

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

**VARIAÇÃO SAZONAL DO POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO
EM *Combretum lanceolatum* Pohl**

AMANDA FINGER

**PROF^a. DR^a CARMEN EUGENIA RODRÍGUEZ ORTÍZ
ORIENTADORA**

Cuiabá - MT, março de 2012.

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

**VARIAÇÃO SAZONAL DO POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO
EM *Combretum lanceolatum* Pohl**

AMANDA FINGER

*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.*

PROF^a. DR^a CARMEN EUGENIA RODRÍGUEZ ORTÍZ
ORIENTADORA

Cuiabá - MT, março de 2012.

FICHA CATALOGRÁFICA

F497v Finger, Amanda.
Variação sazonal do potencial fotossintético em *Combretum lanceolatum*
Pohl / Amanda Finger, – 2012.
x, 53 f. : il. (algumas color.)

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Carmen Eugenia Rodríguez Ortiz.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Pós-Graduação em Física Ambiental, 2012.

Bibliografia: f. 45-53.

1. Pombeiro-vermelho – Botânica. 2. Flora – Pantanal mato-grossense. 3. Fisiologia vegetal. 4. Pombeiro-vermelho – Capacidade fotossintética. 5. *Combretum lanceolatum*. 6. Pombeiro-vermelho – Intercambio gasoso. I. Título.

CDU – 581.132

Ficha elaborada por: Rosângela Aparecida Vicente Söhn – CRB-1/931

DEDICATÓRIA

*À minha família e aos meus queridos amigos, por tornarem
esta caminhada mais feliz e possível.*

AGRADECIMENTOS

- A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa concedida e ao CNPq pelo apoio financeiro através do projeto de pesquisa INAU/INCT – Áreas Úmidas Processo CNPq 573990/2008-5;
- Ao Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental – PGFA e, em especial, ao Coordenador Professor Doutor José de Souza Nogueira (Paraná), pela oportunidade, pelo incentivo e apoio;
- À Professora Doutora Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz, pela orientação, pelo empenho e dedicação;
- Ao Professor Doutor Francisco de Almeida Lobo (Chico) pela co-orientação e parceria no desenvolvimento desta pesquisa;
- Aos meus pais, Milton e Marli, às minhas irmãs Sílvia e Larissa, ao meu cunhado Alberto, aos meus avós Elma e Juventino, à minha madrinha Marilene, ao tio Gerson e aos demais familiares, pelo apoio, carinho e dedicação em todas as horas;
- Aos amigos André e Márcia, pela sincera amizade, pela companhia e pelo imenso apoio recebido em todas as horas;
- Aos amigos Claudinéia, Elyse, Helen, Gueybi, e José Luíz pelo incentivo e apoio;
- Aos colegas do Grupo de Pesquisa em Ecofisiologia Vegetal pela ajuda em campo e em laboratório Ândrea, Isabela, Mário, Renan e em especial, ao Doutorando Higo José Dalmagro e ao Sr. Hélio, pela ajuda em campo com a identificação das plantas;
- Aos colegas de trabalho Adilson, Allan, Edson, Jonathan, Leone, Osvaldo Pereira (Fú), Thiago Rodrigues e Thiago Ventura pela companhia e oportunidade de convivência;
- A todos os Professores e colegas do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental - PGFA pela oportunidade de aprendizagem e convivência;
- Ao Cesário, Soilce e a Jô, pela ajuda e colaboração sempre que solicitei;
- A todos, que direta ou indiretamente, contribuíram para o desenvolvimento desse trabalho.

EPÍGRAFE

*“Há pessoas que transformam o Sol numa simples
mancha amarela, mas há aquelas que fazem de
uma simples mancha amarela o próprio Sol.”*

Pablo Picasso

SUMÁRIO

LISTA DE ILUSTRAÇÕES	vii
LISTA DE TABELAS	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. PROBLEMÁTICA	1
1.1.2. Objetivo geral	2
1.1.3. Objetivos específicos	2
1.1.4. Hipóteses	2
1.2. JUSTIFICATIVA	2
2. REVISÃO DA LITERATURA	4
2.1. PANTANAL MATO-GROSSENSE	4
2.2. POMBEIRO – <i>Combretum lanceolatum</i> Pohl	5
2.3. FOTOSSÍNTESE, INTERCÂMBIO GASOSO E DÉFICIT HÍDRICO	8
2.4. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA <i>a</i>	9
2.4.1. Técnica do pulso de saturação	10
2.5. CURVA A/Cc	12
2.6. PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	13
2.6.1. Clorofilas e Carotenoides	14
2.6.2. Teores de pigmentos e estresse ambiental	14
2.6.3. Quantificação dos pigmentos	16
2.6.4. Concentração de pigmentos e fotossíntese	18
3. MATERIAL E MÉTODOS	20
3.1. ÁREA EXPERIMENTAL E MATERIAL VEGETAL	20
3.2. MEDIDAS DE VARIÁVEIS FÍSICAS E FISIOLÓGICAS	20
3.3. DETERMINAÇÃO DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	22

3.4. ESCOLHA DO MÉTODO PARA QUANTIFICAÇÃO DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS.....	23
3.5. ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS	24
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	25
4.1. VARIÁVEIS FÍSICAS.....	25
4.2. VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS RELACIONADAS AO INTERCÂMBIO GASOSO E TEMPERATURA FOLIAR.....	26
4.2.1. Taxa Fotossintética Líquida (A)	28
4.2.2. Taxa Transpiratória (E)	31
4.2.3. Condutância Estomática (g_s).....	33
4.2.4. Eficiência no uso de água (EUA)	35
4.3. ESTIMATIVA DO FLUXO DE ENERGIA DESTINADO À ETAPA FOTOQUÍMICA DA FOTOSSÍNTESE - F_v/F_m	36
4.4. VARIÁVEIS DA CURVA A/C_c	37
4.5. VARIAÇÃO SAZONAL DO TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	39
4.6. A LIMITAÇÃO DO POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO DE <i>C. lanceolatum</i>	41
4.7. CONSIDERAÇÕES FINAIS	43
5. CONCLUSÃO	44
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Floração do pombeiro-vermelho na Baía das Pedras, período alagado no Pantanal Mato-grossense, maio de 2011.....	7
Figura 2. Pombeiro-vermelho com sementes (SANTOS, et al., 2006).....	7
Figura 3. Comportamento diário dos parâmetros físicos nos períodos inundado e seco de indivíduos de <i>C. lanceolatum</i> . A, radiação fotossinteticamente ativa (PAR_i); B, concentração atmosférica de CO_2 (Ca); C, temperatura do ar (Tar); D, déficit de pressão de vapor (DPV).	26
Figura 4. Comportamento diário dos parâmetros físicos nos períodos inundado e seco de indivíduos de <i>C. lanceolatum</i> . A, taxa fotossintética líquida (A); B, condutância estomática (gs); C, taxa transpiratória (E); D, concentração intercelular de CO_2 (Ci).	27
Figura 5. Comportamento diário da temperatura foliar (T_{foliar}) nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	28
Figura 6. Comportamento diário da eficiência no uso de água (EUA) nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	36
Figura 7. Comportamento sazonal do parâmetro F_v/F_m para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	37
Figura 8. Comportamento sazonal das variáveis Rd^* , $J_{máx}$ e $V_{cmáx}$ para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	38
Figura 9. Concentração dos pigmentos fotossintéticos clorofila a , clorofila b clorofila $a + b$ e carotenoides nos períodos inundado e seco em folhas de <i>C. lanceolatum</i>	40
Figura 10. Razão entre clorofila a/b nos períodos inundado e seco em folhas de <i>C. lanceolatum</i>	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Análise de correlação entre a taxa fotossintética líquida (A) e as variáveis físicas nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	29
Tabela 2. Análise de correlação entre a taxa transpiratória (E) e as variáveis físicas nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	32
Tabela 3. Análise de correlação entre a condutância estomática (g_s) e as variáveis físicas nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	34
Tabela 4. Fluorescência da clorofila a nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	37
Tabela 5. Variáveis da curva A/C_c nos períodos inundado e seco para indivíduos de <i>C. lanceolatum</i>	39
Tabela 6. Concentração dos pigmentos fotossintéticos em folhas de <i>C. lanceolatum</i>	41

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

RESUMO

O Pantanal é um complexo ecossistema caracterizado por ciclos anuais de inundação e seca que influenciam diretamente na dinâmica das paisagens, pela seleção natural de espécies tolerantes a essa condição. Nesse contexto, o *Combretum lanceolatum* Pohl, ou pombeiro-vermelho, vem se apresentando como espécie com grande capacidade de colonizar novas áreas. Como forma de identificar as razões pelas quais ocorre essa expansão, avaliou-se o comportamento do potencial fotossintético da espécie nos períodos inundado e seco. Análises da variação sazonal das concentrações de pigmentos fotossintéticos, das variáveis do intercâmbio gasoso, de fluorescência de clorofila *a*, dos parâmetros da curva A/C_c foram realizadas, assim como a avaliação do comportamento das variáveis físicas climáticas nos período estudados no Pantanal Mato-grossense. A taxa fotossintética líquida reduziu 56,6% na estação seca em relação à inundada. Essa redução esteve associada tanto a fatores estomáticos quanto a não estomáticos. Houve redução em 58,6% da condutância estomática, associada à maior temperatura e maior déficit de pressão de vapor d'água no período seco. Igualmente, verificou-se nesse período redução no teor de clorofila *a*, na relação F_v/F_m , no fluxo de elétrons e na velocidade máxima de carboxilação da Rubisco. Encontrou-se maior correlação entre as variáveis físicas e fisiológicas durante o período inundado. Apesar do efeito negativo do déficit hídrico sobre o potencial fotossintético da espécie, concluiu-se que este explica, em parte, o sucesso que a espécie tem em colonizar rapidamente novas áreas.

Palavras-chave: intercâmbio gasoso, fluorescência de clorofila *a*, pigmentos fotossintéticos, Pantanal.

FINGER, A.; **Seasonal variation of photosynthetic potential in *Combretum lanceolatum* Pohl**. 2012. 64p. Dissertation (Master's in Environmental Physics). Institute of Physics. Federal University of Mato Grosso. Cuiabá, 2012.

ABSTRACT

The Pantanal is a complex ecosystem characterized by annual flood and drought cycles which directly influence the sceneries' dynamics through the natural selection of species tolerant to those conditions. Within that context, the *Combretum lanceolatum* Pohl (pombeiro-vermelho) has been seen as an invading species showing a great ability to colonize new areas. In order to identify the reason why this expansion occurs, the differences in the plant's photosynthetic potential in flooded and dry periods was evaluated. Analyses of seasonal variation in the concentration of photosynthetic pigments, variables of gas exchange, chlorophyll-a fluorescence and A/C_c parameters were performed on plants belonging to this species. Along with these procedures, an evaluation was carried out on the behavior of climatic physical variation along the studied periods in the Pantanal (State of Mato Grosso). The net photosynthetic rate decreased by 56,6% during the dry season when compared with the wet season. This decrease was associated to both stomatal and non-stomatal factors. There was a reduction of 58,6% in stomatal conductance, which was associated to higher temperatures and lower vapor pressure during the dry season. Likewise, reduced chlorophyll content was observed during this period for the F_v/F_m ratio in electron flow and maximum carboxylation velocity of Rubisco. Highest correlation was found between physical and physiological variables during the flooded season. In spite of the negative effect of lack of water on the species' photosynthetic potential, the study concluded that this species is highly capable of adapting to the Pantanal environment and that the seasonal variation of its photosynthetic potential partly explains the species' success in rapidly colonizing new areas.

Keywords: gas exchange, chlorophyll-a fluorescence, photosynthetic pigments, Pantanal.

1. INTRODUÇÃO

1.1. PROBLEMÁTICA

O Pantanal é um bioma caracterizado por ciclos anuais de inundação que variam de intensidade no decorrer dos anos, havendo alternância de anos muito chuvosos e de outros relativamente secos. As diferenças locais do regime hidrológico, somadas às variações da topografia e do solo, proporcionam um mosaico de áreas raramente, permanentemente ou periodicamente alagadas, bem como áreas que permanecem livres de inundação.

Esses constantes ciclos de alagamentos e secas no Pantanal acarretam drásticas modificações físico-químicas e biológicas em seu ecossistema. Nesse ecossistema, o *Combretum lanceolatum* Pohl, com porte arbustivo, crescimento rápido e tendência para se projetar sobre a copa das árvores menores ao seu redor apresenta uma elevada capacidade de colonizar novas áreas no Pantanal.

A capacidade de adaptação e o crescimento das diversas espécies vegetais aos diferentes ambientes relacionam-se diretamente à sua eficiência fotossintética, relação direta com a absorção e transferência de energia luminosa que está associada, entre outros fatores as concentrações dos pigmentos foliares.

Neste contexto, o *C. lanceolatum*, conhecido popularmente como pombeiro-vermelho, possui características de planta invasora, por conseguir colonizar rapidamente áreas que foram desmatadas ou as fitofisionomias mais abertas de campo, contudo não se sabe quais são os atributos ecológicos que levaram essa espécie a ter tal capacidade de colonização.

1.1.2. Objetivo geral

Avaliar se a capacidade fotossintética do pombeiro-vermelho pode ser um dos atributos ecológicos que tornam a espécie capaz de crescer rapidamente e colonizar áreas no Pantanal Mato-grossense.

1.1.3. Objetivos específicos

Identificar a magnitude das variáveis do intercâmbio gasoso (condutância estomática, taxa fotossintética líquida e taxa transpiratória) e a sua variabilidade diária e sazonal.

Avaliar a variabilidade sazonal dos efeitos estomáticos e não-estomáticos no controle do intercâmbio gasoso.

Avaliar a variabilidade sazonal de grau de associação entre o intercâmbio gasoso e as variáveis climatológicas temperatura do ar, déficit de pressão de vapor, radiação fotossinteticamente ativa incidente e concentração atmosférica de CO₂.

