5% de

probabilidade. Os parâmetros das curvas A/PAR e A/Cc obtidos para cada repetição também foram submetidos à análise de variância e prova de médias de igual forma, sendo utilizados para tanto os valores reais de curvas de três repetições distintas.

O contraste entre os valores de Rg , PAR e T_{ar} dentro e fora da mini casa de vegetação utilizada para simular o sombreamento da copa das árvores foi obtido por meio de teste de t para dados pareados.

4 – RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 – SINAIS APARENTES DE ESTRESSE

Todas as plantas sobreviveram aos 61 dias de inundação e sombreamento. As folhas de plantas submetidas ao alagamento apresentaram coloração pálida e tornaram – se cloróticas durante o decorrer do experimento, este é um sinal visual da condição de estresse a qual estavam submetidas, sendo esta condição mais evidente em folhas das plantas inundadas e a pleno sol do que as inundadas e sombreadas. A clorose consiste em uma redução da quantidade de clorofila que neste caso em específico acredita-se estar diretamente ligada ao efeito do alagamento, uma vez que o alagamento promove uma redução na condutividade do sistema radicular, bem como a diminuição da porosidade do solo comprometendo desta forma a assimilação de nutrientes (JACKSON et al., 2005; OLIVEIRA, 2007).

Durante os 61 dias a que as plantas ficaram submetidas aos tratamentos pode-se observar que houve o surgimento de novas folhas, contudo em plantas submetidas ao tratamento de inundação, tanto a pleno sol, quando sombreadas este foi reduzido.

4.2 – DINÂMICA TEMPORAL DO INTERCÂMBIO GASOSO

Ao longo de 61 dias do experimento, as análises das variáveis do intercâmbio gasoso revelaram que houve o efeito diferenciado dos tratamentos de regime hídrico e disponibilidade de luz e das interações entre esses tratamentos, de acordo com a variável.

Para a condutância estomática (g_s) pode ser verificado que houve uma interação significativa entre o tempo de exposição aos tratamentos e o regime hídrico ($p = 0,0001$) e também entre a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0001$).

Nota-se que as plantas que foram submetidas à inundação apresentaram uma redução na g_s que se verifica logo na primeira medição, aos 10 dias após o início do experimento, e desde então manteve-se estável até o final do experimento, ao passo que naquelas plantas que foram somente irrigadas, a g_s varia ao longo do tempo, muito provavelmente devido inclusive ao efeito dos estímulos ambientais variáveis, especialmente a radiação solar (Figura 4). Todas as comparações das médias de g_s entre plantas irrigadas e inundadas ao longo dos diferentes tempos de medição revelaram diferenças significativas ($p < 0,05$), com exceção dos DJ 247, 255, 267 e 308.

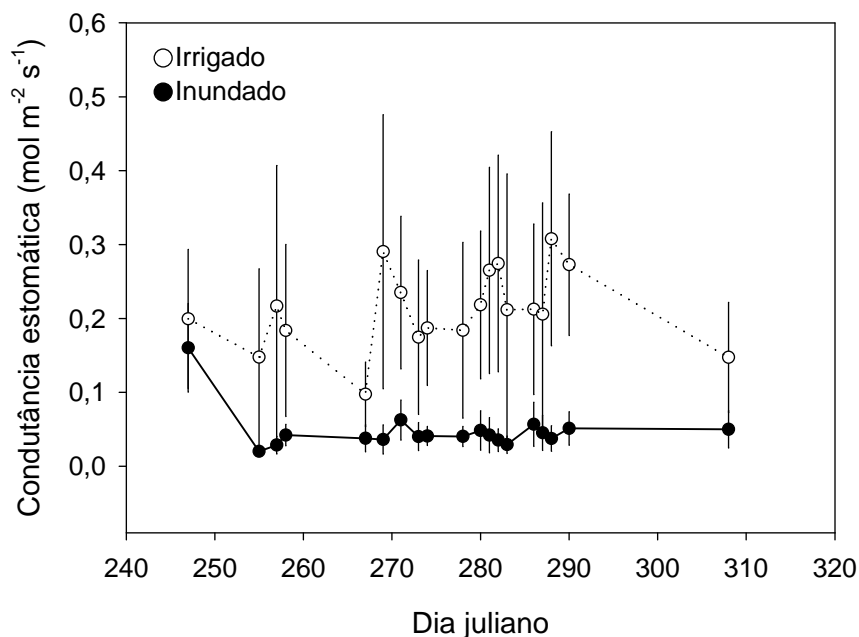


Figura 22 - Efeito do regime hídrico sobre a condutância estomática (g_s) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.

O decréscimo em g_s para plantas arbóreas tolerantes ou mesmo não tolerantes é uma resposta comum ao alagamento, estando na maioria dos casos ligado ao fechamento estomático ocasionado pela diminuição da difusão de CO_2 (Kozlowski, 1997, Kozlowski et al., 2001, Carvalho et al., 2002; Oliveira, 2007), bem como a diminuição da permeabilidade e da condutividade hidráulica das raízes (DAVIES e FLORE, 1986, PEZESHKI, 2001; MIELKE et al., 2003.). Resultados semelhantes ao

deste trabalho foram encontrados por Carvalho e Ishida (2002), Rehem, (2006), Oliveira, (2007) e Batista et al., (2008), ao estudarem plantas de diferentes espécies submetidas ao alagamento. O efeito da inundaç o sobre g_s fica ainda mais evidente quando se avalia a intera o entre o regime h drico e a disponibilidade de luz (Figura 5).

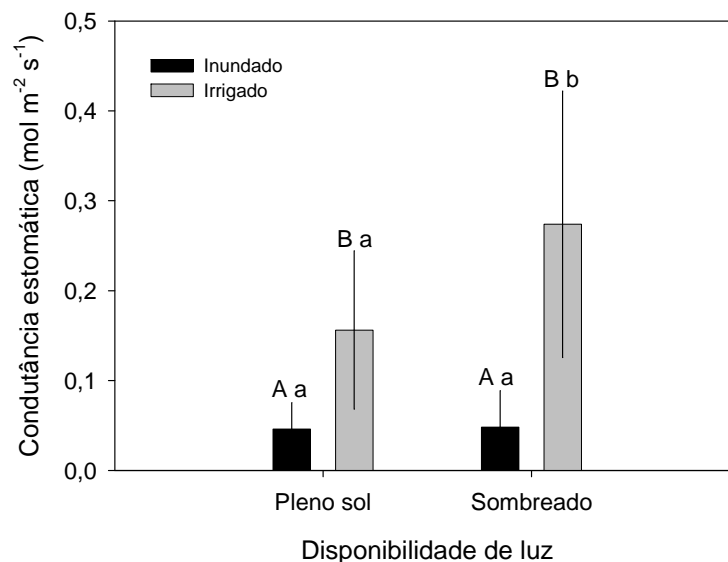


Figura 23 - Efeito do regime h drico sobre a condut ncia estom tica (g_s) em fun o da disponibilidade de luz. M dias seguidas de mesma letra mai scula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra min scula dentro do mesmo regime h drico n o diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Os valores de g_s das plantas irrigadas foram sempre superiores aos das plantas inundadas, mas mesmo para estas  ltimas, considera-se que s o valores altos para uma planta lenhosa. Comumente plantas lenhosas apresentam valores t picos de g_s , girando em torno de $0,020$ a $0,120 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e plantas mesof ticas, valores em torno de $0,160$ a $0,800 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ quando os est matos est o abertos (NOBEL, 1991).

O efeito da disponibilidade de  gua sobre g_s , varia entre as esp cies. Por exemplo, Lobo et al., (2008), verificaram que para a mangabeira (*Harconia speciosa* Gomes), uma esp cie nativa do Brasil que ocorre no Cerrado, nos Tabuleiros Costeiros e nas Baixadas Litor neas, n o h  qualquer efeito da irriga o sobre g_s , sendo que os valores encontrados por esses autores para essa esp cie, com sete anos de idade, girou na faixa de $0,70$ a $0,170 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Soares e Almeida (2003) encontraram condut ncias

estomáticas máximas para plantas de eucalipto de 8 anos de idade variando de 0,15 a 0,50 mol m⁻² s⁻¹.

Para a *A* verificou-se que houve interação significativa entre o regime hídrico, a disponibilidade de luz e o tempo de exposição das plantas jovens aos tratamentos combinados ($p = 0,0359$).

As variações da *A* não apresentaram um padrão característico no qual se pudesse identificar claramente o efeito da disponibilidade de luz sobre a variável (Figura 6). Em geral, para compensar a falta de luz, há um incremento nos teores de clorofila e mudanças na estrutura da folha, como o aumento da área foliar específica. Essas mudanças possibilitam em alguns casos um incremento em ϕ , contudo isso ocorre com concomitante redução em *A*_{max}. Por essas razões, em princípio se esperaria que os valores de *A* para as plantas a pleno sol fossem sempre superiores aos das plantas sombreadas, uma vez que a tela vermelha proporcionou uma atenuação da *PAR* de 78,11% (Figura 7). Como não foram efetuadas medidas de teor de clorofila e de área foliar específica, isso impede qualquer inferência acerca de que tais esperadas alterações bioquímicas e morfológicas não ocorrem no cambará e que por isso a planta mantém a maquinaria bioquímica da fotossíntese inalterada sob condições de sombreamento.

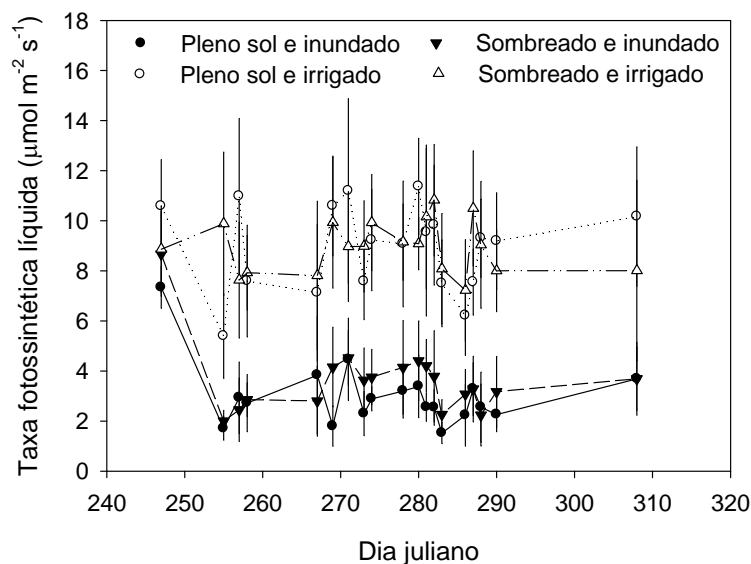


Figura 6 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a taxa fotossintética líquida em função do regime hídrico e do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.

