

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

**CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA DE DUAS
ESPÉCIES INVASORAS DO PANTANAL E DO
CERRADO**

HIGO JOSÉ DALMAGRO

Orientador: **Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo**

Co-orientadora: **Profa Dra. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz**

Cuiabá, MT
Novembro de 2012

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

**CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA DE DUAS
ESPÉCIES INVASORAS DO PANTANAL E DO
CERRADO**

HIGO JOSÉ DALMAGRO

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

Orientador: **Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo**

Co-orientadora: **Profa Dra. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz**

Cuiabá, MT
Novembro de 2012

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

D148c Dalmagro, Higo José.
Capacidade fotossintética de duas espécies invasoras do Pantanal e do Cerrado / Higo José Dalmagro. -- 2012
77 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientadora: Francisco de Almeida Lobo.
Co-orientadora: Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2012.
Inclui bibliografia.

1. Plantas invasoras. 2. Inundação. 3. Cerrado. 4. Pantanal. I. Título.

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

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

DEDICATÓRIA

Aos meu pais Ademir e Maria do Carmo (*in memoriam*) pelo incentivo, oportunidade, educação e dedicação. A minha esposa e filhos, Tatiana, Enrico e Vittoria, pela compreensão, força e oportunidade sem as quais este trabalho não seria possível.

AGRADECIMENTOS

- Eu gostaria de começar agradecendo ao Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo e à Profa. Dra. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz pela orientação, dedicação e paciência durante esses quatro anos, agradeço pelas oportunidades, pela amizade e confiança, sei que além de serem meus orientadores são grandes amigos.
- Um grande obrigado ao prof. Dr. George Louis Vourlitis, por ter feito um trabalho difícil parecer fácil, além de uma profunda revisão dos capítulos.
- Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), por compartilharem sua sabedoria.
- Este trabalho também não teria sido possível sem as seguintes pessoas: Ândrea, Isabela, Mário, Renan. Obrigado a vocês por investirem seu tempo precioso nesta história e em mim. Estou mais agradecido do que sou capaz de dizer.
- Obrigado ainda ao Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso pelos equipamentos e apoio laboratorial. À 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 e à FAPEMAT, através do Programa de Apoio a Núcleos de Excelência (PRONEX), pelo apoio financeiro ao projeto de pesquisa processo n.823971/2009. Agradeço ainda o apoio logístico dado pelo PELD - Pesquisas Ecológicas de Longa Duração, ao prof. Eduardo Guimarães Couto, à Susana Souza dos Santos e ao SESC-Pantanal, especialmente aos guarda-parques (Tinho, Marujo, Pedro Paulo, Ágno).

- À Soilce e ao Cesário pela colaboração nos serviços da secretaria que nos auxiliou para o desenvolvimento deste trabalho e através deles agradeço a todos os funcionários da UFMT.
- Agradeço à banca examinadora pelos comentários pertinentes que muito contribuíram para melhorar este trabalho.
- Por último, um agradecimento especial ao Prof. Dr. José de Souza Nogueira que acreditou em mim desde a iniciação científica, auxiliando e incentivando durante toda minha jornada acadêmica.
- A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	i
LISTA DE TABELAS.....	v
LISTA DE ABREVIACES E SBOLOS	vi
RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	x
1 INTRODUO	1
1.1 PROBLEMTICA	1
1.2 JUSTIFICATIVA	2
1.3 OBJETIVOS E HIPTESES.....	3
2 REVISO BIBLIOGRFICA	4
2.1 BIOMAS: PANTANAL E CERRADO.....	4
2.2 PLANTAS INVASORAS.....	5
2.3 CURVA DE RESPOSTA FOTOSSINTTICA AO CO ₂	6
2.4 CURVA DE RESPOSTA FOTOSSINTTICA  LUZ	9
3 MATERIAL E MTODOS	11
3.1 LOCAIS DE ESTUDO	11
3.2 DESCRIO DAS ESPCIES	12
3.3 AVALIAO DO DESEMPENHO FOTOSSINTTICO DA <i>C. americana</i> E DA <i>V. divergens</i> NO PANTANAL.....	13
3.4 AVALIAO DO DESEMPENHO FOTOSSINTTICO DA <i>C. americana</i> E DA <i>V. divergens</i> NO PANTANAL E NO CERRADO	14
3.5 PARMETROS DE TROCAS GASOSAS	15
3.5.1 AJUSTE DAS CURVAS A/C_c E OBTENO DE VARIVEIS A PARTIR DESTAS CURVAS	15
3.5.2 AJUSTE DAS CURVAS $A/DFFA$ E OBTENO DE VARIVEIS A PARTIR DESTAS CURVAS	18
3.6 DETERMINAOES DA REA FOLIAR ESPECIFICA E DO TEOR DE NUTRIENTES NAS FOLHAS	19
3.7 ANLISES ESTATSTICAS.....	20
4 RESULTADOS.....	22