1.1.4. Hipóteses

O pombeiro-vermelho apresenta elevada capacidade fotossintética e pequena variabilidade sazonal do intercâmbio gasoso.

As variáveis do intercâmbio gasoso apresentam maior correlação com as variáveis micrometeorológicas no período inundado.

1.2. JUSTIFICATIVA

O *C. lanceolatum*, é uma espécie com características de invasora no ecossistema pantaneiro. O reconhecimento dessa capacidade de colonização de novas áreas pela espécie só é possível mediante estudos que possam identificar quais são os atributos ecológicos relacionados com a capacidade adaptativa da mesma às condições edafoclimáticas locais.

Este trabalho foi realizado justamente para propiciar parte desse conhecimento necessário, limitando-se à avaliação do potencial fotossintético da espécie.

As conclusões permitiram identificar alto grau de adaptabilidade da espécie ao ambiente, de sorte que o estresse hídrico por falta ou por excesso de água não são limitações que comprometem o seu desenvolvimento.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1. PANTANAL MATO-GROSSENSE

As áreas úmidas ocupam no mundo cerca de 250 milhões de hectares, possuindo enorme importância nos ciclos biogeoquímicos, além de servirem de habitats a diversos tipos de vida. Nestas áreas, a saturação ou completo alagamento do solo por águas superficiais ou subterrâneas, condiciona a sobrevivência de organismos com adaptações para viver em solos mal drenados (ARIEIRA e CUNHA, 2006).

Localizada na depressão do Alto Paraguai, delimitado a oeste pela Cordilheira dos Andes e a leste pelo Planalto Central Brasileiro, o Pantanal ocupa cerca de 1,6% do território nacional. Compreende os estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, ocorrendo em partes do Paraguai e da Bolívia, possui altitude média de cerca de 100 m variando de 60 a 150 m. O Pantanal é a maior área alagável contínua existente e, ao contrário de outras, se caracteriza por ser uma planície intermitente e sazonalmente inundada, sendo essas oscilações anuais do nível de água responsáveis pela regulação dos processos ecológicos ali existentes (DAMASCENO-JUNIOR et al., 2005).

O clima da Planície Pantaneira é do tipo Aw de Köppen, caracterizado por ser quente e úmido, com chuvas distribuídas no verão e inverno seco. Os índices pluviométricos oscilam de 800 a 1.400 mm/ano, ocorrendo nos meses de novembro a março cerca de 80% do total das chuvas. O clima é fortemente sazonal, com temperatura média anual em torno de 25 °C, sendo nos meses de setembro a dezembro observadas as máximas temperaturas absolutas, ultrapassando os 40 °C. As temperaturas médias anuais variam de 29 a 32 °C, para os valores máximos, e de 17 a 20 °C para mínimos (PCBAP, 1997).

Sua rede hidrográfica é formada por grandes rios, como o Paraguai, Cuiabá, São Lourenço, Piquiri, Taquari e Negro, entre outros. Esta complexa rede, em conjunto com uma diversidade de tipos de solo, originam uma grande variedade de paisagens. Os solos pantaneiros são de origem sedimentar, com ocorrência de fases argilosa e arenosa em formas alternadas e descontínuas, com a dominância dos solos hidromórficos compondo cerca 92,5% do total (DAMASCENO-JUNIOR et al., 2005).

A vegetação dominante no Pantanal é o tipo Savana (Cerrado) que forma um mosaico altamente fragmentado com formações que variam de cerradão a campo e floresta que pode ser encontrada em algumas áreas com pouca inundação (CUNHA et al., 2007).

As constantes variações nos níveis de alagamento no Pantanal, originadas por variações nos índices pluviométricos e por mudanças na dinâmica sedimentológica ao longo do tempo, acabam por exercer uma forma de seleção no estabelecimento e desenvolvimento de algumas espécies de plantas. O gradiente espacial da inundação foi reportado como um dos principais fatores atuantes na distribuição e abundância das espécies vegetais na planície do Pantanal (ARIEIRA e CUNHA, 2006).

A ocorrência, em termos de intensidade e duração, de diferenças nos locais de inundação, assim como das variações na topografia, modela as paisagens e interfere na distribuição das unidades fitofisionômicas da região (FANTIN-CRUZ et al., 2010).

As condições ambientais dos habitats, como as de extremo estresse hídrico, seja pela falta ou pelo excesso de água, leva à permanência de grande quantidade de espécies pioneiras no pantanal, que mantêm suas populações em altas densidades, de acordo com os requerimentos fisiológicos e ecológicos da espécie (CUNHA et al., 2007).

2.2. POMBEIRO – *Combretum lanceolatum* Pohl

O *Combretum lanceolatum* Pohl pertence a família *Combretaceae*, com distribuição tropical e possuindo cerca de 13 gêneros e 500 espécies. A família pode ocorrer em ambientes quentes de todos os continentes, como a África e a Ásia.

Espécies dessa família constituem importantes elementos nos mangues, nas florestas úmidas e de regiões semi-áridas (STACE, 2004).

Pott e Pott (1999) descrevem duas espécies da família *Combretaceae*, o pombeiro-vermelho (*Combretum lanceolatum* Pohl), Figuras 1 e 2, e o pombeiro-branco ou pombeiro-preto (*Combretum laxum* Jacq.). As duas são abundantes em solos argilosos e são pouco consumidas pelo gado, capazes de prejudicarem as gramíneas devido ao sombreamento. O pombeiro-vermelho rebrota após cortes e fogos, enquanto o pombeiro-branco é sensível ao fogo, mas rebrota (SANTOS et al., 2006).

Quanto ao uso potencial, ambas as espécies são apícolas e apresentam potencial ornamental. O pombeiro-vermelho, com porte quase sempre abaixo de 2 m de altura, não forma florestas, pois possui hábito de crescimento diferenciado de trepadeira ou arbusto, formando densas moitas, sombreando as pastagens nativas. Normalmente se apresenta, em margem de rios, áreas brejosas, margens de cordilheiras próximas à campos inundáveis. Quando se dissemina em áreas de campo limpo, vazantes e baixadas, em alta densidade é considerada invasora, pois reduz a produtividade das pastagens nativas, descaracterizando-as (SANTOS et al., 2006).

Durante anos mais chuvosos arbustos como o *C. lanceolatum* e árvores como *Vochysia divergens*, *Licania parvifolia*, *Couepia uiti*, tolerantes à inundaçã, se expandem invadindo os campos inundados por extravasamento fluvial, enquanto o contrário ocorre em ciclos secos (POTT e POTT, 2000).

A alta densidade dos pombeiros vermelho e branco, ao sombrear as pastagens, podem afetar a produtividade quando este ultrapassa 30% da cobertura da área. Em alta densidade, este também diminui a presença de algumas espécies da fauna silvestre, específicas de áreas de campo limpo e baixadas, pois reduz a disponibilidade de alimentos e impede a locomoção de alguns animais (SANTOS et al., 2006).



Figura 1. Floração do pombeiro-vermelho na Baía das Pedras, período alagado no Pantanal Mato-grossense, maio de 2011.



Figura 2. Pombeiro-vermelho com sementes (SANTOS, et al., 2006).

2.3. FOTOSÍNTESE, INTERCÂMBIO GASOSO E DÉFICIT HÍDRICO

A fotossíntese é um processo metabólico regulado de forma a maximizar o uso da luz e de carbono disponível, minimizando os danos provocados pelo excesso de luz (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Segundo Costa e Marengo (2007), a atividade fotossintética dos vegetais pode ser afetada por fatores tais como a intensidade luminosa, a temperatura, a concentração de CO₂, o teor de nitrogênio da folha e a umidade do solo. A abertura e o fechamento estomático relacionam-se principalmente com a intensidade de luz recebida pela planta quanto com o estado de hidratação da folha. Portanto, o funcionamento estomático, através do controle da absorção de CO₂, e a área foliar, pela interceptação da luz, são fatores capazes de determinar a produtividade do vegetal.

A taxa fotossintética é seriamente afetada pelo conteúdo hídrico das plantas e decresce com a redução da quantidade de água na planta, o que resulta em queda na taxa fixação do carbono. A queda na atividade fotossintética pode ocorrer por limitação estomática (não metabólica), ou não-estomática (metabólica) (REDDY et al., 2004).

Os efeitos da escassez de água sobre o desenvolvimento dos vegetais dependem da intensidade, da duração do estresse e da fenologia e genética da planta, podendo provocar diversas alterações morfofisiológicas, como diminuição da turgescência e redução no tamanho das folhas, desenvolvimento de um sistema radicular mais profundo e fechamento dos estômatos nos horários mais quentes do dia. A condutância estomática é um importante fator fisiológico no controle dos processos metabólicos nos vegetais, além de representar um importante indicador das condições hídricas do ambiente (MESSINGER et al., 2006).

A baixa disponibilidade hídrica no solo acarreta desidratação nas plantas, o que leva a redução do crescimento e aceleração da senescência dos tecidos na planta, além de comprometer o crescimento vegetal pela redução nas taxas de expansão foliar e na atividade fotossintética (DE MATTOS et al., 2005).

O fechamento estomático leva à redução da transpiração. A condutância estomática é responsável pelo fluxo de entrada e saída de água e CO₂ pelo estômato e

quanto maior a resistência estomática, menor sua abertura, o que leva à redução na transpiração. É através deste mecanismo que as plantas limitam suas perdas de água, sendo frequentemente utilizado como indicador de déficit hídrico. Em condições normais, a taxa de transpiratória nas folhas é determinada especialmente pela radiação, déficit de saturação (*DPV*) e também pela condutância estomática (BLUM, 2009).

A atividade fotossintética pode reduzir em função das temperaturas consideradas moderadamente altas (35 a 42°C), por causarem danos diretos ao aparato fotossintético (KUBIEN e SAGE, 2008). Em altas temperaturas, a taxa máxima de assimilação de carbono pode ser inibida também pela redução da condutância estomática (DA SILVA et al., 2008).

2.4. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a*

Os pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides) são responsáveis pela absorção da energia luminosa utilizada no processo fotossintético. Quando as moléculas de clorofila absorvem a energia luminosa (fótons), suas configurações eletrônicas são alteradas temporariamente, passando do estado basal (*Chl a*) para o estado excitado (*primeiro singleto*), no nível de energia mais alto (*Chl a**). No estado excitado, a clorofila é muito instável e rapidamente libera parte de sua energia ao meio como calor, entrando em um estado de menor excitação no qual pode permanecer estável por um máximo de alguns nanossegundos (10^{-9} s). Por essa instabilidade do estado excitado, qualquer processo capaz de capturar sua energia deve ser extremamente rápido (TAIZ e ZEIGER, 2004).

No estado de menor excitação, a clorofila excitada segue por quatro alternativas rotas para dissipação da energia. Em uma delas, a *Chl a** pode reemitir um fóton e assim, voltar ao seu estado fundamental, processo este conhecido como fluorescência. Neste processo, o comprimento de onda da fluorescência é um pouco mais longo e com menor energia do que o comprimento de onda absorvido, sendo parte dessa energia perdida sob a forma de calor antes da reemissão do fóton. Em outra rota possível, a *Chl a** pode retornar ao seu estado fundamental convertendo diretamente sua energia em calor, sem emitir fóton. Outra possibilidade é a *Chl a** participar da transferência de energia, transmitindo sua energia para outra molécula

de clorofila. Outra rota é a fotoquímica, onde a energia da *Chl a** desencadeia reações químicas (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Uma forma de se estudar as reações intrínsecas a fotossíntese é a avaliação da fluorescência da clorofila. Ela serve como um parâmetro, onde mudanças em sua magnitude podem ser utilizadas para se avaliar os processos fisiológicos associados ao transporte de elétrons na reação da fotossíntese (PRADO e CASALI, 2006).

2.4.1. Técnica do pulso de saturação

Para a avaliação da fluorescência da clorofila, foram desenvolvidos equipamentos com amplitude de pulso modulada, ou seja, que liga e desliga em alta frequência. Eles avaliam variações nas intensidades de emissão de fluorescência da planta em condições naturais de campo sob alta irradiância. A técnica do pulso de saturação possibilita, também, a distinção das vias fotoquímicas das não-fotoquímicas de dissipação térmica de energia, o que fez a técnica tornar-se uma metodologia de referência para investigação de estresse ambiental em plantas (SCHREIBER et al., 1994).

A forma de avaliação de estresse ambiental em plantas baseia-se no monitoramento dos parâmetros relacionados à obtenção das intensidades máximas e mínimas de emissão da fluorescência, em diferentes condições ambientais. A magnitude da emissão da fluorescência relaciona-se ao estado reducional das estruturas fotossintéticas, que se alteram por modificações nas vias fotoquímicas e não-fotoquímicas. Quando a maior parte dos centros de reação do fotossistema II encontram-se oxidados ou abertos para a passagem de elétrons, a via fotoquímica é considerada máxima. No momento em que a intensidade luminosa excede a capacidade de utilização na via fotoquímica, gera um aumento no número de centros de reação em estado reduzido ou fechado e a dissipação térmica de energia ocorre. O aumento na via não-fotoquímica ajuda a proteger o aparato fotossintético dos danos causados pelo excesso de energia luminosa e à formação de superóxidos e peróxido (PRADO e CASALI, 2006).

Outro parâmetro importante é a emissão dos níveis mínimos de fluorescência chamado de F_0 . Ele é obtido com o uso de uma luz de medição modulada de baixa intensidade, para não haver a estimulação da separação de cargas nos centros de

reação do fotossistema II. Para isso, essa medição deve ser realizada na ausência de luz, pois em plantas onde o aparato fotossintético não esteja em condições de estresse, este encontra-se completamente oxidado. Por definição, a via fotoquímica nesse momento é chamada de q_p (photochemical quenching) sendo igual a 1 e a via não-fotoquímica (NPQ), (non-photochemical quenching) é igual a zero. No escuro, após a aplicação de um pulso de luz de duração e intensidade suficientes para reduzir ou fechar temporariamente todos os centros de reação dos fotossistemas, eliminando a via fotoquímica q_p , os níveis máximos de fluorescência no escuro (F_m) podem ser obtidos. O rendimento da fluorescência (F) na presença de luz alcança valores estáveis após um determinado período de exposição. Os valores máximos sob iluminação F'_m igualmente obtidos pela aplicação de pulsos de saturação. Depois do pulso de saturação, a folha é submetida a uma luz vermelha para que ocorra a reoxidação completa dos aceptores primários de elétrons do fotossistema II (PRADO e CASALI, 2006).