Paiva et al., (2001), e Dias (2005), não observaram aumento da taxa fotossintética em folhas mais iluminadas, e atribuem a este fato a um melhor aproveitamento da radiação pelas folhas de sombra.

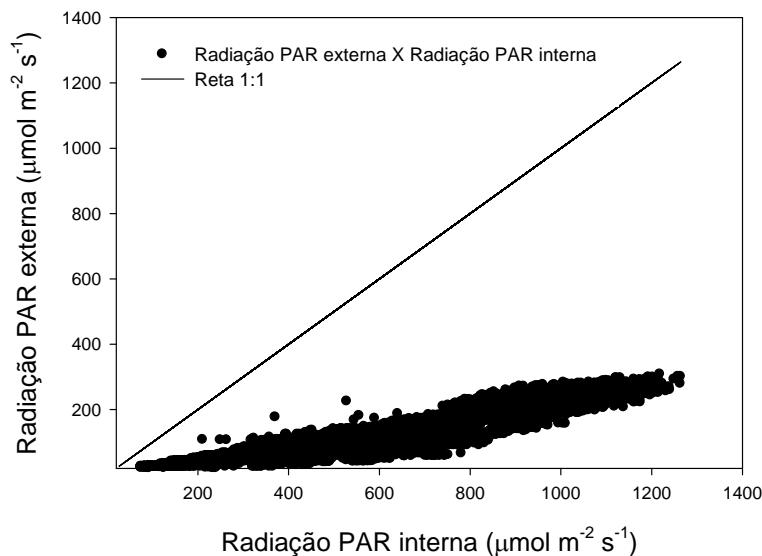


Figura 24 – Atenuação da radiação PAR dentro da mini casa de vegetação pela tela sombrante vermelha

Em geral, as plantas irrigadas apresentaram sempre os maiores valores de A em relação às inundadas. Para plantas em pleno sol, somente em 4 dos 19 momentos de medição (DJ 247, 255, 267 e 286) não se verificou diferença significativa nos valores de A entre plantas irrigadas e inundadas ($p > 0,05$), e para plantas sombreadas, somente 3 dos 19 (DJ 247, 280 e 308). É possível inferir pelos resultados obtidos que esse padrão se deu devido ao efeito do regime hídrico sobre a g_s . Isto porque sabe-se que a redução em g_s afeta em maior proporção os valores de A do que de E , principalmente porque o tamanho das moléculas de CO_2 é muitas vezes maior que o de H_2O e isso afeta diferencialmente a difusão desses gases através dos estômatos (ASHARAF, 2003; TAIZ E ZEIGER, 2004).

Resultados semelhantes ao deste trabalho com reduções nos valores de A para plantas submetidas à inundação em condições experimentais foram observados por Mielke et al. (2003), Rehem (2006) e Oliveira (2007).

Para a variável E , verificou-se interação significativa entre a disponibilidade de luz e o tempo de exposição das plantas jovens aos tratamentos combinados ($p = 0,0181$), entre o regime hídrico e o tempo de exposição das plantas jovens aos tratamentos combinados ($p = 0,0001$) e entre a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0001$).

Ao longo do tempo de exposição das plantas jovens aos tratamentos combinados, não foi verificada qualquer diferença significativa ($p > 0,05$) em E entre plantas a pleno sol e plantas sombreadas, independentemente do regime hídrico a que foram submetidas (Figura 8).

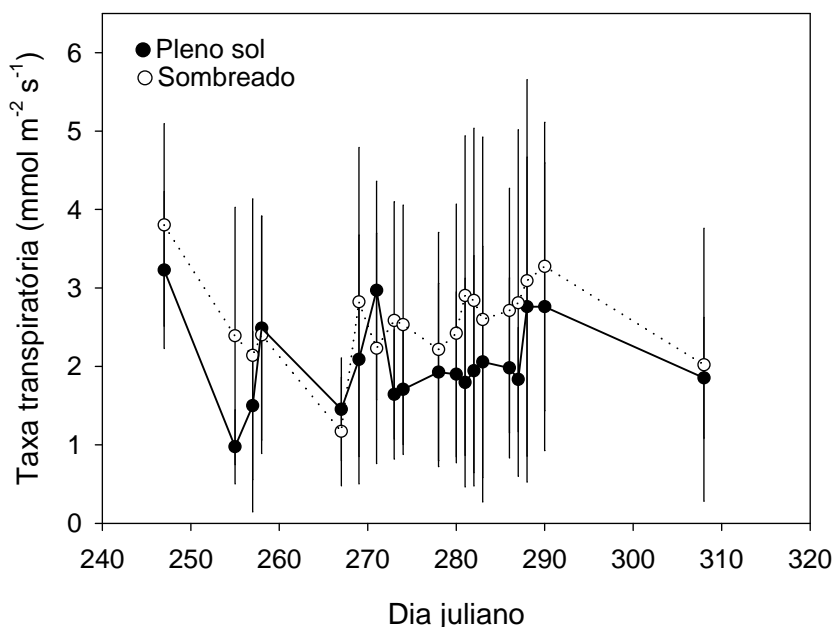


Figura 8 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a taxa transpiratória em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos

Foi observada uma redução de E das plantas submetidas à inundaç o, esta reduç o apresentou-se desde o in cio do experimento, 10 dias ap s a submiss o das plantas aos tratamentos, e manteve-se durante todo o per odo do experimento (Figura 9). De todos os 19 momentos de mediç o, em apenas 3 (DJ 247, 267 e 308) n o foi identificada diferenç a significativa ($p > 0,05$) entre plantas irrigadas e plantas inundadas.

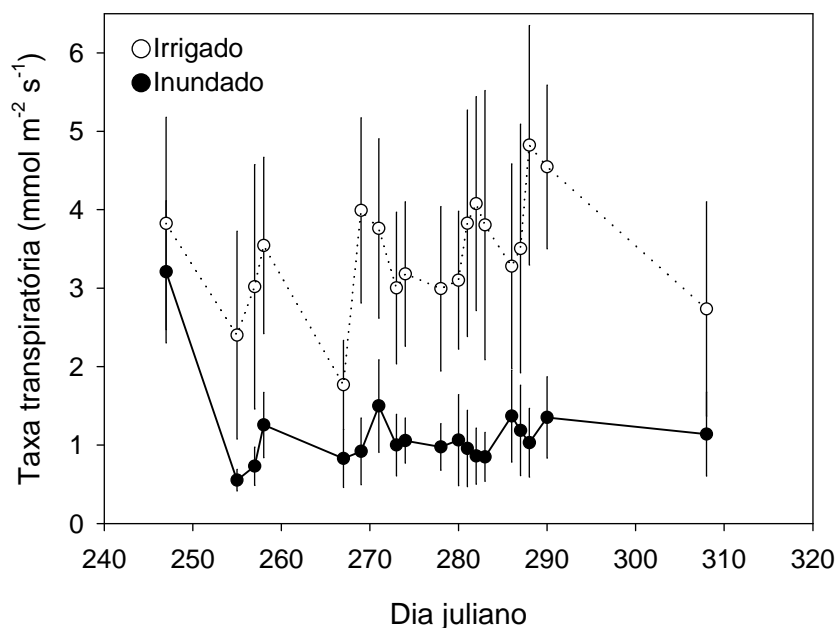


Figura 9 - Efeito do regime hídrico sobre a taxa transpiratória em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.

A redução em E de plantas submetidas ao alagamento ocorre por uma diminuição na condutância estomática, que ocorre mediada por sinais das raízes geralmente associados ao ABA (JACKSON, 2002).

Em plantas susceptíveis ao alagamento, um dos primeiros sintomas que ocorre em questão de horas é o da redução na absorção de água pelas raízes, devido a sua redução na condutividade hidráulica decorrente da perda de funcionalidade das aquaporinas que ocorre na condição de acidose e anoxia reinante (TOURNAIRE-ROUZ et al., 2003). Nessas condições, para evitar o estabelecimento de um estresse hídrico interno, quando E excede a capacidade de reposição da água perdida por meio da absorção radicular, os estômatos se fecham parcial ou totalmente, com redução na g_s . Por outro lado, a restrição ao intercâmbio gasoso determina menor atividade do sistema fotossintético, com redução em A e conseqüente incremento em C_i , sendo este último um potente promotor do fechamento estomático (JACKSON, 2002).

Após algum tempo de alagamento, alguns autores atribuem a diminuição da g_s , a menor utilização da rota apoplástica no fluxo de água através da planta, bem como a um aumento da resistência hidráulica radicular, ou ainda pelo apodrecimento das raízes

(JONES 1998). Resultados semelhantes relatando uma redução de E em plantas submetidas a inundação foram observados por Rehem (2006), e Krauss et al., (2006).

Verificou-se que, independentemente da disponibilidade de luz a que as plantas jovens foram submetidas, a inundação causou uma redução significativa em E (Figura 10). Assim como foi verificado neste trabalho, há outras espécies em que o sombreamento afeta significativamente E , como é o caso da *Lithraea molleoides* (DIAS, 2005), em que folhas de sol apresentaram menores valores da variável em relação às de sombra.