4.1 VARIÁVEIS MICROMETEOROLÓGICAS DURANTE O PERÍODO DE MEDIÇÃO.....	22
4.2 DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DA <i>C. americana</i> E DA <i>V. divergens</i> NO PANTANAL.....	23
4.2.1 VARIAÇÃO NA ESTRUTURA FOLIAR.....	23
4.2.2 VARIAÇÃO NOS PARÂMETROS DAS CURVAS A/C_c E NOS TEORES DE N E P DA FOLHA.....	25
4.2.3 Relações funcionais entre $V_{c_{max}}$, J_{max} , A , AFE , concentrações de N e P.....	32
4.3 DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DA <i>C. americana</i> E DA <i>V. divergens</i> EM CADA UM DOS BIOMAS, PANTANAL E CERRADO	34
4.3.1 VARIAÇÃO NAS CONCENTRAÇÕES DE N, P E NA AFE	34
4.3.2 VARIAÇÃO NOS PARÂMETROS DAS CURVAS $A/DFFA$ E NAS $EIUA$, $EIUN$ E $EIUP$	35
4.3.3 RELAÇÕES FUNCIONAIS ENTRE A_{max} , R_e , AFE E CONCENTRAÇÕES DE N E P.....	43
5 DISCUSSÃO	47
6 CONCLUSÃO	58
7 BIBLIOGRAFIAS CITADAS.....	59

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Mapa da localização dos sítios de estudo..... 5
- Figura 2** – Esquema dos processos que afetam a taxa fotossintética líquida a diferentes pressões parciais de CO₂ no cloroplasto..... 8
- Figura 3** - Esquema dos processos que afetam a taxa fotossintética líquida em diferentes níveis de densidade de fluxo fotossinteticamente ativo..... 10
- Figura 4** - Médias (\pm ES) da variação da temperatura do ar (A), déficit de pressão de vapor atmosférico (B), Saldo de radiação (C) para o Pantanal (círculos abertos, linha pontilhada) e Cerrado (círculos fechados, linha sólida); pluviosidade acumulada mensal (D) para Pantanal (barras sombreadas) e Cerrado (barras escuras) e nível de água acima da superfície (triângulos abertos, linha sólida) para o local de estudo durante maio de 2009 a abril de 2010. Dados micrometeorológicos foram obtidos a partir de uma torre micrometeorológica instalada a 500 m do local de estudo..... 23
- Figura 5** - Médias (\pm SE) da área foliar específica para folhas jovens (círculos fechados, linhas sólidas) e folhas velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painel superior) e *C. americana* (painel inferior) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécie (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 25
- Figura 6** - Médias (95% de intervalo de confiança) da resposta da fotossíntese da folha (A) versus a pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (C_c) para folhas de *V. divergens* (A, B) e *C. Americana* (C, D), durante o período inundado (A e C) e seco (B e D). Também são exibidas as funções dos modelos de Farquhar et al. (1980) para limitações de A pela Rubisco (linhas contínuas), RuBP (linhas pontilhadas) e TPU (linhas tracejadas). Além disso, constam a soma dos quadrados dos erros (SQE) do modelo e o número de dados amostrados por estação (n). 26
- Figura 7** - Médias (95% de intervalo de confiança) da resposta da fotossíntese da folha (A) versus a pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (C_c) para as folhas jovens (A e C) e velhas (B, D), para *V. divergens* (A, B) e *C. americana* (C, D). Também são exibidas as funções dos modelos de Farquhar et al. (1980) para limitações de A pela Rubisco (linhas contínuas), RuBP (linhas pontilhadas) e TPU (linhas tracejadas). Além disso, constam a soma dos quadrados dos erros (SQE) do modelo e o número de dados amostrados por estação (n)..... 27
- Figura 8** - Médias (\pm SE) da taxa de fotossíntese líquida (painéis da esquerda) e condutância estomática (painéis da direita) para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana*

(painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 29

Figura 9 - Médias (\pm SE) da velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (painéis da esquerda), da taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (painéis de meio) e da taxa de utilização da triose fosfato (painéis da direita) para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas) para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 30

Figura 10 - Médias (\pm SE) do ponto de compensação de CO₂ para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painel superior) e *C. americana* (painel inferior) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 31

Figura 11 - Médias (\pm SE) das concentrações de nitrogênio (painéis da esquerda) e fósforo (painéis da direita) para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 32

Figura 12 – Gráficos de dispersão de taxa máxima da atividade da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (J_{max}), taxa de fotossíntese (A), todas em base de massa, área foliar específica (AFE), teores foliares de P (P) e de N (N) para folhas jovens (símbolos fechados) e folhas velhas (símbolos abertos) de *V. divergens* (círculos) e *C. americana* (quadrados) durante o período de estudo, de maio de 2009 a abril de 2010. Linhas de regressão indicam tendências lineares significativas (ver Tabela 2 para detalhes)..... 34

Figura 13 - Médias (\pm ES) da concentração foliar de nitrogênio (painéis da esquerda), fósforo (painéis do meio) e área foliar específica (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechado, linhas sólidas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas) para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e biomas x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 35