Alterações na razão F_v/F_m relacionam-se com mudanças na eficiência da via não fotoquímica. Valores da razão F_v/F_m medidos antes do amanhecer, refletem o rendimento quântico potencial do fotossistema II e são utilizados como indicadores do desempenho da fotossíntese (MAXWELL e JOHNSON, 2000).

A fotoinibição é um processo fisiológico caracterizado pela redução lenta e reversível da fotossíntese como resultado da exposição à luz solar plena. A intensidade da fotoinibição pode ser avaliada pela redução na eficiência quântica do fotossistema II, ou seja, pela relação F_v/F_m . Comumente, esta característica da fluorescência é usada como indicador de estresse, quando fatores bióticos ou abióticos alteram a funcionalidade do fotossistema II (LONG et al., 1994).

A razão F_v/F_m estima a medida relativa do rendimento quântico máximo do PSII da etapa fotoquímica primária. Valores para folhas não estressados de F_v/F_m são considerados acima de 0,83. Quando as plantas estão expostas a estresses bióticos e abióticos, observa-se a diminuição no valor dessa razão. Este parâmetro fornece um indicativo de estresse para a planta. A queda da razão de F_v/F_m pode ser considerada um mecanismo de fotoproteção, capaz de diminuir a pressão energética nos fotossistemas em condições de excesso de energia (DEMMING-ADAMS; ADAMS, 1992).

2.5. CURVA A/C_c

O método mais utilizado para a compreensão de como o processo fotossintético de plantas C3 responde a perturbações é o modelo de fotossíntese de Farquhar et al., (1980). Neste modelo, as reações bioquímicas da fotossíntese são consideradas em estados estacionários (SHARKEY et al., 2007).

A curva A/C_c é um mecanismo utilizado para estimar a taxa fotossintética nas folhas submetidas a diversas condições experimentais, sendo de resposta relativamente rápida, de fácil desenvolvimento, uma técnica relativamente barata (após a compra do equipamento inicial) e não destrutiva capaz de possibilitar a estimativa de parâmetros bioquímicos. Ela utiliza o modelo de fotossíntese proposto por Farquhar et al. (1980) baseando-se na taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) em função da concentração interna de CO₂ (C_i) (MANTER e KERRIGAN, 2004).

O modelo de fotossíntese proposto por Farquhar leva em conta parâmetros que podem ser obtidos a partir de medições de trocas gasosas ao nível da folha, ou seja, a assimilação líquida de CO₂, como a taxa de carboxilação máxima (*V_cmáx*) da ribulose 1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco), a taxa de transporte de elétrons (*Jmáx*), a respiração da folha na luz (*Rd**) e a condutância do mesófilo (*g_m*) (MIAO et al., 2009).

Em um dos estados, as taxas fotossintéticas podem ser previstas assumindo-se que a taxa de regeneração da Rubisco é o fator limitante, onde a taxa de Rubisco é considerada constante. Esta condição ocorre em maiores concentrações de CO₂, além de incluir condições em que a intensidade da luminosa limita a taxa de fotossintética, podendo incluir também, condições em que enzimas do ciclo de Calvin (que não a Rubisco) limitam a taxa de fotossintética (SHARKEY et al., 2007).

Aumentos nas concentrações de CO₂ acarreta aumento em A por três diferentes razões, sendo o primeiro o mais óbvio o qual CO₂ é um substrato para a reação. Aumento na concentração de CO₂ aumenta a carboxilação da Rubisco às custas de oxigenação e isso aumenta por um segundo motivo, no qual a concentração de CO₂ faz reduzir a liberação na fotorrespiração, e o terceiro e último motivo, no qual faz o incremento na concentração de CO₂ faz aumentar a eficiência do uso da luz na fotossíntese. O primeiro e o segundo fatores influenciam na resposta de A para CO₂ em condições de limitação da Rubisco, enquanto que o segundo e o terceiro

fatores influenciam na resposta de A para CO_2 de Rubisco em condições de regeneração limitada. Mudanças em A com a concentração de CO_2 nestas duas condições podem ser usadas para estimar os parâmetros de fotossíntese, desde que se saiba se a taxa de regeneração da Rubisco é um fator limitante (SHARKEY et al., 2007).

2.6. PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Estudos realizados caracterizaram que os pigmentos clorofilianos são os mesmos nas plantas e que diferenças aparentes na cor do vegetal devem-se à presença e distribuição variável de outros pigmentos associados, como exemplo os carotenoides, os quais sempre acompanham as clorofilas (VON ELBE, 2000). Os pigmentos fotossintéticos presentes e a sua abundância também variam de acordo com a espécie (TAIZ e ZEIGER, 2004). A cor verde das plantas é resultado da mistura de dois tipos de pigmentos insolúveis em água: as clorofilas (principalmente a clorofila azul, ou clorofila a) e os carotenoides, sendo o mais comum o β -caroteno (SENIGE et al., 2006).

A clorofila a é encontrada em todos os organismos que realizam fotossíntese. Ela é o principal pigmento na realização da etapa fotoquímica (primeiro estágio da fotossíntese), sendo encontrada em todas as plantas superiores que tem a participação do oxigênio durante o processo de fotossíntese. Por esse motivo é a principal clorofila encontrada nas plantas que produzem sementes, podendo ser facilmente extraída destas (SMITH et al., 1985). Além das clorofilas, outros pigmentos como os carotenos e as xantofilas auxiliam na absorção de luz e na transferência da energia radiante para os centros de reação, e por isso conhecidos como pigmentos acessórios (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Os pigmentos que absorvem luz fazem parte de complexos protéicos embebidos na membrana do tilacóide, chamados de complexo antena, que são unidades funcionais onde ocorrem reações da fotossíntese que dependem de luz. Cada unidade pode conter centenas de moléculas de clorofila e carotenoides, todas capazes de absorver energia luminosa, sendo, por isto, chamadas de moléculas-antena. Os carotenoides apresentam absorções em regiões do espectro luminoso em

que as clorofilas absorvem pouco, fazendo expandir a faixa do espectro luminoso efetivamente utilizado para a fotossíntese (TAIZ e ZEIGER, 2004).

2.6.1. Clorofilas e Carotenoides

Nos cloroplastos das células dos vegetais superiores, há dois tipos principais de clorofila denominadas de clorofila *a* e clorofila *b*, que ocorrem aproximadamente na proporção de 3:1. Na estrutura da clorofila *a*, o anel de porfirina contém um grupo metil (-CH₃) no C-3 e a clorofila *b* (considerada um pigmento acessório) contém um grupo aldeído (-CHO), que substitui o grupo metil (-CH₃). A estabilidade da clorofila *b* deve-se ao efeito atrativo de elétrons de seu grupo aldeído no C-3. A oxidação do grupo metil da clorofila *a* para um grupo aldeído leva a síntese da clorofila *b*. A clorofila *b* converte-se em *a* através de uma enzima chamada clorofila *a* oxigenase, capaz de catalisar a conversão do grupo metil ao grupo aldeído (VON ELBE, 2000).

Os carotenoides possuem em sua estrutura ligações duplas conjugadas e por isso podem desempenhar ação antioxidante (FONTANA et al., 2000). Várias outras funções fisiológicas têm sido atribuídas aos carotenoides, devido às suas propriedades físico-químicas e fotofísicas: papel estrutural na organização das membranas fotossintéticas, participação em absorção de luz, transferência de energia, extinção dos estados excitado da clorofila e de oxigênio singleto, e interceptação de deletérios de oxigênio livre e radicais orgânicos (DEMMIG-ADAMS et al., 1996).

A presença das ligações duplas conjugadas na cadeia serve como absorvedores cromóforos de luz e que, atribuem a estes compostos cores amarelas, alaranjadas e vermelhas (RODRIGUEZ-AMAYA, 2001).

Os carotenoides presentes nas folhas podem desempenhar função fotoprotetora ao estresse foto-oxidativo, possibilitando que plantas possam se desenvolver a altas densidades de fluxo de luz (RODRÍGUEZ ORTÍZ, 2004).

2.6.2. Teores de pigmentos e estresse ambiental

Os teores foliares de clorofila estão estreitamente relacionados com o estresse vegetal e a senescência dos tecidos vegetais, processos estes associados normalmente

ocorrem com perda de clorofilas e redução na capacidade fotossintética (HATFIELD et al., 2008).

A intensidade luminosa do ambiente em que a planta cresce é de fundamental importância, pois a ocorrência de adaptações das plantas ao ambiente depende do ajuste de seu sistema fotossintético, de modo que a luminosidade ambiental seja utilizada da forma mais eficiente possível. As respostas destas adaptações são refletidas no crescimento total da planta. As plantas que crescem em ambientes com muita incidência de luz, normalmente apresentam características estruturais e químicas capazes de reduzir a quantidade de luz que alcança o cloroplasto (TAIZ e ZIEGER, 2004).

Muitos estresses são induzidos, direta ou indiretamente, por deficiência hídrica ou insuficiência mineral, particularmente de nitrogênio. Pragas e doenças também geram situações de estresse, capazes de reduzir a área verde da folha, o fluxo de seiva, ou alterando o metabolismo celular. A maioria dos estresses ambientais se manifesta através de sintomas similares: redução do índice de área foliar, devido a um efeito combinado de redução da produção de área foliar e de aumento na taxa de senescência; redução no teor de clorofila total; aumentos na temperatura do dossel, devido a diminuição dos fluxos transpiratórios. Isto significa que o nível do estresse pode ser expresso através da mensuração de variações em poucas variáveis de estado do dossel, tais como o índice de área foliar, do teor de clorofila, ou a temperatura da superfície foliar (BARET et al., 2007).

Em condições tropicais, a luz pode provocar estresse na planta, e a quantificação das concentrações de clorofilas e carotenoides são capazes de indicar a suscetibilidade da planta à alta intensidade luminosa (VIEIRA, 1996). As clorofilas tendem a ser foto-oxidadas em condições de alta incidência de radiação solar e, devido aos carotenoides terem ação preventiva na foto-oxidação das clorofilas, a relação entre as concentrações das clorofilas e dos carotenoides pode ser usada como um indicador potencial de perdas foto-oxidativas causadas por fortes irradiações (HENDRY e PRICE, 1993).

Nos organismos vegetais, as folhas possuem a capacidade de alterarem sua morfologia e composição, de forma a se adaptar ao ambiente, respondendo à luz do meio. A perda das clorofilas na ausência de luz é impedida pela cicloheximina, um

inibidor da síntese de proteínas pelos ribossomas citoplasmáticos. As clorofilas costumam ser rapidamente degradadas nas folhas sob total escuridão, no entanto, sua decomposição pode ser acentuadamente atrasada através da incidência de luz branca fraca (OKADA et al., 1992).

O excesso de luz pode inibir a reação da fotossíntese através de dois processos: a foto-inibição e a foto-oxidação. A foto-inibição acontece quando ocorrem danos aos centros de reação, especialmente FOTOSISTEMA II (FSII), quando eles são superexcitados. No FSII, ocorre perda da proteína (D1) envolvida na transferência de elétrons entre P680 (Centro de reação do FSII) e PQ (Plastoquinona). Esta proteína pode ser recuperada posteriormente, ou seja, o processo é reversível. A foto-oxidação é um processo irreversível e envolve diretamente os pigmentos receptores de luz, os quais, ao absorverem muita luz, interagem com o oxigênio produzindo radicais livres, como superóxido, o que pode acabar por destruir as moléculas dos pigmentos (TAIZ e ZIEGER, 2004).

A eficiência fotossintética de uma planta pode estar relacionada com a concentração de clorofila, estando esta relacionada de forma direta com o crescimento da planta. Na presença de luz, a clorofila é constantemente sintetizada e destruída pelo processo da foto-oxidação, sendo a velocidade de ocorrência diretamente proporcional à intensidade luminosa (NOGUEIRA e SILVA JUNIOR, 2001).

2.6.3. Quantificação dos pigmentos

As concentrações dos pigmentos fotossintéticos são, normalmente, determinadas pela extração desses partindo-se de metodologias laboratoriais morosas e dispendiosas. Isto torna necessário o desenvolvimento de procedimentos mais práticos, de reduzido custo, capazes de permitir estimativa das concentrações dos pigmentos fotossintéticos de forma que assegure a confiabilidade dos resultados obtidos (STREIT et al., 2005).

A determinação quantitativa do conteúdo das clorofilas pode ser realizada através de procedimentos diretos, de caráter destrutivo, ou de forma indireta e não destrutiva, com base nas suas assinaturas espectrais (HATFIELD et al., 2008). O

método destrutivo é o mais realizado, utilizando solventes orgânicos, como a acetona 80% e o éter (LICHTENTHALER, 1987).

Em geral, as fontes de variação associadas à extração dos pigmentos fotossintéticos, são, principalmente, a natureza, a polaridade e o grau de pureza do solvente (RITCHIE, 2008), a temperatura e o tempo de extração (TAIT e HIK, 2003), e as equações utilizadas para quantificação das concentrações dos pigmentos (PORRA, 2002).

Os pigmentos fotossintéticos podem ser quantificados por três diferentes técnicas analíticas: a espectrofotometria, a fluorimetria e a cromatografia líquida de alta eficiência. A fluorimetria é mais sensível do que a espectrofotometria e requer um menor volume de amostra, podendo ser utilizada para determinações *in vivo*. (ENG, 2007).