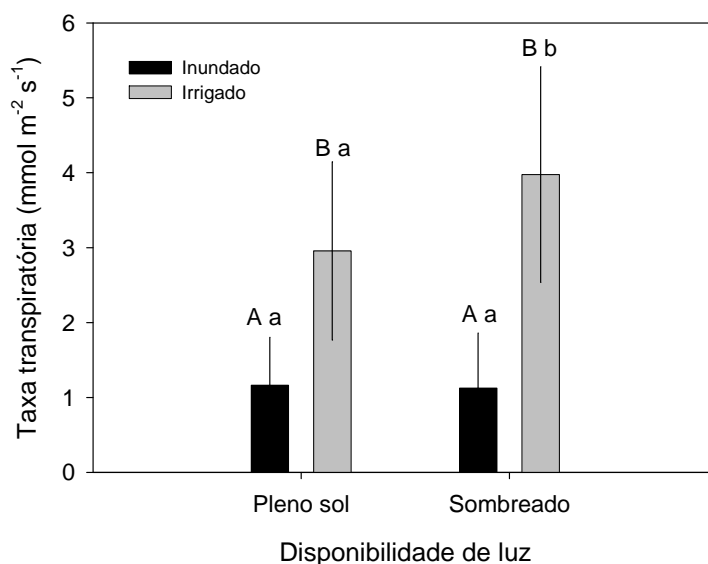


Figura 25 - Efeito do regime hídrico sobre a taxa transpiratória em função da disponibilidade de luz. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Para a EUA , foi evidenciado o efeito da interação entre a disponibilidade de luz e o tempo de exposição das plantas jovens aos tratamentos ($p = 0,0127$), assim como entre a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0001$).

Independentemente do regime hídrico, os valores médios de EUA de plantas a pleno sol e plantas sombreadas não diferiu em nenhum momento em que se realizaram as medições ($p > 0,05$) (Figura 11).

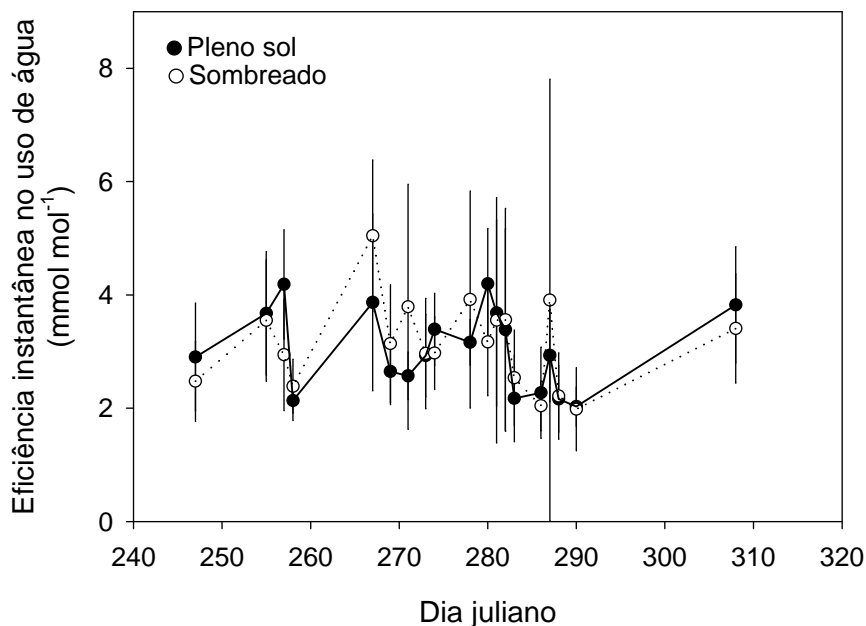


Figura 26 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a eficiência instantânea no uso de água em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.

O efeito de g_s sobre E é linear, mas o efeito de g_s sobre A é hiperbólico. Assim, na faixa em que A não é mais afetada pelas variações de g_s , uma redução em A implica num aumento em EUA . Esta última afirmação explica o porquê da diferença significativa entre EUA de plantas irrigadas e plantas inundadas na condição de sombreamento (Figura 12). É preciso ter em mente que os valores do intercâmbio gasoso sob os quais estas análises estão sendo feitas não refletem a condição real em que as plantas estão submetidas, mas sim a resposta potencial das mesmas, uma vez que foram fixadas as condições de temperatura do ar, umidade relativa do ar, concentração atmosférica de CO_2 e luz (veja o item Material e Métodos).

Se observados os comportamentos de A e de E nas Figuras 6, 8 e 9 verifica-se que há um efeito do regime hídrico no qual a inundação inibe tanto A quanto E , ao passo que não há um efeito claro da disponibilidade de luz, de tal sorte que plantas a pleno sol e plantas sombreadas apresentam valores similares de A e de E . Nessas condições, espera-se pouca variação da EUA nas plantas sob os diferentes tratamentos.

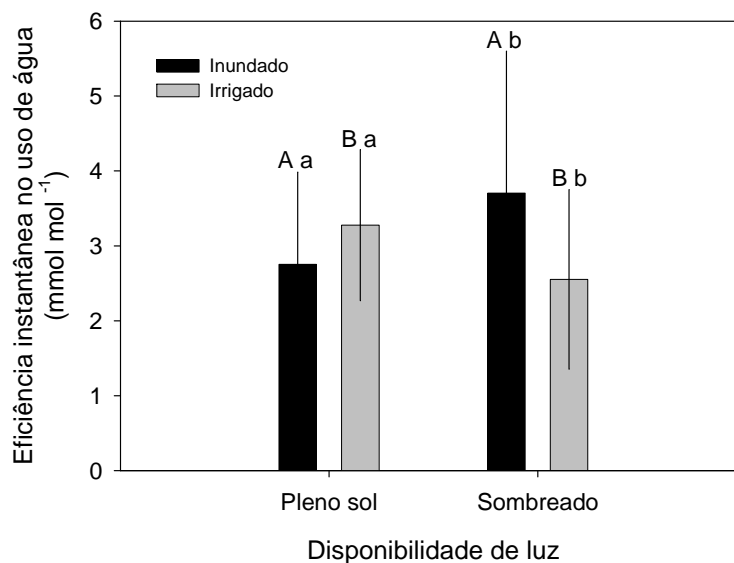


Figura 27 - Efeito do regime hídrico sobre a eficiência instantânea no uso de água em função da disponibilidade de luz. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Para a relação C_i/C_a , houve interação significativa entre o regime hídrico, a disponibilidade de luz e o tempo de exposição das plantas jovens aos tratamentos combinados ($p = 0,0198$).

Quando avaliadas as médias de C_i/C_a , entre as plantas jovens irrigadas e inundadas submetidas ao tratamento de pleno sol, não se verificou qualquer diferença significativa ($p > 0,05$), ao passo que para as plantas sombreadas, em 2 dos 19 momentos de medição (DJ 282 e 287) foram verificadas diferenças significativas nos valores de C_i/C_a entre plantas irrigadas e inundadas (Figura 13).

Segundo Ashraf (2003), a redução na relação C_i/C_a é normal em populações arbóreas tolerantes à inundação. Baixos valores de C_i/C_a implicam em grandes limitações estomáticas da fotossíntese e maior conservação da planta em relação ao uso da água (REHEM, 2006). Considera-se que a relação C_i/C_a seja um indicador apropriado para a limitação estomática da fotossíntese (FARQUHAR e SHARKEY, 1982).

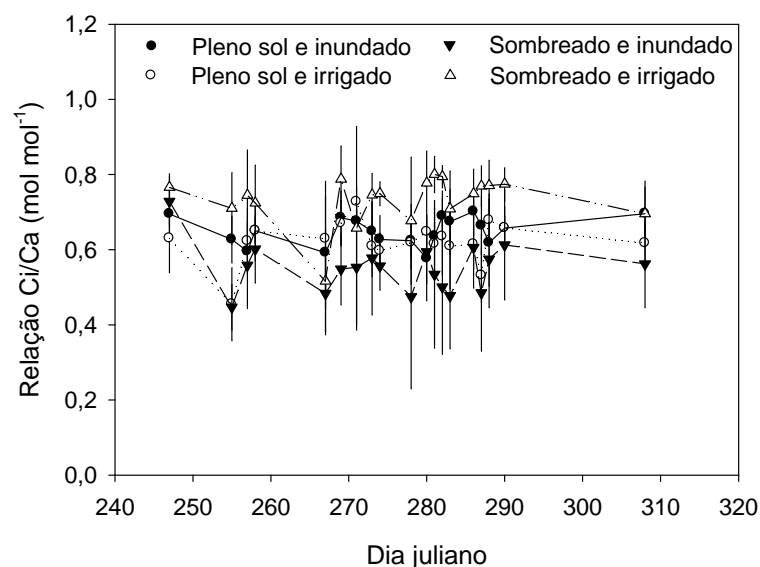


Figura 28 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a relação Ci/Ca em função do regime hídrico e do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.

4.3 – CURVAS A/PAR

Por meio da análise das curvas A/PAR pode-se verificar que as plantas submetidas ao processo de inundação, independente da disponibilidade de luz em que se encontravam apresentaram uma queda acentuada de A depois de decorridos os 61 dias de tratamento (Figura 14 A e B). Para as plantas irrigadas pode-se observar que quando a pleno sol os valores de A ao final dos 61 são ligeiramente inferiores aos valores observados no início do tratamento (Figura 14 C) já as plantas irrigadas submetidas a atenuação da radiação apresentaram um aumento dos valores de A após decorridos os 61 dias de tratamento (Figura 14 D). Plantas que apresentam capacidade de adaptação a diferentes condições de ambiente (plasticidade morfofisiológica), apresentam alterações anatômicas, morfológicas e fotossintéticas como resposta a diferentes níveis de radiação (PANDEY e KUSHWAHA, 2005; OGUCHI et. al., 2005). A aclimação das plantas sombreadas pode ser comprovada por maiores valores de ϕ encontrados no presente trabalho.