Em função das características dos pigmentos, a absorção da radiação é mais acentuada nos comprimentos de ondas de 480nm para a clorofila *b* e 435-440 nm para a clorofila *a*, passando por uma absorção muito baixa entre 540 a 620 nm. Por haver a sobreposição das bandas de absorção principal e secundária na faixa máxima em 630-670 nm, vários procedimentos espectrofotométricos foram desenvolvidos para determinar as clorofilas no mesmo extrato. Eles são baseados em medições das absorbâncias em comprimentos de onda, e posterior a quantificação de clorofilas através de equações (IFREMER e REY, 2000).

A metodologia mais comum para quantificação de pigmentos é através de espectrofotometria. Neste método, os pigmentos individuais são quantificados a partir da extração dos mesmos da folha com solvente. O espectrofotômetro é usado para medir a quantidade de luz incidente que é refletida e transmitida pela amostra, para assim determinar seu coeficiente de absorção específica. Sobre o método, existem divergências sobre os efeitos, principalmente, devido ao processo de extração e sobre a pureza dos pigmentos, bem como a influência do solvente sobre espalhamento da luz (ENG, 2007).

As clorofilas apresentam duas grandes bandas de absorção de luz, uma do lado azul do espectro visível (<460 nm) e outra no vermelho (630-670 nm). Os carotenoides, extraídos juntamente com as clorofilas, também têm máximos de

absorção no azul, o que faz com que as medições espectrofotométricas sejam limitadas as bandas de absorção no vermelho (RITCHIE, 2008).

Infelizmente, produtos de degradação das clorofilas têm características espectroscópicas semelhantes aos das próprias clorofilas. Seus espectros nos comprimentos de onda do vermelho são tão próximos aos das próprias clorofilas, não existindo forma de diferenciá-las pela espectrofotometria (IFREMER e REY, 2000).

2.6.4. Concentração de pigmentos e fotossíntese

A energia absorvida pelas moléculas dos pigmentos fotossintéticos é transferida para sítios, situados sobre as membranas dos tilacóides, nos chamados centros de reação. São dois centros de reação os quais interagem entre si através de transportadores de elétrons, um deles absorve em 680 nm e outro em 700 nm. É a partir da molécula de clorofila, a qual absorve em 680 nm no espectro visível, que os elétrons oriundos da água são transferidos para a cadeia transportadora de elétrons da fotossíntese (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Na realização da fotossíntese as clorofilas são as moléculas responsáveis por realizar a absorção da energia contida nos fótons provenientes da luz solar, e de sua transdução, na forma de potencial eletroquímico através da membrana fotossintética (o sistema tilacóide), o que acaba sendo, em último caso, utilizado para realizar a redução do CO₂ atmosférico convertendo-o a carboidratos (SENIGE et al., 2006). Neste contexto decorre um alto interesse por estudos deste composto e seus derivados (MOREIRA et al., 2010). Uma planta com elevado teor de clorofilas é capaz de atingir taxas fotossintéticas mais altas, por possuir maior potencial de captação de energia luminosa (quanta) por unidade de tempo (PORRA et al., 1989; BLACKBURN, 2007).

Em síntese, a energia luminosa, que é absorvida pelas folhas do dossel, somente pode ser utilizada para a realização da fotossíntese, através de processos mediados por moléculas de clorofilas. Nesse contexto, o teor de clorofila nas folhas pode ser associado diretamente com a quantidade de energia transferida para os processos de realização da fotossíntese e assimilação de carbono, estabelecendo uma direta relação com a concentração e função dos componentes fotossintéticos (SENIGE et al., 2006; CIGANDA et al., 2008).

Essa é a razão pela qual os picos de capacidade de absorção máxima das clorofilas, se encontram dentro da faixa fotossinteticamente ativa do espectro solar, correspondem diretamente com a máxima atividade fotossintética relativa. Dessa forma, na medida em que as clorofilas exercem um controle dominante sobre a quantidade de radiação solar que uma folha absorve, os teores foliares desses pigmentos que determinam o potencial fotossintético e conseqüentemente, a produção primária (BLACKBURN, 2007; CIGANDA et al., 2008; HATFIELD et al., 2008; RITCHIE, 2008).

Na planta, a distribuição de clorofila entre as folhas depende do ajustamento do dossel incidência de luz. Estudos verificaram que em várias espécies vegetais a fotossíntese declina proporcionalmente a redução em densidade de fluxo de fótons dentro do dossel, o que significa que o maquinário fotossintético se ajusta a fim de aperfeiçoar as proporções das reações associadas às fases das reações. Ao longo de um gradiente de luz, as características do aparato fotossintético que mudam são o tamanho dos cloroplastos, a estrutura das membranas tilacóides, a relação entre clorofilas a/b e a atividade das enzimas de assimilação de carbono. Essas adaptações, podendo ser de natureza biofísica ou bioquímica, são acompanhadas por mudanças anatômicas e estruturais em folhas e perfilhos, servem para maximizar a eficiência global de utilização da radiação solar pelo dossel (NIINEMETS, 2007).

A adaptação das plantas à baixa incidência de radiação solar, de maior ocorrência na parte inferior do dossel, envolve uma redução na capacidade de transporte de elétrons por unidade de clorofila presente, e ao mesmo tempo, um aumento no teor de clorofilas (CIGANDA et al., 2008). Em algumas situações, pode ocorrer o aumento no número de moléculas de clorofila buscando aumentar a absorção de radiação fotossinteticamente ativa é uma estratégia limitada pelas próprias características óticas dos pigmentos, sendo mais eficiente, para o mesmo propósito, a diluição de um dado teor de clorofila numa área foliar maior. Este tipo de regulação morfo-fisiológica é um dos principais mecanismos que ligam a expansão da área foliar com o acúmulo de matéria seca (NIINEMETS, 2007).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. ÁREA EXPERIMENTAL E MATERIAL VEGETAL

A pesquisa foi conduzida em uma área localizada na Base Avançada de Pesquisas do Pantanal – Baía das Pedras, pertencente a Reserva Particular do Patrimônio Natural - RPPN SESC – Barão de Melgaço, (16°39'S; 56°47'O), localizado a cerca de 160 km de Cuiabá – MT, Pantanal Mato-grossense. O solo da região é classificado como GLEISSOLO HÁPLICO Ta Distrófico típico, o clima definido como Aw segundo Köppen e a fitofisionomia é de campo.

Para este estudo, foram amostradas cinco plantas de *C. lanceolatum* em estágio de floração no período alagado do mês de maio de 2011, e posteriormente utilizadas no período seco do mês de setembro de 2011.

3.2. MEDIDAS DE VARIÁVEIS FÍSICAS E FISIOLÓGICAS

As determinações das variáveis físicas (temperatura do ar, T_{ar} , déficit de pressão de vapor entre a câmara sub-estomática das folhas e o ar circundante, DPV , radiação fotossinteticamente ativa incidente, $PARI$ e a concentração atmosférica de CO_2 , Ca), das variáveis fisiológicas relacionadas ao intercâmbio gasoso (taxa fotossintética líquida, A , condutância estomática, g_s , taxa transpiratória, E , e concentração intercelular de CO_2 , C_i), a temperatura foliar (T_{foliar}) e das variáveis fisiológicas relacionadas com a fluorescência da clorofila a (razão F_v/F_m , medidas no escuro) foram realizadas em dois períodos do ano, em 20, 21 e 22 de maio (período inundado) e 07, 08 e 09 de setembro (período seco).

Paralelamente a estas determinações, também foi realizada a curva de resposta da fotossíntese líquida à concentração cloroplastídica de CO_2 (curva A/C_c),

para estimativa da velocidade máxima de carboxilação ($V_{cmáx}$), do fluxo de elétrons ($J_{máx}$) e da taxa respiratória na presença de luz (Rd^*), empregando-se o programa desenvolvido por Sharkey et al. (2007) em Excel disponível em <http://www.blackwellpublishing.com/plantsci/pcecalculation/>.

Foram utilizadas cinco plantas (cinco repetições) escolhidas ao acaso na área experimental. De cada planta, quatro ou cinco folhas totalmente expandidas e sem qualquer problema fitossanitário foram selecionadas e dentre estas uma foi utilizada para as medições de intercâmbio gasoso e fluorescência da clorofila. As demais folhas foram empregadas para determinar a área foliar específica (AFE) e o teor dos pigmentos fotossintéticos, como será discutido posteriormente.

Para as medições das variáveis físicas e fisiológicas associadas ao intercâmbio gasoso, empregou-se um sistema portátil de medição de fotossíntese modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA) acoplado a uma fonte de luz modelo 6400-02B (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA) e injetor de CO_2 modelo 6400-01 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). O equipamento foi ajustado para uma temperatura do bloco de $28^\circ C$, umidade relativa do ar de 60%, concentração atmosférica de CO_2 de $400 \mu mol mol^{-1}$ e densidade de fluxo fotossinteticamente ativo de $1000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$.

Para a determinação das curvas A/C_c e a medição das variáveis fisiológicas associadas à fluorescência da clorofila, empregou-se outro LI-6400 acoplado a um fluorômetro modelo 6400-40 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA) e ao injetor 6400-01. O equipamento foi ajustado para uma temperatura do bloco de $28^\circ C$, umidade relativa do ar de 60% e concentração de CO_2 do ar variando na seguinte sequência: 400, 350, 300, 250, 200, 100, 50, 400, 400, 450, 500, 600, 700, 800, 1000, 1200 e $1600 \mu mol mol^{-1}$ e densidade de fluxo fotossinteticamente ativo de $1000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$.

As medições das variáveis físicas e fisiológicas foram realizadas nos horários das 07:00, 09:00, 11:00, 13:00, 15:00 e 17:00 h (hora local), para os dois períodos analisados, ao passo que as medições para as curvas A/C_c foram realizadas apenas no período matutino, das 07:00 às 12:00 h.

As medições só foram realizadas quando o coeficiente combinando as variações de gás carbônico, água e fluxo de ar (ΔCO_2 , ΔH_2O e Δu_e , respectivamente)

apresentou-se abaixo de 1,0% (período de estabilização da medição), com um tempo de espera não inferior a três minutos.

A eficiência do uso da água (*EUA*) foi calculada por meio da razão A/E .

Para o cálculo da fluorescência variável no escuro utilizou-se a equação proposta por Baker (2008), em que $F_v = F_m - F_o$, variáveis que posteriormente foram utilizadas no cálculo da eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m).

3.3. DETERMINAÇÃO DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

A quantificação dos pigmentos fotossintéticos foi realizada exatamente no mesmo material vegetal empregado nas determinações da *AFE*, ou seja, nas mesmas plantas, mesmas folhas e em ambos os períodos de medição.

Para os pigmentos, de cada uma das quatro ou cinco folhas (sub-amostras) por planta, nove discos foliares de 0,4 cm de diâmetro foram empregados para as determinações. Dos nove discos foliares, três conjuntos de três discos foram empregados como sub-sub-amostras para representar cada folha, devida a grande variabilidade da coloração do limbo foliar observada visualmente.

O método utilizado para a extração dos pigmentos fotossintéticos com solvente orgânico dimetil sulfóxido (DMSO) foi baseado em Porra et al. (1989). Uma vez retirados os discos foliares, cada conjunto de três discos foi depositado em tubos de ensaio de 5,0 mL com tampa contendo 3,0 mL de DMSO recobertos com papel alumínio, a fim de se evitar a degradação dos pigmentos pela ação da luz durante o período de extração, que foi de seis horas à temperatura ambiente não controlada. Esse tempo foi definido previamente com base em um ensaio de extração.

Cerca de 1,5 mL dos extratos contendo os pigmentos foram transferidos diretamente para a cubeta do espectrofotômetro para a leitura da absorbância nos comprimentos de onda de 480 nm, 665 nm e 648 nm. As equações 1, 2, 3 e 4 propostas por Wellburn (1994) estão listadas a continuação.

$$\text{Chl } a = 12,47A_{665} - 3,62A_{649} \text{ (Equação 1)}$$

$$\text{Chl } b = 25,06A_{669} - 6,60A_{665} \text{ (Equação 2)}$$

Chl *a* + *b* = Chl *a* + Chl *b* (Equação 3)

Carotenóides Totais = (1000A₄₈₀ – 1,29Chl *a* – 53,78 Chl *b*) / 220 (Equação 4)

Todas as equações fornecem a concentração dos pigmentos por 1,0 mL de extrato. Como originalmente a extração foi realizada utilizando três discos foliares imersos em 3,0 mL de DMSO, a transformação das unidades obtidas pelas equações para relativizar o conteúdo dos pigmentos pela área foliar foi realizada multiplicando-se os valores obtidos com as equações por 3,0 mL e dividindo pela área foliar dos três discos (0,1257 cm²).

Assim, o conteúdo de pigmentos fotossintéticos de cada uma das cinco plantas foi determinado considerando o seguinte procedimento: os valores obtidos para cada sub-sub-amostra (três conjuntos de extratos contendo cada um três discos foliares) foi empregado para calcular um valor médio, o qual representou a sub-amostra. Após a representação de cada sub-amostra (quatro ou cinco folhas), a média obtida para estas representou uma das cinco plantas (cinco repetições).

Com os dados obtidos das concentrações das clorofilas *a* e *b*, determinou-se a razão entre os dois pigmentos, razão clorofila *a/b*, para os períodos avaliados.

3.4. ESCOLHA DO MÉTODO PARA QUANTIFICAÇÃO DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Neste estudo, fez-se a opção da utilização das equações propostas por Wellburn (1994) para a quantificação dos pigmentos fotossintéticos. Equações propostas por Barnes et al. (1992) também são frequentemente utilizadas para a determinação da concentração de pigmentos fotossintetizantes, para ensaios analíticos baseados na extração com solvente orgânico DMSO. Entretanto, algumas vezes estes métodos produzem resultados diferentes entre si.

A escolha baseou-se na revisão de trabalhos anteriores que descreveram a forma de obtenção das equações de Barnes (1992) a partir de um método baseado em maceração do material foliar em DMSO com posterior centrifugação e filtração do extrato vegetal, sendo que desta forma, aparentemente corre-se um risco potencial de perdas de material (MINOCHA et al., 2009). Outro fato que contribuiu nesta decisão

é o de que o método de Wellburn (1994) permite quantificar também o teor de carotenoides, o que não é possível com o de Barnes et al. (1992).

3.5. ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS

Para a análise estatística dos dados das variáveis climatológicas (Tar , DPV , PAR_i e Ca_i), de intercâmbio gasoso (A , E , g_s , e C_i), da temperatura foliar (T_{foliar}), da eficiência no uso da água (EUA), da fluorescência da clorofila a (F_v/F_m), das variáveis da curva A/C_c (V_{cmax} , J_{max} e R_d^*) e dos teores de pigmentos fotossintéticos (clorofila a , clorofila b , clorofila $a + b$, razão clorofila a/b), foi aplicada a técnica do *bootstrap* com 1000 reamostragens, com o objetivo de se obter as médias e os intervalos de confiança não paramétricos dos resultados e permitir, com isso, a comparação de médias entre as variáveis sendo esse procedimento realizado no programa Excel da Microsoft, de acordo com o método detalhadamente proposto por Christie (2004).

Para a verificação entre o grau de associação entre as variáveis do intercâmbio gasoso (A , E , g_s , e C_i) com as variáveis físicas do ambiente (Tar , DPV , PAR_i e Ca_i) foram realizadas análises de correlação linear de Pearson com os dados das medições diárias.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. VARIÁVEIS FÍSICAS

A radiação fotossinteticamente ativa incidente (PAR_i) e a concentração atmosférica de CO_2 (Ca) não apresentam diferenças significativas no comportamento diário para os períodos inundado e seco (Figura 3 A e B). As variáveis físicas que apresentaram disparidade entre os períodos estudados foram a temperatura do ar (Tar) e o déficit de pressão de vapor (DPV) (Figura 3 C e D).

Os valores máximos de PAR_i para os dois períodos ficaram em torno de 1600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ apresentando-se no horário das 11:00 h (Figura 3A).

Para Ca , os valores máximos foram em torno de 500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e se apresentaram nas primeiras horas da manhã enquanto que os mínimos foram de 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ por volta das 13:00 h, para os dois períodos avaliados (Figura 3B).

As temperaturas médias do ar para o período inundado variaram de 27 °C a um valor máximo de 30 °C nas horas próximas ao meio dia, enquanto que para o seco a variação observada foi maior, com um valor mínimo de 27 °C nas primeiras horas do dia e chegando a alcançar os 37 °C às 13:00 h (Figura 3C).

Os valores de DPV observados para o período inundado variaram de um mínimo de 0,98 a um máximo de 2,80 kPa próximo ao meio dia, enquanto que no seco essa variação foi de 0,90 kPa nas primeiras horas do dia, chegando a um valor máximo de 5,60 kPa às 13:00 h, consideravelmente maior que o valor máximo observado durante o período inundado (Figura 3D).

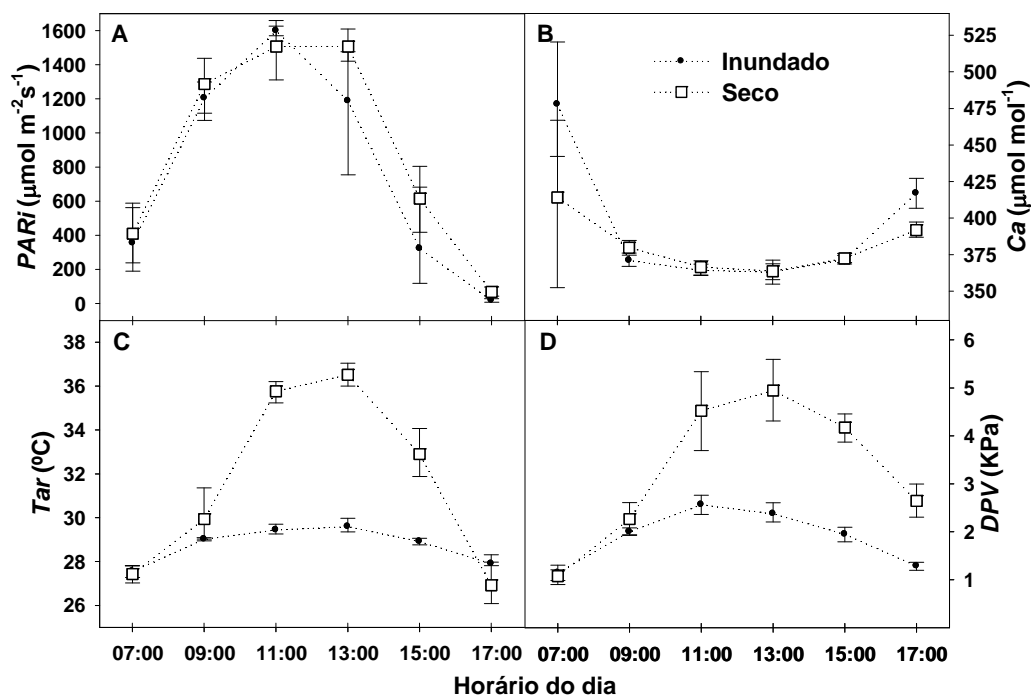


Figura 3. Comportamento diário dos parâmetros físicos nos períodos inundado e seco de indivíduos de *C. lanceolatum*. A, radiação fotossinteticamente ativa (*PARi*); B, concentração atmosférica de CO₂ (*Ca*); C, temperatura do ar (*Tar*); D, déficit de pressão de vapor (*DPV*).

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

4.2. VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS RELACIONADAS AO INTERCÂMBIO GASOSO E TEMPERATURA FOLIAR

A taxa fotossintética líquida (*A*) e a concentração intercelular de CO₂ (*Ci*) foram as variáveis do intercâmbio gasoso que apresentaram variação entre os períodos estudados (Figura 4 A e D). A condutância estomática (*gs*) e a taxa transpiratória apresentaram um comportamento semelhante durante os períodos avaliados, não apresentaram significativa variação (Figura 4 B e C).

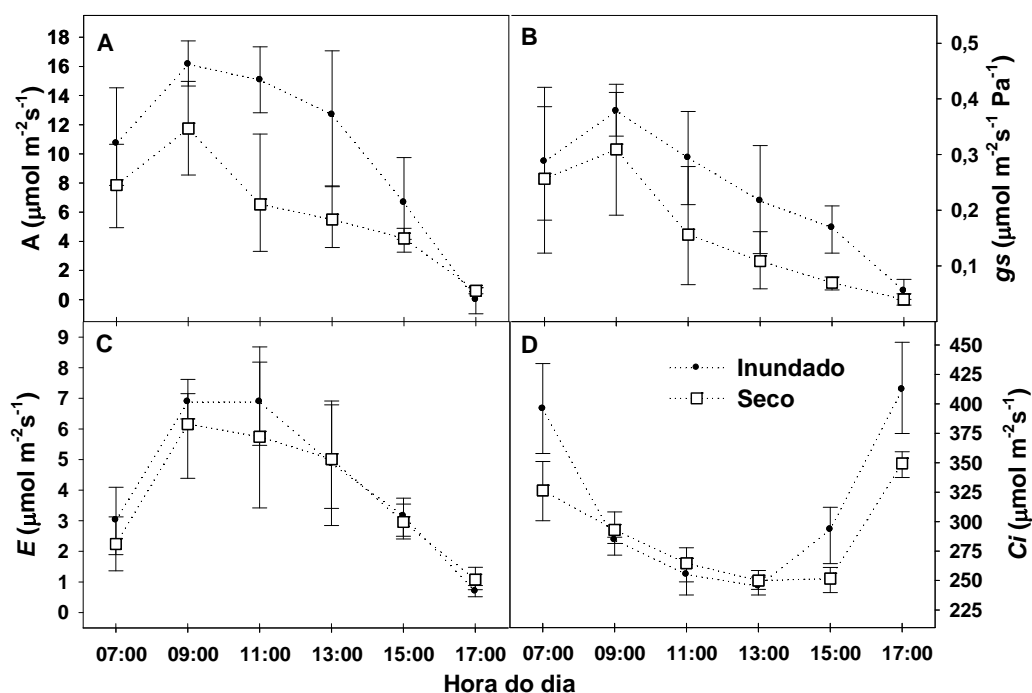


Figura 4. Comportamento diário dos parâmetros físicos nos períodos inundado e seco de indivíduos de *C. lanceolatum*. A, taxa fotossintética líquida (A); B, condutância estomática (gs); C, taxa transpiratória (E); D, concentração intercelular de CO_2 (C_i).

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

A temperatura foliar (T_{foliar}) foi significativamente diferente entre os períodos estudados. No período inundado apresentou temperaturas mínima e máxima de 25,22 e 32,89 °C, respectivamente, e para o período seco, temperaturas mínima e máxima de 24,24 e 40,74 °C (Figura 5). Pode-se observar que as variações da T_{foliar} acompanham o comportamento da Tar nos períodos inundado e seco.

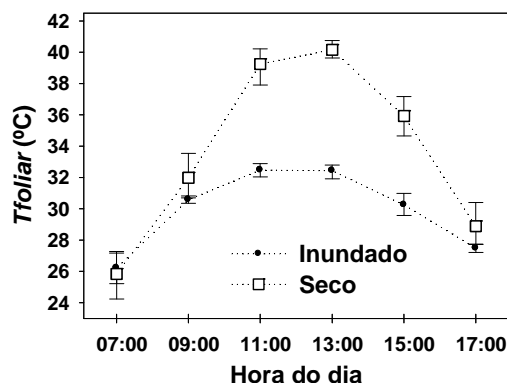


Figura 5. Comportamento diário da temperatura foliar (T_{foliar}) nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

4.2.1. Taxa Fotossintética Líquida (A)

Os valores de A apresentaram máximos de $16,13 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o período inundado e de $11,74 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o seco. Nos dois períodos, os valores máximos se apresentaram no período da manhã, em torno das 9:00 h, com decréscimo elevado observado a partir das 11:00 h, horários nos quais foram observadas as temperaturas médias do ar mais altas e os maiores déficits de pressão de vapor. Os valores de A apresentaram uma redução de 56,6% na estação seca em relação à inundada nos horários das 11:00 e 13:00 h (Figura 4 A).

A atividade fotossintética é um processo influenciado por estresses ambientais de diversas origens (PRADO e CASALI, 2006). Oscilações da intensidade luminosa tanto ao longo do dia como entre estações, disponibilidade hídrica ou de nutrientes, valores extremos de temperatura, salinidade e poluição, podem ser geralmente associados a alterações nas taxas líquidas de assimilação de CO_2 (D'AMBROSIO et al., 2006).

Com os dados obtidos de A de ao longo do dia, verifica-se que a máxima atividade ocorre em torno das 9:00 h para os dois períodos, reduzindo progressivamente até encerrar-se em torno das 17:00 h (Figura 4 A). A análise do grau de associação entre A e as variáveis climatológicas revelou que os parâmetros físicos exercem maior influência sobre A no período inundado, podendo ser a

excassez hídrica ou a senescência apresentada pelas folhas os fatores que responderiam pela queda em A observada no período (Tabela 1).

Tabela 1. Análise de correlação entre a taxa fotossintética líquida (A) e as variáveis físicas nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Variáveis Físicas	Período	Coefficiente de Correlação	Nível de Probabilidade
Ca	Inundado	-0,37	$4,22 \times 10^{-2}$
	Seco	0,07	$7,15 \times 10^{-1}$
DPV	Inundado	0,51	$4,18 \times 10^{-3}$
	Seco	-0,37	$4,31 \times 10^{-2}$
PAR_i	Inundado	0,84	$9,49 \times 10^{-9}$
	Seco	0,42	$2,06 \times 10^{-2}$
T_{ar}	Inundado	0,57	$9,54 \times 10^{-4}$
	Seco	0,02	$9,06 \times 10^{-1}$

As concentração de CO_2 atmosférico (Ca) tendem a diminuir após o nascer do Sol, quando ocorre a mistura no interior da camada limite convectiva, implicando na redução da concentração de CO_2 durante o dia, estabilizando-se por volta das 9:00 horas, com pouca variação durante o dia e aumentando novamente por volta das 18:00 horas (SILVA JÚNIOR et al., 2005). Apesar de Ca não sofrer significativas alterações entre os dois períodos, observa-se que A correlaciona-se significativamente e de forma negativa apenas no período inundado. No período seco essa correlação não foi observada, provavelmente pela baixa da disponibilidade de água que pode inibir o processo da fotossíntese. A redução de A no período seco acaba por impedir uma correlação significativa com Ca .

Os valores de C_i variaram de um mínimo de $250 \mu\text{mol mol}^{-1}$ a um máximo de aproximadamente $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Figura 4 D). Entre os períodos analisados, apenas os horários das 07:00h e das 17:00 sofreram significativas diferenças. Esses horários coincidem com os máximos valores de Ca , que apresenta seus maiores valores nos primeiros horários da manhã e final da tarde, onde se apresentam as menores temperaturas do ar (T_{ar}).

Os coeficientes de correlação entre A e DPV foram ambos significativos e observa-se que existe uma correlação negativa para o período seco e positivo para o inundado. De acordo com Haldimann e Feller (2004), em condições de déficit de

pressão de vapor (DPV) elevada, como o que se observou no período seco, podem ocorrer reduções na A e aumento na fotorrespiração e fechamento dos estômatos.

Os dados encontrados corroboram os de Dias e Marengo (2007) em plantas de mogno, que em situações de baixa umidade do ar, teve a eficiência quântica reduzida e a condutância estomática menor, indicativo de uma redução no ganho de carbono para conservação hídrica e fotoproteção.

Altas temperaturas e radiação solar elevada podem causar aumento da temperatura foliar acima da temperatura do ar, um efeito que pode ser aumentado ainda mais pela escassez hídrica, limitando a transpiração e resfriamento evaporativo das folhas podendo causar a inibição da atividade fotossintética. Em condições naturais, como a combinação de temperaturas elevadas, deficiência hídrica e elevada radiação solar podem limitar a atividade fotossintética (SHARKEY, 2005). A correlação encontrada entre A e PAR_i , nos dois períodos, foi significativa tendo sido maior durante o período inundado. O comportamento de A no período seco pode ter sido afetado pela escassez hídrica ou pela senescência foliar, que poderia ter sido responsável pela redução na correlação observada entre A e PAR_i no período seco em comparação ao inundado.