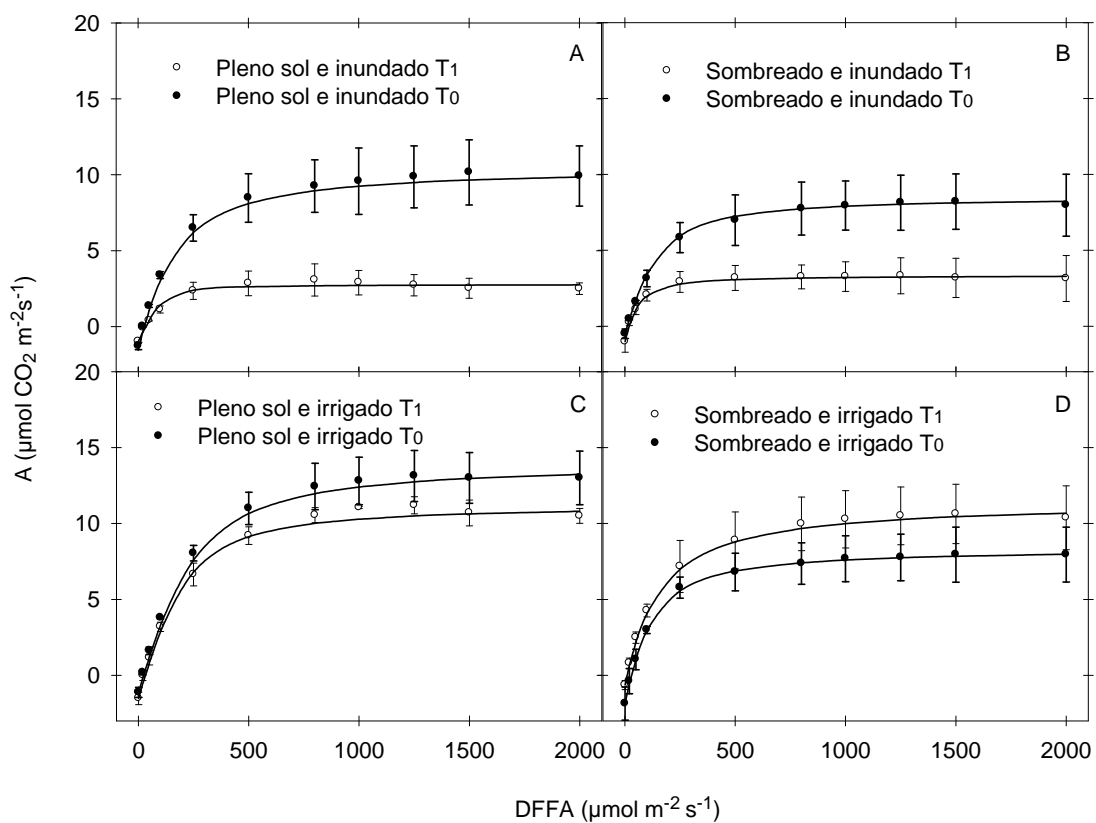


Figura 29 – Taxa fotossintética (A) em função da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA) de plantas jovens de camará submetidas aos tratamentos a pleno sol e inundado (A), sombreado e inundado (B), pleno sol e irrigado (C) sombreado e irrigado (D) no início dos tratamentos (T₀) e depois de decorridos 61 dias (T₁)

Houve efeito da interação entre o tempo de exposição aos tratamentos e a disponibilidade de luz sobre a variável ϕ ($p = 0,0634$). Verificou-se que as plantas submetidas ao sombreamento aumentaram sua ϕ após 61 dias de exposição a esse tratamento (Figura 15).

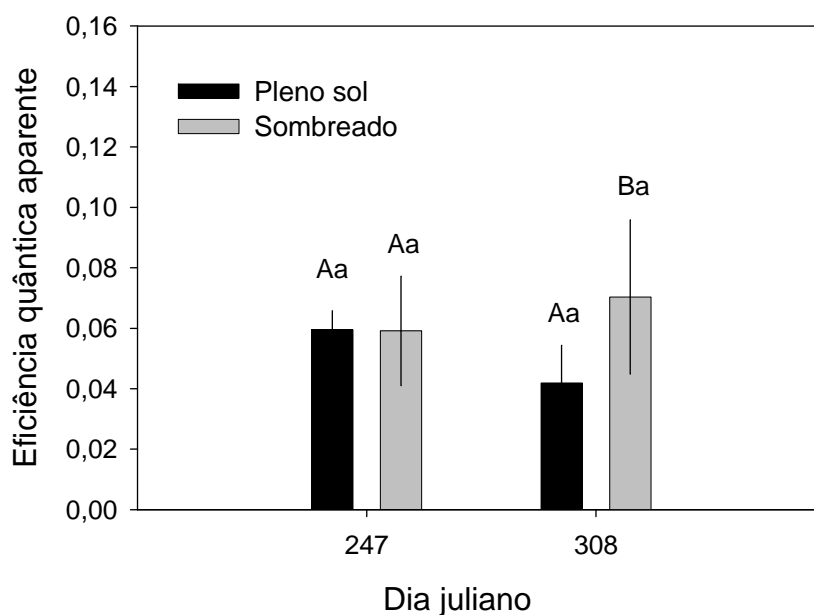


Figura 30 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a eficiência quântica aparente (ϕ) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Em plantas C_3 , os valores de ϕ podem flutuar na faixa de 0,04 a 0,06; tipicamente de 0,05 (TAIZ & ZEIGER, 2004). De acordo com o que atualmente se conhece do processo fotossintético, para a evolução de uma molécula de O_2 e a fixação de uma de CO_2 em uma triose fosfato são necessários 3 ATP e 1 NAPH. Considerando apenas isso, o valor de ϕ pode ser estimado em 0,111 mol de CO_2 fixado ou O_2 evoluído por mol de fótons absorvido; o que não é uma condição verificada comumente, a não ser em condições muito específicas em laboratório, de maneira que se presta como um “valor limite” de referência para o processo. A diferença entre esse valor teórico máximo e os valores normalmente encontrados se deve a interferência de outros processos sobre ϕ , como, por exemplo, fixação de nitrogênio, síntese de amido e fotorrespiração (SKILMAN, 2008).

Não foi verificada qualquer diferença ($p > 0,05$) entre os valores da temperatura do ar medidas dentro da casa de sombra (onde as plantas submetidas ao sombreamento foram cultivadas) e fora dela, no ambiente aberto, onde as plantas sob pleno sol foram

cultivadas (Figura 16). Esse aspecto é uma garantia de que não houve qualquer efeito da temperatura sobre ϕ , uma vez que o camará é uma planta C_3 e, como foi mencionado anteriormente, altas temperaturas podem afetar ϕ por meio da elevação das taxas de fotorrespiração.

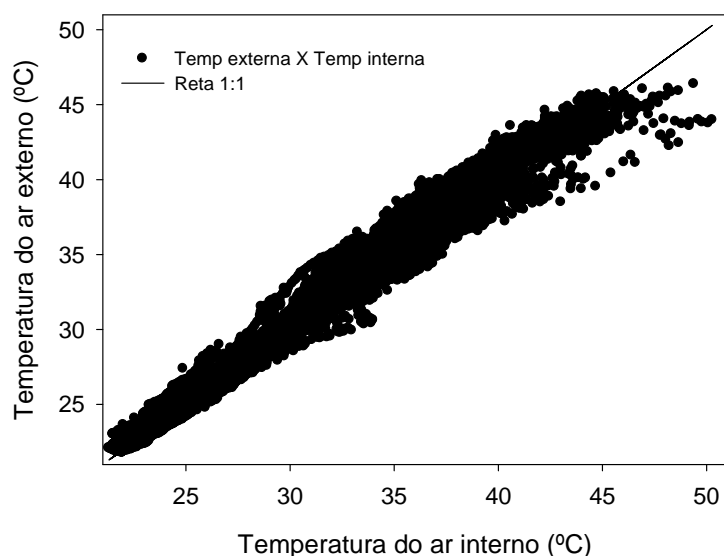


Figura 16 - Diferença da temperatura do ar interno e externo nos tratamentos de atenuação da radiação

Assim sendo, provavelmente o sombreamento causou uma mudança no aparelho fotossintético das plantas a fim de torná-lo adaptado a essa condição. Para lidar com as alterações de irradiância as plantas devem ser capazes de se aclimatar para esta variação, ao nível de folhas essas adaptações podem se dar nas folhas já existentes ou através da produção de novas folhas aclimatadas, cuja fisiologia é alterada (WIKKA et al., 2007)

A A_{maxB} sofreu os efeitos da interação entre o tempo de exposição aos tratamentos e o regime hídrico ($p = 0,0052$). Para plantas submetidas à inundação foi verificado diferença significativa nos valores de A_{maxB} no início (DJ 247) e ao final do experimento (DJ 301), enquanto que a diferença nos valores de A_{maxB} entre plantas inundadas e irrigadas foi verificada somente após decorridos 61 dias do experimento (Figura 17)

De acordo com Vervuren et al., (1999), esta redução em A_{maxB} , possivelmente reflete, a perda da performance fotossintética causada pelos efeitos degenerativos do tecido foliar ocasionados pela deficiência nutricional imposta pela inundação, além das possíveis alterações na disponibilidade de luz que ocasionaria uma aclimação das plantas ao sombreamento

Reduções em A_{maxB} foram relatadas por Krauss et al., (2006), ao estudaram plantas de *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* submetidas a períodos alternados de inundação.

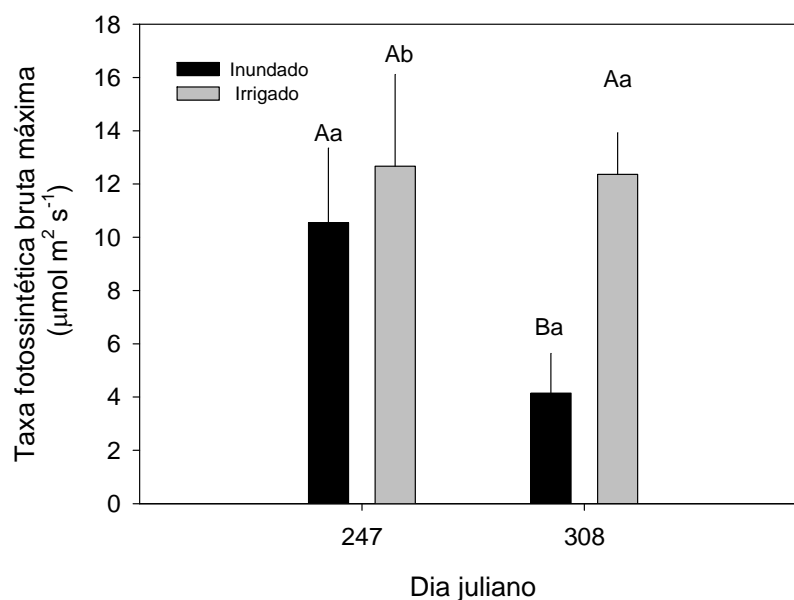


Figura 31 - Efeito do regime hídrico sobre a taxa fotossintética bruta máxima (A_{maxB}) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

A R_e sofreu o efeito da interação entre o tempo de exposição aos tratamentos, a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0229$) (Figura 18). Entretanto, não foi verificada qualquer diferença significativa entre os valores médios dessa variável entre os tratamentos analisados.