Pela análise da correlação entre A e Tar verificou-se que durante o período inundado a influência de Tar em A é significativa, o que não se observa no período seco. Apesar da redução de g_s na seca, E permaneceu nos mesmos níveis nos dois períodos. E é o fator responsável pela dissipação energética da folha. Assim, se no período seco, E pode não ter sido suficiente para refrigerar a folha, que acabou por aumentar muito sua temperatura, como pode ser observado na Figura 5. Neste momento, A pode ter deixado de ser sensível à Tar , fazendo com que esta respondesse à T_{foliar} . Altas temperaturas inibem a assimilação de carbono em condições de luz saturante, primeiramente pelo decréscimo na ativação da Rubisco via inibição da Rubisco ativase, ou pela limitação no transporte de elétrons e redução na capacidade de regeneração da ribulose 1,5 bifosfato (KUBIEN e SAGE, 2008).

Baixas temperaturas também podem ser responsáveis pela redução da taxa de assimilação de carbono, causando redução na atividade da Rubisco e da capacidade de transporte de elétrons no processo da fotossíntese. As altas temperaturas podem reduzir a capacidade de transporte de elétrons ou aumentar as taxas do fluxo CO_2 e

da fotorrespiração, causando declínio na taxa de assimilação de carbono (FARQUHAR e SHARKEY, 1982).

4.2.2. Taxa Transpiratória (*E*)

Dos parâmetros de intercâmbio gasoso, o único que não apresentou variações no comportamento diário para os períodos inundado e seco foi a taxa transpiratória (*E*) (Figura 5 C). Os dados máximos de *E* foram de 6,88 e de 5,74 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para os períodos inundado e seco, e se apresentaram no horário das 11:00 h, horário em que se registraram as maiores temperaturas do ar. Nos demais horários, não se observou significativas diferenças entre os períodos estudados (Figura 5 C).

Plantas sob escassez hídrica, fecham seus estômatos, aumentando dessa forma a resistência estomática e reduzindo a taxa de transpiração, diminuindo por sua vez também a atividade fotossintética, ocasionando diminuição no acúmulo de biomassa (JONG van LIER et al., 2008). Em condições hídricas normais, a planta utiliza uma grande quantidade de água durante o seu ciclo fenológico, mas perde cerca de 98% através da transpiração e assim, qualquer alteração no fluxo de água prejudica sua assimilação de carbono (REICHARDT, 1987; LACERDA et al., 2009).

Um grande número de processos fisiológicos das plantas estão relacionados à deficiência hídrica, entre estes estão a transpiração, a resistência difusiva e a temperatura foliar. Sob condições normais de suprimento de água, a taxa de transpiração nas folhas é determinada basicamente pela radiação, déficit de pressão de vapor e pela condutância estomática (PASSOS et al., 2005).

A observação do comportamento sazonal de *E* nos períodos avaliados mostra que as diferenças se limitaram somente ao horário das 11:00 h, decrescendo rapidamente a partir desse horário no qual foram observados as maiores temperaturas diárias e as maiores déficits de pressão de vapor para ambos os períodos (Figura 4 C). Nas demais horas do dia, *E* apresentou-se praticamente constante. A avaliação da influência dos parâmetros físicos na variação observada no comportamento de *E* através de análise de correlação linear dos dados pode ser observada na Tabela 2.

Tabela 2. Análise de correlação entre a taxa transpiratória (E) e as variáveis físicas nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Variáveis Físicas	Período	Coefficiente de Correlação	Nível de Probabilidade
Ca	Inundado	-0,56	$1,41 \times 10^{-3}$
	Seco	-0,46	$1,15 \times 10^{-2}$
DPV	Inundado	0,61	$3,91 \times 10^{-4}$
	Seco	0,09	$6,37 \times 10^{-1}$
PAR_i	Inundado	0,85	$3,52 \times 10^{-9}$
	Seco	0,72	$7,10 \times 10^{-6}$
Tar	Inundado	0,69	$2,40 \times 10^{-5}$
	Seco	0,48	$6,70 \times 10^{-3}$

A análise da correlação entre a E e a Ca mostra coeficientes de correlação significativos para os dois períodos. Verifica-se que, apesar de Ca não apresentar mudança de comportamento para os dois períodos, E correlaciona-se melhor com Ca no período inundado. No período seco essa correlação foi menor, apesar de E manter-se constante nos dois períodos, provavelmente pela baixa disponibilidade hídrica que pode acabar por afetar o processo da transpiração.

Em condições de baixa umidade do ar, como observado no período seco, o ar aumenta seu poder evaporativo, induzindo a uma menor troca gasosa entre as plantas e a atmosfera, através do fechamento dos estômatos (DA SILVA et al., 2008). Pode-se observar este comportamento através da análise de correlação entre E e DPV , que apresenta coeficientes de correlação significativo para o período inundado e não significativo para o período seco, ou seja, DPV não é capaz de explicar a redução de E no período seco, o que poderia ser atribuído a escassez hídrica no solo. Apesar de DPV ter aumentado significativamente do período inundado para o seco, os valores de g_s diminuíram, mas de tal forma que possibilitou que E se mantivesse praticamente constante nos dois períodos.

A T_{foliar} é alterada de acordo com o comportamento estomático e pela perda de calor latente, que é realizada através de E . A folha exposta à luz não pode ser isotérmica, assim a taxa de E é afetada tanto por diferenças observadas na Tar quanto pela absorção da radiação que é incidida sobre a folha. Em geral, a T_{foliar} fica

abaixo de *Tar*, ficando acima somente quando em condições de estresse, como observado em plantas de mogno e acariquara por Passos et al. (2005).

A análise da correlação entre a *E* e *PARi* apresentaram coeficientes de correlação altamente significativos mostrando que *E* é também influenciada por *PARi* nos dois períodos. Encontrou-se uma correlação positiva entre a *E* e *Tar* para ambos os períodos. A significância dos coeficientes mostra que *E* acompanha o aumento de *Tar* possivelmente para a manutenção da temperatura da planta.

4.2.3. Condutância Estomática (*gs*)

Os valores máximos de *gs* foram de 0,38 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o período inundado, observado às 9:00 h e de 0,31 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o seco no horário das 7:00 h (Figura 4 B). Como esperado os valores máximos de *gs* foram observados no período do início da manhã, horário onde se observaram as menores temperaturas do ar e os menores valores de *DPV*. Verificou-se uma redução de 58,6% da condutância estomática, do período inundado em comparação ao seco, no horário das 15:00 h, provavelmente pela maior temperatura e menor déficit de pressão de vapor apresentadas no período seco. Segundo Landsberg e Sands (2011), a redução da condutância estomática tende a ocorrer nos horários mais quentes do dia, diminuindo de forma a evitar que o potencial hídrico das folhas alcance níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água.

Segundo Carvalho et al. (2009), mudanças nos valores da condutância estomática são causadas, principalmente, por alterações no potencial hídrico foliar, resultando em alterações na taxa de transpiração. Existe, também, uma dependência da temperatura da folha sobre a condutância estomática, que é também via taxa de transpiração. A redução da condutância estomática tem por principal causa o déficit de pressão de vapor, que diminui a taxa de assimilação de carbono.

Os dados de *gs* obtidos das plantas de *C. lanceolatum* apresentaram valores máximos nos horários próximos ao das 9:00 h, para os períodos inundado e seco, ocorrendo a partir deste horário o decréscimo dos valores até o final da tarde, indicando um maior fechamento estomático e diminuição da atividade fotossintética. A avaliação da influência dos parâmetros físicos na variação observada no comportamento de *gs* através de análise de correlação linear dos dados pode ser

observada na Tabela 3 podem ser vistos os resultados das correlações entre g_s e os parâmetros físicos nos períodos inundado e seco.

A observação do comportamento de E nos períodos avaliados mostra que as diferenças se limitaram somente ao horário das 11:00 h. Nas demais horas do dia, E apresenta-se praticamente constante nos períodos. Apesar de DPV ter aumentado significativamente do período inundado para o seco, os valores de g_s diminuíram, mas de tal forma que possibilitou que E se mativesse o praticamente constante nos períodos.

Tabela 3. Análise de correlação entre a condutância estomática (g_s) e as variáveis físicas nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Variáveis Físicas	Período	Coefficiente de Correlação	Nível de Probabilidade
Ca	Inundado	-0,22	$2,41 \times 10^{-1}$
	Seco	-0,34	$6,69 \times 10^{-2}$
DPV	Inundado	0,19	$3,08 \times 10^{-1}$
	Seco	-0,53	$2,65 \times 10^{-3}$
PAR_i	Inundado	0,58	$8,48 \times 10^{-4}$
	Seco	0,18	$3,45 \times 10^{-1}$
Tar	Inundado	0,33	$7,67 \times 10^{-2}$
	Seco	-0,17	$3,56 \times 10^{-1}$

A correlação apresentada por g_s e Ca foi significativa para os dois períodos. No período seco, DPV afeta g_s , ou seja, g_s diminui com aumento em DPV . Isso, contudo, não foi suficiente para que E estabelecesse a mesma associação, porque a redução em g_s na seca foi insuficiente para reduzir E nas mesmas proporções. No período seco g_s foi afetado por DPV enquanto que no inundado, por PAR_i . Essa situação determinou as reduções em A no período seco e não de E .

Segundo Prado e Casali et al. (2006), aumentos no déficit de pressão de vapor são responsáveis por grande redução na condutância estomática e, por consequência, na fotossíntese. No período seco, g_s de fato diminui com o aumento da DPV , possibilitando inferir que neste período a atmosfera foi um indutor do controle estomático no intercâmbio gasoso para prevenção da perda excessiva de água quando a atmosfera encontra-se mais seca. A análise de correlação entre g_s e DPV corrobora essas afirmações, se mostrando mais significativa no período seco. Sob baixa

umidade do ar, alto déficit de pressão de vapor, característico do período seco, g_s apresentou-se menor em plantas de *C. lanceolatum* para conservação hídrica.

Segundo Jadoski et al. (2005) folhas expostas a luz, diversos fatores ambientais afetam a condutância estomática entre os quais a temperatura do ar, o déficit de pressão do vapor, a concentração de CO_2 e o potencial de água no solo. O aumento da radiação solar e a redução da disponibilidade hídrica no solo causam aumento da resistência estomática. As correlações apresentadas entre g_s e PAR_i foram significativas porém, a significância é maior para o período inundado em comparação ao seco, devido provavelmente, a disponibilidade de água para a planta que muda consideravelmente entre os períodos enquanto que PAR_i não se altera.

A temperatura é um fator que pode reduzir a assimilação de carbono pelo seu efeito em processos fotoquímicos ou pelo aumento na fotorrespiração assim como pode afetar também g_s (PONS e WELSCHEN, 2003). A análise da correlação verificada entre g_s e a Tar mostrou uma correlação significativa e positiva para o período inundado e não significativa para o seco. A condutância estomática no período inundado acompanhou o aumento da temperatura do ar ao longo do dia e da taxa transpiratória do *C. lanceolatum*.

4.2.4. Eficiência no uso de água (EUA)

A eficiência no uso da água (EUA) é descrita como a quantidade de água perdida por uma planta para a produção de certa quantidade de matéria seca. Dessa forma, plantas mais eficientes no uso da água produzem mais matéria seca por grama de água transpirada (MACHADO et al., 2010).

A transpiração altera o balanço de energia e o estado hídrico da folha, além da troca de CO_2 com o ambiente, fato importante que acaba por determinar a eficiência no uso da água (TAIZ e ZEIGER, 2004). Uma estratégia para aumentar a eficiência do uso da água é a redução da abertura estomática das plantas, permanecendo os estômatos com maior abertura somente quando o déficit de pressão de vapor é pequeno (BLUM, 2009).

Os valores de EUA máximos foram de 0,0040 para o período inundado e de 0,0043 para o seco. Nos dois períodos os maiores valores foram observados nas primeiras horas da manhã, às 7:00 h (Figura 5). Observa-se que esses valores

coincidem com as menores valores de temperaturas e de déficit de pressão de vapor (*DPV*). As maiores diferença encontradas nos valores de *EUA* do período inundado para o seco foram registradas nos horários das 11:00 h, 13:00 h e 15:00 h, com 54%, 61% e 30% menor nos respectivos horários (Figura 6). Possivelmente, essas diferenças se devam a *Tar* e a *DPV*, que apresentam os máximos valores nessas horas do dia.

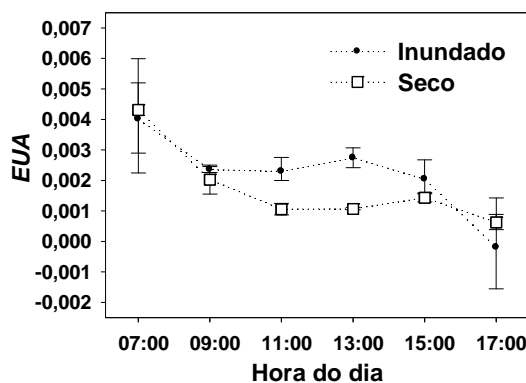


Figura 6. Comportamento diário da eficiência no uso de água (*EUA*) nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

4.3. ESTIMATIVA DO FLUXO DE ENERGIA DESTINADO À ETAPA FOTOQUÍMICA DA FOTOSSÍNTESE - F_v/F_m

Uma combinação de altas temperaturas, seca e alta radiação solar por longos períodos também podem afetar a fotossíntese, alterando quantidades das principais proteínas fotossintéticas. Tais efeitos podem ser vistos na redução nos valores apresentados pela razão F_v/F_m (SHARKEY, 2005). É ela que permite a determinação do rendimento quântico da fase fotoquímica da fotossíntese. Ela diferiu significativamente entre os períodos (Figura 7). No período inundado seu valor foi de 0,84 e no seco de 0,57, uma redução de 32% (Tabela 4), indicando que o déficit hídrico pode ter afetado o processo fotoquímico da fotossíntese. Haldimann et al. (2008) também encontrou significativa redução na razão F_v/F_m em planta de carvalho submetidas a altas temperaturas e déficit hídrico.

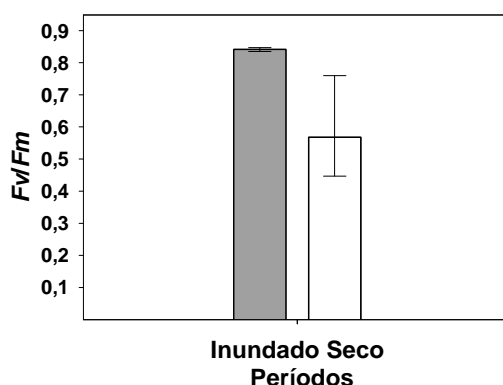


Figura 7. Comportamento sazonal do parâmetro Fv/Fm para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

Tabela 4. Fluorescência da clorofila *a* nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Parâmetro	Período Inundado		Período Seco	
Fv/Fm	0,842	L.S. = 0,847 L.I. = 0,835	0,568	L.S. = 0,760 L.I. = 0,447

Nota: os valores médios estão seguidos por seus respectivos limites superior (L.S.) e inferior (L.I.) obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

4.4. VARIÁVEIS DA CURVA A/C_c

Foi verificado aumento dos valores de Rd^* do período seco em comparação ao inundado e redução dos valores de $V_{c\max}$ e J_{\max} do período inundado para o seco e (Figura 8).

A análise de Rd^* , que é a estimativa da respiração no claro, foi de $1,49 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o período inundado e para o seco de $1,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, apresentando um pequeno acréscimo de 3,25%. A média de $V_{c\max}$ variou de 94,24 a $43,80 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, entre os períodos inundado e seco, respectivamente, evidenciando um decréscimo de 53,52%. A variável J_{\max} é representativa da taxa máxima de transporte de elétrons, e os valores encontrados para o período inundado e seco foram de 133,89 e $68,73 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, apresentando uma diminuição de 48,67% entre os períodos (Tabela 5).

A avaliação do comportamento dos parâmetros $V_{c\acute{m}ax}$ e $J_{m\acute{a}x}$ confirmam os dados obtidos na redução na taxa da fotossíntese líquida, indicando uma possível contribuição destas variáveis. A queda observada no período seco dos valores de $V_{c\acute{m}ax}$ sugere a ocorrência de redução na atividade da Rubisco, assim como em $J_{m\acute{a}x}$ indicando menor captura de energia para a atividade fotossintética.

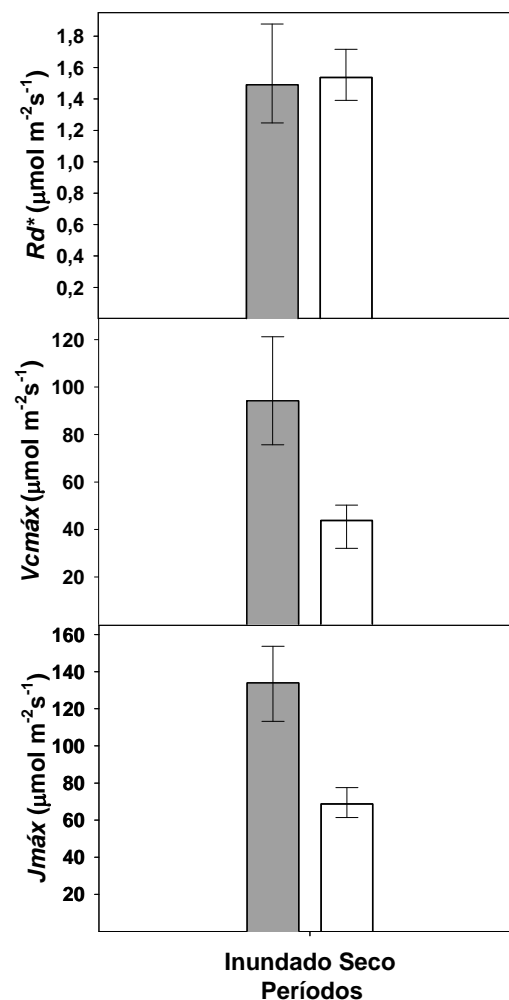


Figura 8. Comportamento sazonal das variáveis Rd^* , $J_{m\acute{a}x}$ e $V_{c\acute{m}ax}$ para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

Tabela 5. Variáveis da curva A/C_c nos períodos inundado e seco para indivíduos de *C. lanceolatum*.

Parâmetros ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Período Inundado		Período Seco	
Rd^*	1,49	L.S. = 1,88 L.I. = 1,25	1,54	L.S. = 1,72 L.I. = 1,39
$J_{m\acute{a}x}$	133,89	L.S. = 153,71 L.I. = 113,27	68,73	L.S. = 77,46 L.I. = 61,45
$V_{c\acute{m}a\acute{x}}$	94,24	L.S. = 121,17 L.I. = 75,72	43,80	L.S. = 50,30 L.I. = 32,07

Nota: os valores médios estão seguidos por seus respectivos limites superior (L.S.) e inferior (L.I.) obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

4.5. VARIACÃO SAZONAL DO TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

O desenvolvimento das plantas é regulado por fatores ambientais como quantidade de luz, de CO_2 , de água e pela temperatura do ambiente, sendo que o suprimento inadequado de um desses fatores pode acabar por limitar seu desenvolvimento (TAIZ e ZEIGER, 2004). Parâmetros morfológicos e fisiológicos são amplamente utilizados para avaliação da fisiologia de espécies arbóreas submetidas a diferentes níveis de sombreamentos, como a altura da planta, massa seca total, relação clorofila a/b , conteúdo de clorofila total e carotenoides (CHAVES e PAIVA, 2004).

Neste estudo, as folhas de *C. lanceolatum* apresentaram significativa redução no teor de todos os pigmentos fotossintéticos avaliados no período seco. A diminuição da concentração em base à área foliar foi de 50,2% para clorofila a , de 65,6% para clorofila b , 55,8% para clorofila $a + b$ e de 55,3% para carotenoides (Figura 9) e um acréscimo de 13,7% na razão entre a clorofila a/b (Figura 10). Na Tabela 6 encontram-se os valores obtidos dos teores dos pigmentos fotossintéticos em mg por cm^{-2} foliar, calculados a partir das equações propostas por Wellburn (1994), e a razão clorofila a/b nos períodos estudados.

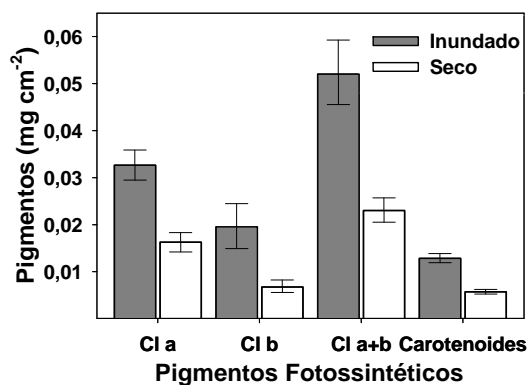


Figura 9. Concentração dos pigmentos fotossintéticos clorofila *a*, clorofila *b* clorofila *a* + *b* e carotenoides nos períodos inundado e seco em folhas de *C. lanceolatum*.

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

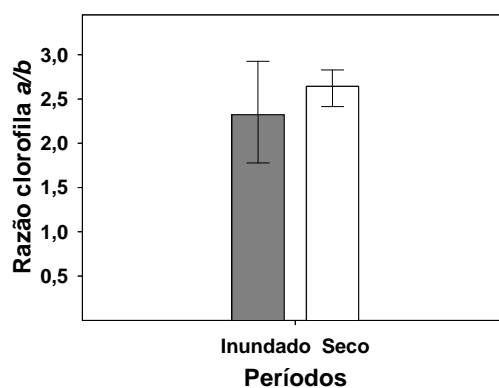


Figura 10. Razão entre clorofila *a/b* nos períodos inundado e seco em folhas de *C. lanceolatum*.

Nota: as médias estão acompanhadas de seus respectivos intervalos de confiança obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

Tabela 6. Concentração dos pigmentos fotossintéticos em folhas de *C. lanceolatum*.

Pigmentos	Período Inundado		Período Seco	
Clorofila <i>a</i>	0,033	L.S. = 0,036 L.I. = 0,029	0,016	L.S. = 0,018 L.I. = 0,014
Clorofila <i>b</i>	0,020	L.S. = 0,024 L.I. = 0,015	0,007	L.S. = 0,007 L.I. = 0,008
Razão clorofila <i>a/b</i>	2,324	L.S. = 0,604 L.I. = 0,546	2,642	L.S. = 0,185 L.I. = 0,228
Clorofila <i>a + b</i>	0,052	L.S. = 0,059 L.I. = 0,046	0,023	L.S. = 0,026 L.I. = 0,021
Carotenoides	0,013	L.S. = 0,014 L.I. = 0,012	0,006	L.S. = 0,006 L.I. = 0,005

Nota: os valores médios estão seguidos por seus respectivos limites superior (L.S.) e inferior (L.I.) obtidos por *bootstrap* com 1000 reamostragens.

Os valores encontrados para a razão entre a clorofila *a/b* ficaram próximos ao da razão descrita na literatura que é de 3:1 (VON ELBE, 2000), não sendo observadas diferenças significativas nas razões encontradas entre os períodos (Figura 10). Observou-se que foi mantida a razão entre a clorofila *a/b*, não sendo possível, portanto, atribuir essa a queda na concentração dos pigmentos a sazonalidade, visto que nesta avaliação não foi realizado um levantamento do aspecto fenológico das folhas, podendo ser esta redução apenas reflexo da senescência natural das folhas durante o período seco.

4.6. A LIMITAÇÃO DO POTENCIAL FOTOSSINTÉTICO DE *C. lanceolatum*

Pela análise do potencial fotossintético nos indivíduos de *C. lanceolatum*, verificou-se a taxa fotossintética líquida (*A*) foi menor na época seca, em comparação com a inundada, sugerindo que a planta não sofre estresse pelo excesso, mas sim pela escassez de água no período seco. Dados que fundamentaram essa condição foram a redução na condutância estomática (*g_s*) durante o período seco (Figura 4). Pesquisas realizadas por Baruch (1994) com gramíneas tropicais, também encontraram valores maiores da condutância estomática e na taxa transpiratória em condições de alagamento que em de seca.

Segundo De Mattos (2005), plantas submetidas ao alagamento podem estar sujeitas a estresse e danos à planta, que, em geral, variam com a frequência e com a sua duração. Outros fatores também podem influenciar nesses danos, como a altura da lâmina d'água, a temperatura da água e o tipo de sedimento. Esse excesso de água resulta em diminuição da difusão do oxigênio, necessário à respiração das raízes, causando hipoxia (baixa concentração de oxigênio) ou anoxia (ausência de oxigênio) no solo.

O estresse hídrico na planta ocorre quando a taxa de transpiração excede a de absorção e o transporte de água na planta, podendo afetar também a condutância estomática, acarretando em redução nas taxas de fotossíntese e de crescimento e queda da produção da parte aérea e de raízes (BLUM, 2009).

Uma alternativa para superação à deficiência de água é o fechamento estomático, uma vez que a resistência à difusão do vapor de água reduz a transpiração das plantas. Contudo, a persistência dessa situação acarretará em prejuízo à capacidade fotossintética, uma vez que o suprimento de CO_2 se tornará menor, o que refletirá, sobretudo, no rendimento da produção de biomassa (NOGUEIRA e SILVA, 2002; TAIZ e ZEIGER, 2004).

Observou-se que o comportamento da condutância estomática (g_s), e da taxa fotossintética líquida (A), diminuíram com a restrição hídrica imposta às plantas no período seco. O comportamento estomático possivelmente exerceu restrição sobre as trocas gasosas, podendo ser visto pela redução simultânea de A e de g_s .

Os parâmetros físicos temperatura do ar (T_{ar}) e o déficit de pressão de vapor (DPV) foram distintos entre os períodos e influenciaram diretamente no comportamento de g_s , fazendo diminuir a difusividade de vapor de água e CO_2 , levando a uma menor taxa de assimilação de carbono. Dados que sustentaram essa hipótese foi a redução no fluxo de elétrons e na taxa de carboxilação da Rubisco, evidenciando a redução na atividade fotossintética no período seco.

A avaliação sazonal da concentração dos pigmentos fotossintéticos nas folhas de *C. lanceolatum* revelou que, nas condições climatológicas enfrentadas pelas plantas no período de seca, ocorre uma significativa redução nos teores da clorofila a , da clorofila b , da clorofila $a + b$, e dos carotenoides, e um aumento na razão clorofila a/b se comparados ao período inundado.

4.7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Mais estudos precisam ser realizados para obter-se uma melhor compreensão sobre o desempenho fotossintético do *C. lanceolatum*. Novas pesquisas sobre o comportamento das variáveis do intercâmbio gasoso e das concentrações dos pigmentos fotossintéticos relacionadas às variáveis físicas precisam ser realizadas em um período onde a espécie não esteja enfrentando excesso ou déficit hídrico, isto é, condições distintas das que foram avaliadas neste estudo. Também para desvincular a sazonalidade de ontogenia foliar poderiam ser realizadas avaliações com folhas de idade fisiológica similar e com estresses por falta, por excesso e sem estresse hídrico. Dessa forma, poderá se compreender mais sobre os mecanismos que permitem que tal espécie possua uma elevada capacidade de colonização de novas áreas no Pantanal Mato-grossense.