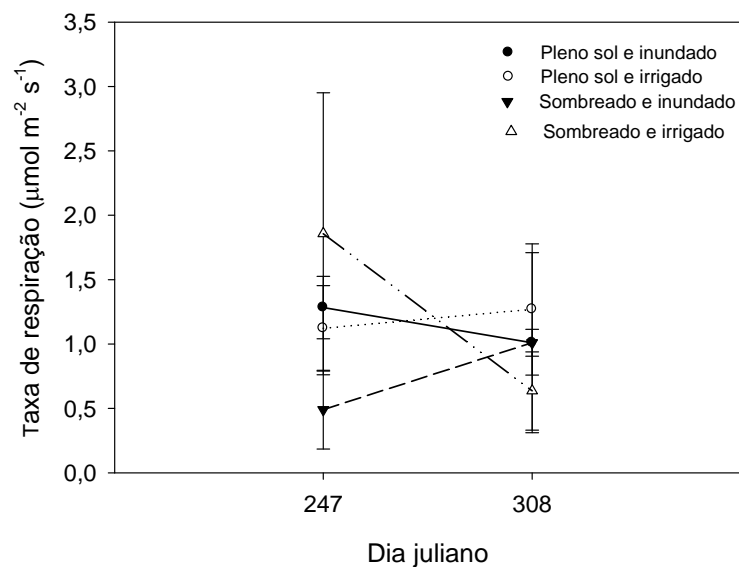


Figura 18 - Efeito da disponibilidade de luz sobre taxa de respiração no escuro (Re) em função do regime hídrico e do tempo de exposição das plantas aos tratamentos.

4.4 – CURVAS A/CC

As curvas de resposta da taxa fotossintética (A) em função da concentração de CO_2 no cloroplasto revelaram que as plantas submetidas aos tratamentos de inundação por 61 dias, independente se a pleno sol ou sombreadas apresentam uma redução em seus valores de A (Figura 19 A e B). Enquanto que plantas submetidas aos tratamentos a pleno sol e irrigada não apresentaram diferenciações nas suas taxas fotossintéticas ao longo do tempo de exposição aos tratamentos (Figura 19 C). Já plantas sombreadas e irrigadas apresentaram um aumento nos seus valores de A após 61 dias submetidas aos tratamentos (Figura 19 D).

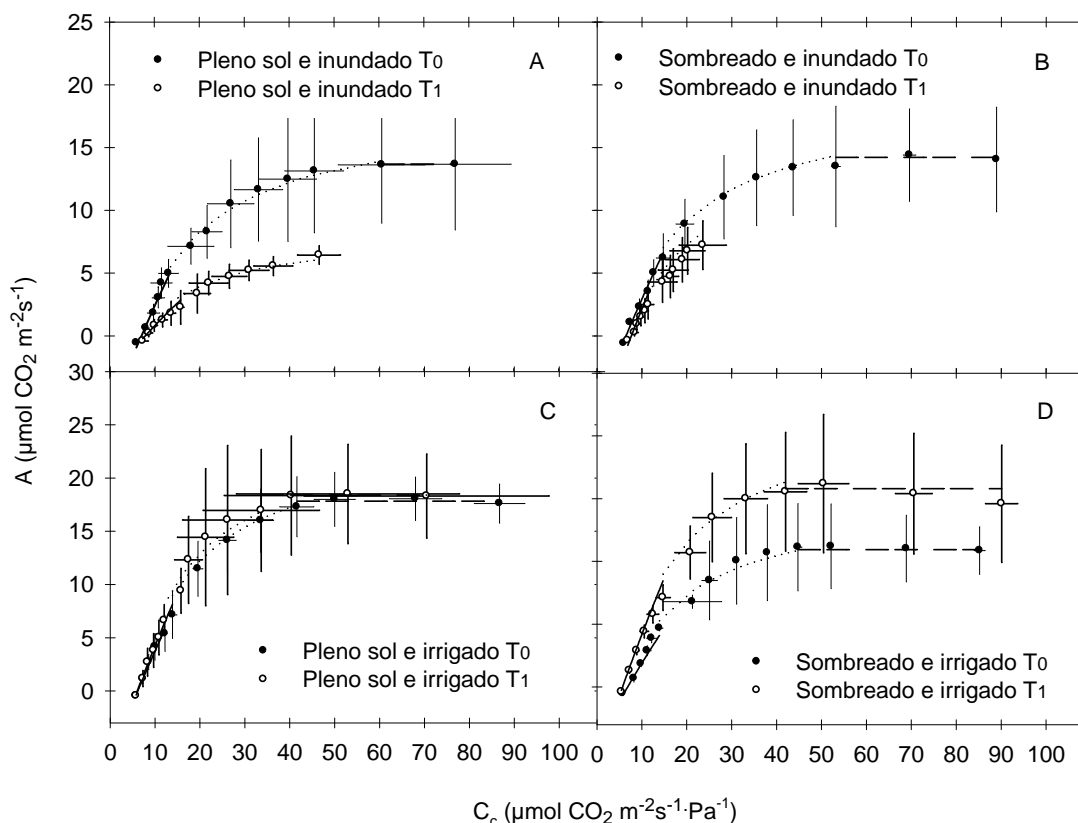


Figura 19 – Taxa fotossintética (A) em função da concentração interna de CO₂ no cloroplasto (C_c) de plantas jovens de cambará submetidas aos tratamentos pleno sol e inundado (A), sombreado e inundado (B) pleno sol e irrigado (C), sombreado e irrigado (D) no início do tratamento (T₀) e após decorridos 61 dias (T₁)

Para $V_{C_{max}}$ houve interação significativa entre o tempo de exposição aos tratamentos e a disponibilidade de luz ($p = 0,0191$) (Figura 20) e entre a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0395$) (Figura 21).

Verificou-se que para plantas submetidas a inundação, somente aos 61 dias após o estabelecimento dos tratamentos (DJ = 308) foi observada diferença significativa da $V_{C_{max}}$ entre plantas a pleno sol e sombreadas. Esse aspecto associado ao fato de que, em plantas cultivadas a pleno sol e irrigadas, a diferença de $V_{C_{max}}$ entre os dois momentos de medição não é significativa, permite identificar que ambos os níveis – sombreamento e inundação – são fatores de estresse significativo para a variável $V_{C_{max}}$.

Aumento significativo nos valores de $V_{c_{max}}$ de plantas submetidas à alta irradiância quando comparadas a plantas em sombreamento são relatados por Magalhães et al.,(2009), aumento nos valores de $V_{c_{max}}$ e J_{max} em resposta a aclimação à luz solar plena indicam um maior investimento em proteínas associadas à rubisco, em detrimento do conteúdo protéico associado com os complexos coletores de luz. Os valores de $V_{c_{max}}$ encontrados no presente trabalho são semelhantes àqueles mencionados por Wullschleger (1993), para plantas de florestas tropicais.

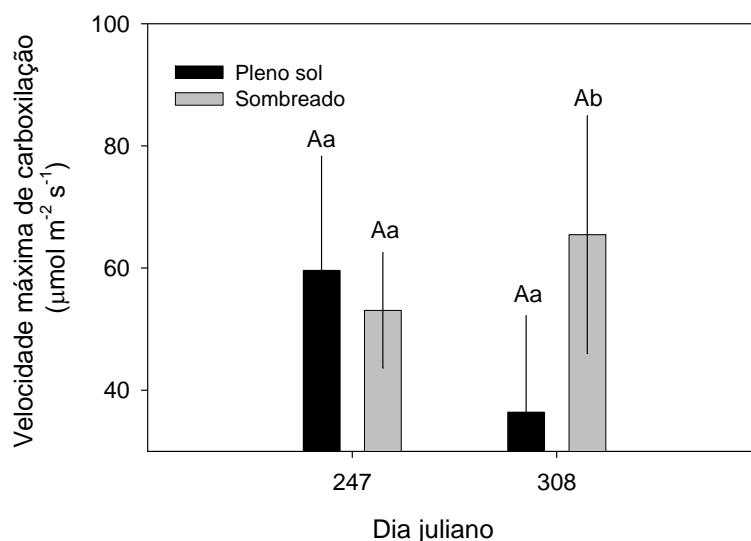


Figura 320 - Efeito da disponibilidade de luz sobre a velocidade máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo tempo não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

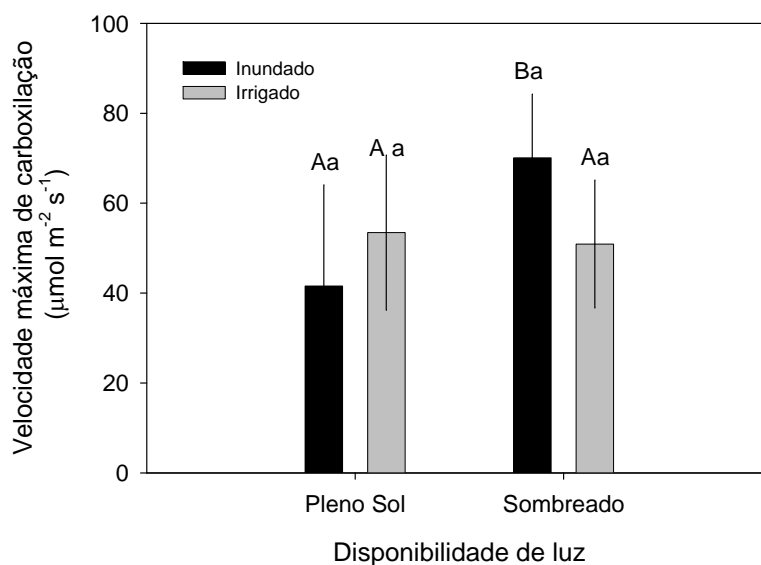


Figura 21 - Efeito do regime hídrico sobre a velocidade máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$) em função da disponibilidade de luz. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Para J , foi observada a interação entre o regime hídrico e o tempo de exposição das plantas aos tratamentos combinados ($p = 0,0091$) e entre a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0107$).