5. CONCLUSÃO

O *C. lanceolatum* sofre estresse causado pela a deficiência hídrica durante o período de seca no Pantanal. Essa escassez de água limita a difusividade dos gases vapor d'água e CO₂ através da redução da condutância estomática, que por sua vez causa a redução da taxa transpiratória e da taxa fotossintética líquida. Encontrou-se maior correlação entre as variáveis físicas e as variáveis fisiológicas durante o período inundado, pois a temperatura do ar e o déficit de pressão de vapor foram as variáveis físicas que maior correlação com as variáveis fisiológicas. Observou-se também significativa redução na concentração dos pigmentos fotossintéticos, assim como na taxa de transporte de elétrons e na taxa de carboxilação da Rubisco durante o período seco.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARIEIRA, J.; CUNHA, C. N.; Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (*Vochysiaceae*), no Pantanal Norte, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 569-580, 2006.

BAKER, N. R.; Chlorophyll Fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 59, p. 89-113, 2008.

BARET, F.; HOULÈS, V.; GUÉRIF, M.; Quantification of plant stress using remote sensing observations and crop models: the case of nitrogen management. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, p. 869-880, 2007.

BARNES, J. D.; BALAGUER, L.; MANRIQUE, E.; ELVIRA, S.; DAVISON, A.W.; A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls *a* and *b* in lichens and higher plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 32, p. 85-100, 1992.

BARUCH, Z.; Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. II. Leaf water potential, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. **Plant and Soil**, v. 164, n. 1, p. 97-107, 1994.

BLACKBURN, G. A.; Hyperspectral remote sensing of plant pigments. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 4, p. 855-867, 2007.

BLUM, A.; Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, v. 112, p. 119-123, 2009.

CARVALHO, C. M.; LACERDA, C. F.; VIEIRA, M. R.; RODRIGUES, C. F.; AMÉRICO, J. G.; NEVES, A. L. R.; Comportamento ecofisiológico das culturas de milho e feijão-de-corda sob diferentes condições de cultivo. **Pesquisa Aplicada e Agrotecnologia**, v. 2, n. 2, 2009.

CHAVES, A. S.; PAIVA, H. N.; Influência de diferentes períodos de sombreamento sobre a qualidade de mudas de fedegoso (*Senna macranthera* (Collad). Irwin et Barn.). **Revista Scientia Forestalis**, v. 65, p. 22-29, 2004.

CHRISTIE, D.; Resampling with Excel. **Teaching Statistics**, v. 26, n.1, p. 9-14, 2004.

CIGANDA, V.; GITELSON, A.; SCHEPERS, J.; Vertical profile and temporal variation of chlorophyll in maize canopy: quantitative “crop vigor” indicator by means of reflectancebased techniques. **Agronomy Journal**, v. 100, p. 1409-1417, 2008.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A.; Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Revista Acta Amazonica**, v. 37, p. 229-234, 2007.

CUNHA, C. N.; JUNK, W. J.; LEITÃO-FILHO, H. F.; Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. **Journal Amazoniana**, v. 19, n. 3-4, p. 159-184, 2007.

D'AMBROSIO, N.; ARENA, C.; DE SANTO, A. V.; Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. **Environmental and Experimental Botany**, v. 55, p. 248-257, 2006.

DA SILVA, M. A. V.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; DE OLIVEIRA; A. F. M.; DOS SANTOS, V. F.; Resposta estomática e produção de matéria seca em plantas jovens de aroeira submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 32, n. 2, p.335-344, 2008.

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

DE MATTOS, J. L. S.; GOMIDE, J. A.; HUAMAN, C. A. M.; Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria* sob alagamento em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 3, p. 765-773, 2005.

DEMMIG-ADAMS, B.; Gilmore, A. M.; Adams, W. W. III.; In vivo functions of carotenoids in higher plants. **The FASEB Journal**, v. 10, p. 403-412, 1996.

DEMMING-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W.; Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 43, p. 599-626, 1992.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A.; Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 305-311, 2007.

ENG, D.; **On the application of photoacoustic absorption spectral data to the modeling of leaf optical properties**. Thesis. University of Waterloo. Ontario, Canada, 2007.

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

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

FONTANA, J. D.; MENDES, S. V.; PERSIKE, D. S.; PERACETTA, L. F.; PASSOS, M.; Carotenoides, Biotecnologia, **Ciência e Desenvolvimento**, v. 13, p. 40-45, 2000.

HALDIMANN, P.; FELLER, U.; Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens L.*) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, p. 1169-1183, 2004.

HALDIMANN, P.; GALLÉ, A.; FELLER, U.; Impact of an exceptionally hot dry summer on photosynthetic traits in oak (*Quercus pubescens*) leaves. **Tree Physiology**, v. 28, 2008.

HATFIELD, J. L.; GITELSON, A. A.; SCHEPERS, J. S.; WALTHALL, C. L.; Application of spectral remote sensing for agronomic decisions. **Agronomy Journal**, v. 100 (Supplement), p. 117-131, 2008.

HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H.; Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. P.; (Eds.) *Methods in comparative plant ecology*. London: Chapman & Hall, p. 148-152, 1993.

IFREMER, A. A.; REY, F.; Standard procedure for the determination of chlorophyll *a* by spectroscopic methods, In International Council for the Exploration of the Sea Conseil International pour l'Exploration de la Mer. Copenhagen K Denmark, March, 2000.

JADOSKI, S. O.; KLAR, A. E.; SALVADOR, E. D.; Relações hídricas e fisiológicas em plantas de Pimentão ao longo de um dia. **Ambiência - Revista do Centro de Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 1, n. 1, 2005.

JONG van LIER, Q.; METSELAAR, K.; van DAM, J.C.; JONG, R.; DUIJNISVELD, W. H. M.; Macroscopic root water uptake distribution using a matric flux potential approach. **Vadose Zone Journal**, v. 7, p. 1065-1078, 2008.

KUBIEN, D. S.; SAGE, R. F.; The temperature response of photosynthesis in tobacco with reduced amounts of Rubisco. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, p. 407-418, 2008.

LACERDA, C. F.; GOMES FILHO, E.; BEZERRA, M. A.; MARQUES, E. C.; A fisiologia vegetal e os desafios para produção de alimentos e bioenergia. **Fortaleza: UFC, Embrapa/CNPAT**, v. 1, 134 p. 2009.

LANDSBERG, J., SANDS, P.; **Physiological Ecology of Forest Production – Principles, Processes and Models**. Academic Press, San Diego, USA. 331 p. 2011.

LICHTENTHALER, H. K.; Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: COLOWICK, S.P.; KAPLAN, N.O. (Eds.) *Methods in Enzymology*, San Diego. Academic Press, v. 148, p. 350-382, 1987.

LONG, S. P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P. G.; Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, p. 633-662, 1994.

MACHADO, A. F. L.; FERREIRA, L. R.; SANTOS, L. D. T.; FERREIRA, F. A.; VIANA, R. G.; MACHADO, M. S.; FREITAS, F. C. L.; Eficiência fotossintética e uso da água em plantas de Eucalipto pulverizadas com Glyphosate. **Planta Daninha**, Viçosa-MG, v. 28, n. 2, p. 319-327, 2010.

MANter, D. K.; KERRIGAN, J.; *A/Ci* curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 408, 2004.

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

MESSINGER, S. M.; BUCKLEY, T. N.; MOTT, K. A.; Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO₂. **Plant Physiology**, v. 140, n. 2, p. 771-778, 2006.

MIAO, Z.; XU, M.; LATHROP JR, R. G.; WANG, Y.; Comparison of the *A-Cc* curve fitting methods in determining maximum ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration. **Revista Plant, Cell and Environment**, v. 32, p. 109-122, 2009.

MINOCHA, R.; MARTINEZ, G.; LYONS, B.; LONG, S.; Development of a standardized methodology for quantifying total chlorophyll and carotenoids from foliage of hardwood and conifer tree species. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 39, p. 849-861, 2009.

MOREIRA, L. M.; RODRIGUES, M. R.; OLIVEIRA, H. P. M.; LIMA, A.; SOARES, R. R. S.; BATISTELA, V. R.; GEROLA, A. P.; HIOKA, N.; SEVERINO, D.; BAPTISTA, M. S.; MACHADO, A. E. H.; Influência de

diferentes sistemas de solvente água-etanol sobre as propriedades físico-químicas e espectroscópicas dos compostos macrocíclicos feofitina e clorofila *a*. **Revista Química Nova**, v. 33, n. 2, p. 258-262, 2010.

NIINEMETS, U.; Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, p. 1052-1071, 2007.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA JUNIOR, J. F.; Resistência estomática, tensão de água no xilema e teor de clorofila em genótipos de gravioleira. **Revista Scientia Agrícola**, v. 58, n. 3, p. 491-495, 2001.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, E. C.; Comportamento estomático em plantas jovens de *Schinopsis brasiliensis* Engl. cultivadas sob estresse hídrico. **Iheringia, Série Botânica**, v. 57, n. 1, p. 31-38, 2002.

OKADA, K.; INOUE, Y.; SATOH, K.; KATOH, S.; Effects of light on degradation of chlorophyll and proteins during senescence of detached Rice leaves. **Plant Cell Physiology**, v. 33, n. 8, p. 1183-1191, 1992.

PASSOS, C. D.; PASSOS, E. E. M.; PRADO, C. H. B. A.; Comportamento sazonal do potencial hídrico e das trocas gasosas de quatro variedades de coqueiro-anão. **Revista Brasileira Fruticultura**, Jaboticabal - SP, v. 27, n. 2, p. 248-254, 2005.

PCBAP – Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai. Diagnóstico dos meios físico e biótico. Projeto Pantanal, Programa Nacional do Meio Ambiente. MMA/PNMA, Brasília, p. 433 1997.

PONS, T. L.; WELSCHEN, R. A. M.; Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. **Tree Physiology**, v. 23, p. 937-947, 2003.

PORRA, R. J.; The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*. **Photosynthesis Research**, v. 73, p. 149-156, 2002.

PORRA, R. J.; THOMPSON, W. A.; KRIDEMANN, P. E.; Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying

chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophylls standards by atomic absorption spectroscopy.

Biochimic et Biophysica Acta, Amsterdam, v. 975, p. 384-394, 1989.

POTT, A.; POTT, V. J.; Flora do Pantanal: listagem atual de fanerógamas. In: SIMPOSIO SOBRE RECURSOS NATURAIS E SÓCIO-ECONÔMICOS DO PANTANAL, nº 2, Corumbá – MS, 1996. Manejo e conservação: anais. Corumbá: Embrapa Pantanal, p. 297-325, 1999.

POTT, V. J.; POTT, A.; Plantas aquáticas do Pantanal. Brasília, Embrapa, p. 404, 2000.

PRADO, C. H. B. de A.; CASALI, C. A.; **Fisiologia Vegetal – Práticas em Relações Hídricas, Fotossíntese e Nutrição Mineral**. 2ª Edição, Editora Manole, São Paulo, 2006.

REDDY, A. R.; CHAITANYA, K. V.; VIVEKANANDAN, M.; Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1189-1202, 2004.

REICHARDT, K.; **A água em sistemas agrícolas**. São Paulo: Editora Manole, 188 p. 1987.

RITCHIE, R. J.; Universal chlorophyll equations for estimating chlorophylls *a*, *b*, *c*, and *d* and total chlorophylls in natural assemblages of photosynthetic organisms using acetone, methanol, or ethanol solvents. **Photosynthetica**, v. 46, n. 1, p. 115-126, 2008.

RODRÍGUEZ ORTÍZ, C. E.; **Avaliação fisiológica de plantas de Urucum (*Bixa orellana* L.)**. Tese, Universidade Federal de Viçosa – UFV, 2004.

RODRIGUEZ-AMAYA, D. B.; A Guide to Carotenoid Analysis in Food, OMNI Research, **ILSI Human Nutritional Institute**, Washington, 2001.

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

SCHREIBER, U.; BILGER.; NEUBAUER, C.; Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM (eds), **Ecophysiology of Photosynthesis, Springer-Verlag**, Heidelberg, p. 49-70, 1994.

SENIGE, M. O; WIEHE, A.; RYPPA, C.; Synthesis, reactivity and structure of chlorophylls. In: GRUMM, B.; PORRA, R. J.; RÜDGER, W.; SCHEER, H. (Eds.) Chlorophylls and Bacteriochlorophylls: biochemistry, biophysics, functions and applications. **Dordrecht: Springer Science**, p. 27-37, 2006.

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

SHARKEY, T. D.; Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species and thermotolerance provided by isoprene. **Plant Cell Environ**, v. 28, p. 269-277, 2005.

SILVA JÚNIOR, R. S.; MOURA, M. A. L.; MEIXNER, F. X.; KORMANN, R.; LYRA, R. F. F.; NASCIMENTO FILHO, M. F.; Estudo da concentração do CO₂ atmosférico em área de pastagem na região amazônica. **Revista Brasileira de Geofísica**, v. 22, n. 3, p. 259-270, 2005.

SMITH, K. M.; GOFF, D. A. e SIMPSON, D. J.; Synthesis of nickel (II) isobacteriochlorins from nickel (II) complexes of chlorophyll derivatives. **Journal American Chemical Society**, v. 107, p. 4954-4964, 1985.

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

STREIT, N. M.; CANTERLE, L. P.; CANTO, M. W.; HECKTHEUER, L. H.; As Clorofilas - The Chlorophylls. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, n. 3, p. 748-755, 2005.

TAIT, M. A.; HIK, D. S.; Is dimethylsulfoxide a reliable solvent for extracting chlorophyll under field conditions? **Photosynthesis Research**, v. 78, p. 87-91, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; **Fisiologia vegetal**. 3ª Edição, Artmed Editora S. A., Porto Alegre – RS, 2004.

VIEIRA, G.; **Gap dynamics in managed Amazonian forest: Structural and ecophysiological aspects**. 162f. Tese (Doutorado em Ecologia Tropical) - University of Oxford, Grã-Bretanha, 1996.

VON ELBE, J. H.; Colorantes. In: FENNEMA, O. W.; Química de los alimentos. 2ª ed. Zaragoza: Wisconsin – Madison. Cap. 10, p. 782-799, 2000.

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