Independentemente da disponibilidade de luz, o efeito do regime hídrico sobre J só pode ser percebido no final do experimento, aos 61 dias de exposição das plantas aos tratamentos combinados, mas isso se deve à soma da contribuição parcial da redução não significativa de J para as plantas inundadas e o aumento não significativo de J para as plantas irrigadas (Figura 22).

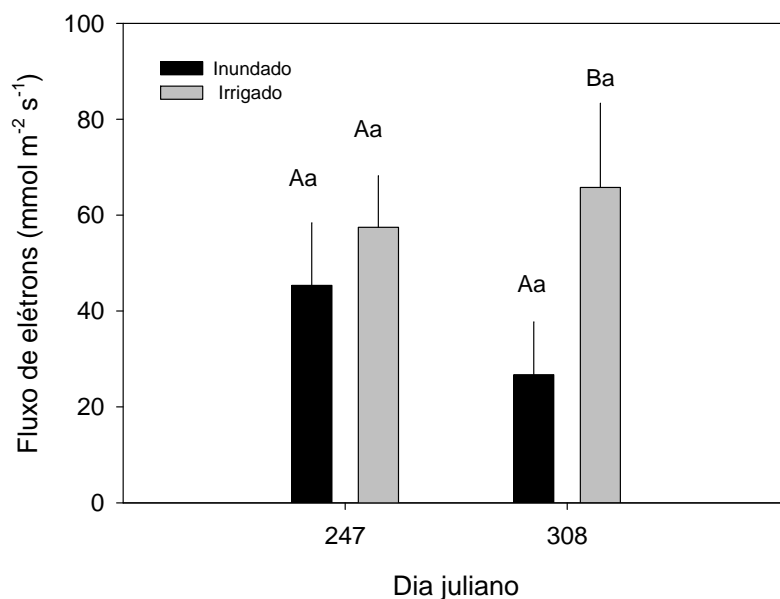


Figura 22 - Efeito do regime hídrico sobre o fluxo de elétrons (J) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo tempo não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

Independentemente do momento em que as medições foram realizadas, as plantas irrigadas a pleno sol apresentaram maiores valores de J em relação às inundadas (Figura 23). Entretanto, esta diferença deve ser analisada com cautela, posto que da mesma maneira como se verificou a diferença significativa do J entre plantas inundadas e irrigadas aos 61 dias de exposição das plantas aos tratamentos combinados, neste segundo caso, o que se verifica é que na condição de cultivo a pleno sol, há um incremento não significativo de J para plantas irrigadas em relação ao cultivo à sombra e uma redução não significativa de J para plantas inundadas em relação ao cultivo à sombra, sendo que a soma da contribuição de ambos é o que faz com que a diferença de J entre plantas inundadas e irrigadas difira entre si na condição de cultivo a pleno sol.

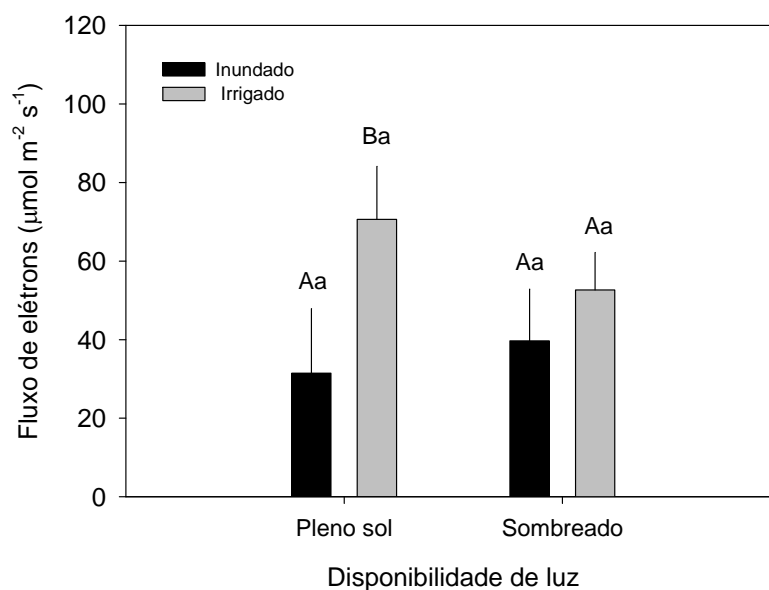


Figura 333 - Efeito do regime hídrico no fluxo de elétrons (J) em função da disponibilidade de luz. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Os mesmos efeitos dos tratamentos sobre J também foram encontrados para TPU , ou seja, a interação entre o regime hídrico e o tempo de exposição das plantas aos tratamentos combinados ($p = 0,0011$) e entre a disponibilidade de luz e o regime hídrico ($p = 0,0176$).

Independentemente da disponibilidade de luz, plantas inundadas apresentaram uma redução significativa na TPU após os 61 dias (Figura 24) e, independentemente do momento em que a medição foi realizada, o sombreamento também causou um efeito de redução significativa na TPU (Figura 25).

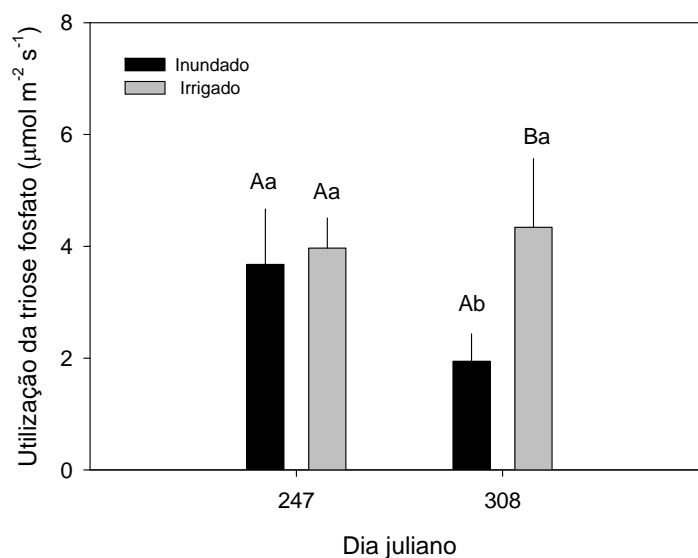


Figura 344 - Efeito do regime hídrico na utilização das trioses fosfato (*TPU*) em função do tempo de exposição das plantas aos tratamentos. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

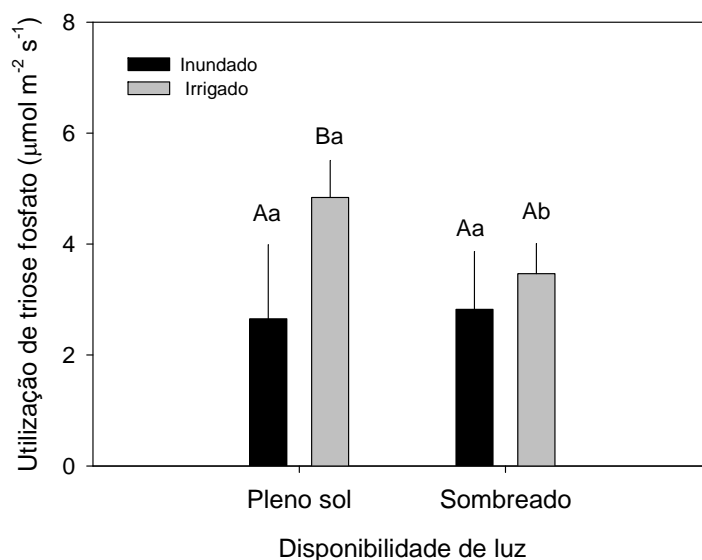


Figura 355 - Efeito do regime hídrico na utilização da triose fosfato (*TPU*) em função da disponibilidade de luz. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro da mesma disponibilidade de luz e de mesma letra minúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A variável R_e somente foi afetada pelo regime hídrico ($p = 0,0213$). Plantas inundadas apresentaram uma redução significativa em R_e em relação às plantas irrigadas (Figura 26).

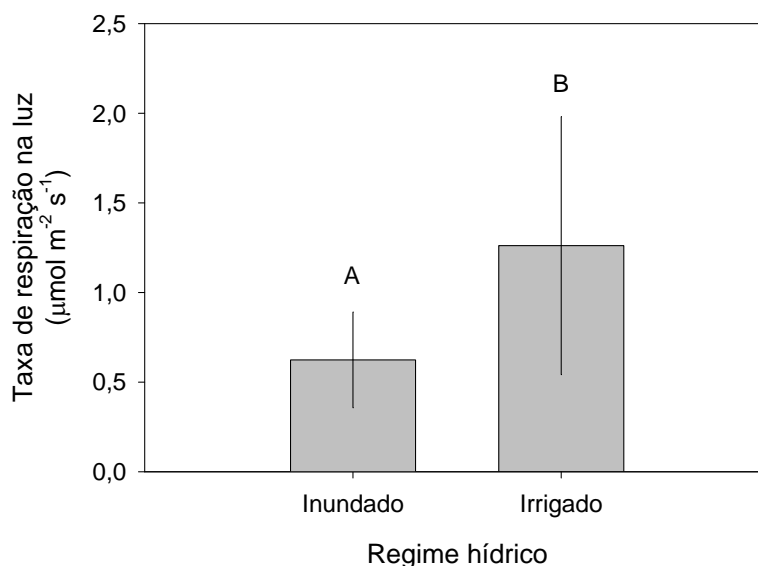


Figura 366 - Efeito do regime hídrico na taxa de respiração. Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro do mesmo regime hídrico não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

4.5 – CONSIDERAÇÕES GERAIS

A hipótese originalmente estabelecida supunha que, em condições de sombreamento, as variáveis relacionadas com a capacidade fotossintética do camarará sofressem um estresse de tal sorte que, independentemente do regime hídrico haveria um efeito negativo sobre a variável em análise. Entretanto, essa hipótese não se verificou como verdadeira para todas as variáveis analisadas.

Para g_s , A e E , o sombreamento não foi suficiente para suprimir o efeito do regime hídrico. Por exemplo, os valores de g_s para plantas irrigadas à sombra foram superiores aos de plantas inundadas e, inclusive, das irrigadas a pleno sol. Para A , as diferenças mais marcantes se deram entre plantas inundadas e irrigadas, sendo que dentro de cada um desses tratamentos, o efeito do sombreamento ou da condição de

pleno sol não se fizeram perceber. Para E , quer as plantas sejam cultivadas a pleno sol ou em sombreamento, aquelas sob inundação tiveram sempre os menores valores da variável.

Para ϕ , o sombreamento, como era de se esperar, determinou um aumento no valor dessa variável com o passar do tempo, indicando uma aclimação das plantas à menor disponibilidade de luz. Entretanto, não houve interação significativa entre o regime hídrico e a disponibilidade de luz para essa variável.

A_{max} foi sempre maior nas plantas irrigadas, independentemente da disponibilidade de luz, e reduziu com o tempo de permanência das plantas jovens em campo.

As médias de Re não diferiram entre os tratamentos analisados.

V_{cmax} foi uma das variáveis para a qual a hipótese previamente estabelecida se confirma como verdadeira. V_{cmax} é afetada por todas as combinações de tratamentos de disponibilidade de luz e regime hídrico diferentes da condição de cultivo a pleno sol e irrigado, de tal sorte que a média obtida para este último difere de todas as demais que, entre elas, não diferem entre si.

As médias de J não diferiram entre os tratamentos analisados.

TPU foi a segunda variável para a qual a hipótese se confirmou. Para plantas sombreadas, independentemente se inundadas ou irrigadas, houve redução na TPU .

Tanto o regime hídrico quanto a disponibilidade de luz afetaram as variáveis do intercâmbio gasoso e as variáveis obtidas a partir das curvas A/PAR e A/Cc . A forma como os tratamentos afetaram foi tanto devido a um efeito estomático, com redução da g_s em condições de inundação e sombreamento, quanto a um efeito não estomático, com efeitos na fase fotoquímica da fotossíntese (ϕ) e na bioquímica (V_{cmax} e TPU).

5. CONCLUSÃO

As variáveis associadas ao potencial fotossintético das plantas jovens de *Vochysia divergens* Pohl sofrem o efeito combinado do regime hídrico e da disponibilidade de luz, que provocam alterações estomáticas e não estomáticas no intercâmbio gasoso, sendo que de 12 variáveis analisadas, somente duas (a velocidade de carboxilação da Rubisco e a utilização das trioses fosfato) comprovaram como verdadeira a hipótese de que o sombreamento afeta negativamente a variável, qualquer que seja o regime hídrico de cultivo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMS, M.D.; KLOEPPPEL, B.D. & KUBISKE, M.E. Ecophysiological and Morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology**, **10**: 343-355,1992

ABRAMS, M.D.; KUBISKE, M.E. & MOSTOLLER, S.A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. **Ecology** **75**(1): 123-133,1994.

ADÁMOLI, J. O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados: discussão sobre o conceito de complexo do Pantanal. In: **Anais do 32º Congresso Nacional da Sociedade Botânica do Brasil**. Teresina. Universidade Federal do Piauí. p.109-119,1982

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.

ALLARD, G.; NELSON, C.J. & PALLARDY, S.G. Shade effects on growth of tall fescue: I. leaf anatomy and dry matter partitioning. **Crop Science**, **31**: 163-167, 1991.

ALMEIDA,S.S.;ARAGÃO,I.L.G.;SILVA,P.J.D.; Efeito de clareiras naturais na estrutura de plântulas de *Vochysia guianensis* Aubl. (Vochysiaceae) em floresta

amazônica de terra firme. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**, Nova Serie Botânica, v.10, p.91-103, Belém. 1994.

ARIEIRA, J., NUNES DA CUNHA, C.; Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal Norte, MT, Brasil. **Acta bot. bras.** v.20 n.03, p.569-580, 2006

ASHRAF, M. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz) under salinity or waterlogging. **Plant Sci.** v. 165, p. 69-75, 2003.

ARMSTRONG, W.; BRANDLE, R.; JACKSON, M. B.; Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**. V.43, p.307-358, 1994.

BARBER, J. & ANDERSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Science** 17: 61 – 66, 1992.

BARDDAL, M. L.; BONNET, A.; Comportamento de plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze submetidas à inundação simulada. In. VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 2007 **Anais**, Caxambu – MG, set/2007.

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

BATISTA, C. U. N.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J. A.; Tolerância a inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta bot. bras.** 22(1): 91-98. 2008

BAZZAZ, F. A.; The physiological ecology of plant succession. **Annual Review Ecology and Systematics** 10: 351- 371, 1979

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

BERNACCHI C.J., PORTIS A.R., NAKANO H., VON CAEMMERER S. e LONG S.P. Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. **Plant Physiology** v.130, p.1992–1998, 2002

BERNACCHI C.J., PIMENTEL C. e LONG S.P. In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBPlimited photosynthesis. **Plant, Cell & Environment** v.26, p.1419–1430, 2003.

BJORKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B. & ZIEGLER, H. (eds). **Encyclopedia of Plant Physiology: Physiological Plant Ecology I**. New York: Springer-Verlag, 1981, V.12a. (New series), p.57-107.

BOEGER, M.R.T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estágios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Rev. Bras. Bot.** 26: (1):61-72, 2003

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal **Plano de Conservação da Bacia do alto Paraguai-PCBAP**, v.III. Análise integrada e prognóstico da Bacia do Alto Paraguai. Brasília: MMA/ PNMA, 1997. 369 p.

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

CAO, K.F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**,78: 1245-1253, 2000.

CARVALHO, C.J.R.; ISHIDA, F.Y. Respostas de pupunheiras (*Bactris gasipaeskunth*) jovens ao alagamento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília**, v. 37, n. 9, p. 1231-1297, set. 2002.

CASTRO, E.M.; GAVILANES, M.L.; ALVARENGA, A.A.; GAVILANES, T.O.T. Aspectos da anatomia foliar de mudas de *Guarea guidonea* (L.) Sleumar sob diferentes níveis de sombreamento. **Daphne**, v.8, p.31-35.1998.

CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B.P.; SOARES, A.M.; MELO, H.C.; BERTALUCCI, S.K.V.; VIEIRA, C.V.; JUNIOR, E.C.L.; Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae) em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. **Rev. Bras. Pl. Med.** Botucatu, v.9, n.2, p.8-16, 2007.

CENTRITO, M.; LORETO, F.; CHARTZOULAKIS, K.; The use of low [CO₂] to estimate dissusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed oline saplings. **Plant. Cell and Environment**.p.585-594, 2003.

DALOSO, D. M. ; MENEGUCCI, Z.R.H ; SANTIAGO, E.F., ; SCREMIN-DIAS, E. . O alagamento é uma condição estressante para plantas jovens de espécies lenhosas do Pantanal?. In: Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, 2009, Fortaleza. **Anais**, 2009.

DAVIES, F.S., FLORE, J.A., Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. **Physiol. Plant** n. 67, p. 545-551, 1986

DIAS, J; **Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de sol e de sombra de *Litharaea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**. 2005. 77f, Dissertação de Mestrado – Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas – Universidade Estadual de Londrina, Paraná, 2005.

DUZ, S.R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M.T.S.; Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta a variação na quantidade de luz. **Revista Brasil. Bot.**, v.27, n.3, p.587-596, jul.-set. 2004.

EMBRAPA PANTANAL **Coletânea de seminários técnicos da Embrapa Pantanal 1996/1997**. Coord: Judith Maria Ferreira Loureiro Corumbá, MS: Embrapa Pantanal, 2000. 78p.

ENGEL, V.L.; POGGIANI, F.; Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies nativas.. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, n. 1, p. 39-45, 1991.

FANTIN-CRUZ, I.; LOVERDE-OLIVEIRA, S.; GIRARD P. Caracterização morfométrica e suas implicações na limnologia de lagoas do Pantanal Norte. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 30, n. 2, p. 133-140, 2008.

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

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Ann. Rev. Plant Physiol.** v. 33, p. 317-345, 1982.

FRANCO, A.C.; Ecofisiologia de Plantas do Cerrado. XIV Congresso Brasileiro da Sociedade Botânica de São Paulo. **Anais UNESP**, 2002

HIDEG, E.; MURATA, N. The irreversible photoinhibition of the photosystem II complex in leaves of *Vicia faba* under strong light. **Plant Science**, v.130, n.2, 151-158 (8), 1997.

ISHIDA, F.Y.; OLIVEIRA, L.E.M.; CARVALHO, C.J.R.; ALVES, J.D.; Efeitos da inundação parcial e total sobre o crescimento, teor de clorofila e fluorescência de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*. **Ciênc. Agrotec.**, Lavras, v.26, n.6.p.1152-1159. nov/dez, 2002

ISHII, I. H.; Estudos dendrocronológicos em matas ciliares do Pantanal. In: **Coletânea de Seminários Técnicos do CPA Pantanal 1996/1997**. Org. Judith Maria Ferreira Loureiro. Embrapa, Outubro 2000.

ITO, O.; ELLA, E.; KAWANO, N.; Physiological basis of submergence tolerance in rainfed lowland rice ecosystem. **Field Crops Research**. V. 64, p. 75-90, 1999

JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 1, n. 3, p. 274-287, 1999.

JACKSON, M.B.. Long distance signalling from roots to shoots assessed: the flooding story. **Journal of Experimental Botany** v.53, p.175–181.2002.

JACKSON, M.B.; COLMER, T.D.; Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. **Annals of Botany** 96: 501–505, 2005.

JONES, H.G.. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **J. Exp. Bot.** v.49, p.387-398. 1998

JUNK, W. J.; BAYLEY, P.; SPARK, R. E. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: DODGE, D. P.(Ed.). **Proceedings of the International Large River Symposium. British Columbia**, 1989. p. 110-127

JUNK, W. J. Long-term environmental trends and the future of tropical wetlands. **Environmental Conservation** v. 29 n.04, 414-435. 2002

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

JUNK, W.J., NUNES DA CUNHA, WANTZEN, K.M., PETERMANN, P., STRUSSMANN, C., MARQUES, M.I., ADIS, J. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. **Aquat. Sci.** n 68: p278-309, 2006.

JUSTO, C. F.; SOARES, A. M.; GAVILANES, M.L.; CASTRO, E.M.; Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta bot. bra.** v.19, n.1, p.111-123, 2005.

KIAMA, D. & KIYIAPI, J. Shade tolerance and regeneration of some tree species of a tropical rain forest in Western Kenya. **Plant Ecology** v.156, p.183-191, 2001.

KOZLOWSKI, T.T.; **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, San Diego. 1984, 356p.

KOZLOWSKI, T.T; PALARDY, S.G.; **Physiology of wood plant**. Academic Press, San Diego. 1997, 427p.

KOZLOWSKI, T.T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**. Canada, n.1, 1997.

Disponível em <<http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/kozlowski.pdf>>. Acesso em: 15 maio 2009.

KRAUSS, K.W.; ROBERT, R.T, DOYLE,T.W.; GARDINIER, E.S.; Leaf gas exchange characteristics of three neotropical mangrove species in response to varying hydroperiod. **Tree Physiology**. v.26, p..959-968, 2006

KRAUSE, G. H. & WEISS, E.;. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 42: 313 – 359. 1991.

KRUGER, G. H. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; STRASSER, R.J. Light stress provokes plastic and elastic modifications in structure and function of photosystem II in camellia leaves. **Physiologia Plantarum**, 101: 265-277,1997.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S. & PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. Springers-Verlag New York. 1998. 540p.

LEE, D.W.; OBERBAUER, S.F.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K.; Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, New York, v.87, n.4, p.447-455, 2000.

LIAO, C.T.; LIN, C.H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings of the National Science Council**, v.25, p.148-157, 2001

LOBO, F. de A.; CAMPELO JUNIOR, J.H.; ORTIZ, C.E.R.; LUCENA, I.C.; VOURLITIS, G.L.; Leaf and fruiting phenology and gas exchange of Mangabeira in response to irrigation. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v. 20, p. 1-10, 2008.

LOBO, F. de A.; DALMAGRO, H.J.; ORTIZ, C.E.R.; VOURLITES, G.L.; **Comportamento ontogenético da atividade fotossintética em *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae)**. In: XII CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 2009. **Anais**. Fortaleza, 2009, p.259.

LONG, S.P. & HÄLLGREN, J.E. Measurements of CO₂ assimilation by plants in the field and laboratory. In: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. (eds.). **Photosynthesis and productivity in a changing environment: a field and laboratory manual**. Chapman and Hall, London, p. 129-167, 1993

LORENZI, H. **Árvores brasileiras - Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil** Vol. II, Nova Odessa, SP: Editora Plantarum, 1998.

LOUREIRO, R.L.; LIMA, J.P.S.; FONZAR, P.C. Vegetação- As regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos In: **BRASIL, Ministério das Minas de Energia. Projeto RADAMBRASIL** Rio de Janeiro, 1982. p.329-372.

MARIMON, B.S.; FELFILI, J.M.; MARIMON JUNIOR, B. H.; FRANCO, A.C.; FAGG, C.W.; Desenvolvimento inicial e partição de biomassa de *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta bot. bras.** 22(4): 941-953. 2008.

MENEGUCCI, Z.R.H.; **Estudo comparativo de respostas ao alagamento em plantas jovens de espécies arbóreas provenientes do Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil**. 2008. 76f. Dissertação (Mestrado – Programa de Pós- Graduação em Biologia

Vegetal) – Laboratório de Botânica – Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, MS, 2008.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A., MANGABEIRA, P.A.; Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany** n.50 p. 221-231, 2003.

NEVES, A.C.O.; **Plasticidade morfológica, alometria e dinâmica espaço temporal de populações de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) em resposta ao regime de cheia e seca do Pantanal, sub regiões de Miranda e Abobral.** 2007. 88f. Dissertação (Mestrado- Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação) – Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso, MT, 2007.

NOBEL, P.S; Leaves and fluxes. In: NOBEL, P.S. **Physicochemical and environmental plant physiology.** San Diego: Academic Press, 1991. p.393-472.

NUNES DA CUNHA, C.; JUNK, W. J.; The Impact of Flooding on Distribution of Woody Plant Communities in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. GERMAN-BRAZILIAN WORKSHOP ON NEOTROPICAL ECOSYSTEMS – ACHIEVEMENTS AND PROSPECTS OF COOPERATIVE RESEARCH HAMBURG, 2000. Alemanha. **CD-Room** Alemanha: Set. 2000.

NUNES DA CUNHA, C., JUNK, W. J., FAVALESSA, O., COSTA, C P. ALMEIDA, L. Influences of dry and flooding periods on phenology and the dynamic of seedlings and saplings of *Vochysia divergens* Pohl, in the Pantanal of Poconé. In: GERMAN-BRAZILIAN WORKSHOP ON NEOTROPICAL ECOSYSTEMS – ACHIEVEMENTS AND PROSPECTS OF COOPERATIVE RESEARCH HAMBURG, 2000. Alemanha. **CD-Room** Alemanha: Set. 2000.

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

NUNES DA CUNHA,C.; JUNK,W.J., FILHO,L.H.F. Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. **Amazoniana XIX.** v.3, n.4, p.159-184, 2007.

OLIVEIRA,E.C.P.; LAMEIRA,O.A.; SOUSA,F.I.B.; SILVA,R.J.F.; Estrutura foliar de curauá em diferentes intensidades de radiação fotossinteticamente ativa. **Pesq. agropec.bras.**; Brasília,v.43,n.2.p.163-169, fev. 2008.

OLIVEIRA,V.C.; **Efeito da saturação hídrica do solo na taxa de assimilação de CO₂ e no desenvolvimento de Caliphyllum brasiliense Camb. (Clusiaceae).** 2007. 93f. Dissertação (Mestrado – Programa de Pós- Graduação em Biologia Vegetal) Universidade Estadual de Campinas, SP, 2007.

PACHECO,J.M.;CAMPELO JÚNIOR, J. H. Necessidades hídricas da Crotalaria juncea L. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 9, n. 1, p. 51-58, 2001

PANDEY,S. KUSHWAHA,R.; Leaf anatomy and photosynthetic acclimation in Valeriana jatamansi L. grown under high and low irradiance. **Photosynthetica**, Praga, v. 43, n.1, p.85-90, 2005.

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.

PEZESHKI, S.R.; Plant responses to flooding. In: Wilkinson, R.E. (eds). **Plant environment interactions**. New York, Dekker. 1994.

PEZESHKI, S.R. Wetland plant responses to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany** n.46, p.299-312.2001

POTT, A. **Pastagens no Pantanal**. EMBRAPA/CPAP de Corumbá.. (EMBRAPA-CPAP. Documentos, 7) 1988. 58p.

POVH, J.A.; RUBIN FILHO, C.J.; MOURÃO, K.S.M.; PINTO, D.D.; Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. **Acta Sci. Biol. Sci.** Maringá, v. 27, n. 3, p. 195-202, July/Sept., 2005.

REHEM, B.C.; **Respostas fisiológicas de clones de Theobroma caçãõ L. ao alagamento do substrato.** Dissertação, 2006. 79f. (Mestrado-Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal) - Universidade Estadual de Santa Cruz, BA, 2006

SANTOS, S. A., CUNHA,C.N., TOMÁS,W.,ABREU,U.G.P.,ARIEIRA,J. Plantas Invasoras no Pantanal: Como Entender o Problema e Soluções de Manejo por Meio de Diagnóstico Participativo. Embrapa Pantanal **Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 66** - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária: Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, Corumbá – MS, 45p. 2006.

SHARKEY, T.D.; BERNACCHI, C.J.; GRAHAM,D.F.; SINGSAAS, E.L.; Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. **Plant. Cell and Environment** 30, 1035-1040, 2007

SILVA, J. DOS S. V. DA; ABDON, M. DE M.. Delimitação do pantanal brasileiro e suas sub-regiões. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, V. 33, número especial, p. 1003-1711. 1998

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.

SILVA,F.H.; FAVERO,S.; SABINO, J.; GARNÉS, S.J.A; Distribuição da entomofauna associada a macrófitas aquáticas na vazante do rio Correntoso, Pantanal do Negro, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. **Maringá**, v.31, p. 127-134, 2009.

SKILMAN, J.B. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. **Journal of Experimental Botany.** V. 59. p. 1647-1661. 2008.

SOARES, J. V.; ALMEIDA, A. C. Modeling the water balance and soil water fluxes in a fast growing Eucalyptus plantation Brazil. **Journal of Hydrology**, v.253, n.1/4, p.130-147, 2001

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.

TAIZ, L.; ZEIGER,E.; **Fisiologia Vegetal**. 3ª edição. Porto Alegre: Artmed: 2004, 719p.

THORNLEY, J.H.M.; **Mathematical models in plant physiology: A quantitative approach to problems n plant and crop physiology**. New York: Academic Press Inc, 1976. 318p.

TOURNAIRE-ROUX C, SUTKA M, JAVOT H, GOUT E, GERBEAU P, LUU DT, BLIGNY R, MAUREL C. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. **Nature** n.425: 393–397. 2003

VERVUREN, P.J.A; BEURSKENS,S.M.J.H; BLOM,C.W.P; Light acclimation, CO2 response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. **Plant Cell and Environment**.v.22, 959-968, 1999,

VIEIRA, R.C. Anatomia da folha de *Bauhinia radiata* Vell. Em diferentes ambientes. **Arq. Biol. Tecnol.**, **38**: 63-107. 1995

VIEIRA,A.C.; KLEIN, V.C; **Grande estrutura circular do Pantanal**.

Disponível em:

<http://mtc-m16.sid.inpe.br/col/sid.inpe.br/mtc-m16@80/2006/05.17.13.09/doc/doc.pdf>

Acessado em: 23/11/2009

VOLTAN,R.B.Q.; FAHL,J.I.; CARELLI,M.L.C.; Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Rev. Bras. Fisiol. Veg.** 4(2):99-105, 1992

VON CAEMMERER S. (2000) **Biochemical Models of Leaf Photosynthesis**, pp. 1–165. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.

WYKA,T.; ROBAKOWSKI, P.; ZYTKOWIAK, R.; Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. **Tree Physiology** v.27, p.1293–1306, 2007

WORBES, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: **The central Amazon floodplain**. Junk, W. J. (ed.). pp. 223-265. Springer, Berlin

WULLSCHLEGER STAN D.; Biochemical Limitations to Carbon Assimilation in C3 Plants—A Retrospective Analysis of the A/Ci Curves from 109 Species. **Journal of Experimental Botany**, v. 44, n. 262, p. 907-920, May 1993.