Figura 14 - Resposta da taxa de fotossíntese líquida (A) versus densidade de fluxo fotossinteticamente ativo ($DFFA$) para folhas de *V. divergens* no Pantanal (círculos abertos) e no Cerrado (círculos fechados) durante todos os meses. Também são mostradas as curvas de resposta fotossintética à luz conforme o modelo descrito na equação 1 (ver Métodos) para Pantanal (linhas pontilhada) e o Cerrado (linhas fechadas), além do coeficiente de determinação (r^2) do modelo e do número de datas amostradas por mês (n)..... 36

Figura 15 – Resposta da taxa de fotossíntese líquida (A) versus densidade de fluxo fotossinteticamente ativo ($DFFA$) para folhas de *C. americana* no Pantanal (círculos abertos) e no Cerrado (círculos fechados) durante todos os meses. Também são mostradas as curvas de resposta fotossintética à luz conforme o modelo descrito na equação 1 (ver Métodos) para Pantanal (linhas pontilhada) e o Cerrado (linhas fechadas), além do coeficiente de determinação (r^2) do modelo e do número de datas amostradas por mês (n)..... 37

Figura 16 - Médias (\pm SE) da taxa de fotossíntese líquida (painéis da esquerda) e respiração no escuro (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechado, linhas sólidas) e Pantanal (círculos aberto, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 39

Figura 17 - Médias (\pm SE) da concentração interna de CO_2 (painéis da esquerda) e taxa máxima de condutância estomática em luz saturante (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechado, linhas sólidas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 vias (F-estatístico e graus de liberdade) para os biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 40

Figura 18 - Médias (\pm SE) do rendimento quântico aparente (painéis da esquerda) e ponto de compensação de luz (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechados, linhas sólidas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 41

Figura 19 - Gráficos de dispersão para ponto de compensação de luz (PCL) em função da respiração do escuro (R_e), para o Cerrado (círculos fechados, linhas contínuas) e Pantanal (círculos aberto, linhas pontilhadas), para folhas de *V. divergens* e *C. Americana* durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Linhas de regressão indicam tendências lineares significativas. 42

Figura 20 - Médias (\pm SE) da eficiência instantânea do uso da água (painéis da esquerda), eficiência instantânea do uso de fósforo (painéis do meio) e eficiência instantânea do uso de nitrogênio (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechados, linhas sólida) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatísticas e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 43

Figura 21 - Gráficos de dispersão para taxa máxima de fotossíntese (A_{max}), respiração do escuro (R_e), área foliar específica (AFE), teores de P (P) e N (N), ambos por base de massa, para o Cerrado (círculos fechados, linhas contínuas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para folhas de *V. divergens* durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Linhas de regressão indicam tendências lineares significativas. 44

Figura 22 - Gráficos de dispersão para taxa máxima de fotossíntese (A_{max}), respiração do escuro (R_e), área foliar específica (AFE), teores de P (P) e N (N), ambos por base de massa, para o Cerrado (círculos fechados, linhas contínuas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para folhas de *C. americana* durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. As linhas de regressão indicam tendências lineares significativas. 46

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Características dos locais de estudo: Pantanal (floresta inundada) e Cerrado (floresta não-inundada). 12
- Tabela 2** - Os parâmetros do modelo utilizados para ajustar as curvas A/C_c que descrevem as respostas da temperatura para a ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), os parâmetros cinéticos da enzima e condutância do mesófilo que são necessários para análise das curvas A/C_c para um intervalo de temperatura..... 18
- Tabela 3** - Resultados da análise de variância multivariada (MANOVA) para o efeito da espécie, idade foliar e tempo (meses) na taxa de fotossíntese líquida (A), na condutância estomática (g_s), na velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), na taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (J_{max}), na taxa de utilização de triose fosfato (TPU) e no ponto de compensação de CO_2 (I). São exibidos a probabilidade de erro tipo I (valor P), o F estatístico calculado usando o critério de Wilks, e o efeito associado e graus de liberdade do erro (efeito, erro df). 28
- Tabela 4** - Relações de regressão linear entre velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (J_{max}), taxa de fotossíntese (A), todos em base de massa, área foliar específica (AFE), e os teores de P (P) e de N (N) para *V. divergens* (Vg) e *C. americana* (Ca) com idades diferentes (folhas velhas - FV e folhas jovens - FJ) no Pantanal brasileiro. O ns indica relações que não são estatisticamente significativas ($p > 0,05$), portanto nenhuma inclinação ou intercepto é apresentada. 33
- Tabela 5** - Resultados da análise de variância multivariada (MANOVA) para *V. divergens* e *C. americana* às variações do bioma e do tempo (meses), na taxa máxima de fotossíntese em luz saturante (A_{max}), taxa de respiração no escuro (Re), rendimento quântico aparente (Φ), convexidade da curva (Θ), condutância estomática máxima em luz saturante (g_{smax}), concentrações internas de CO_2 (C_i), ponto de saturação de luz ($DFFA_{sat}$), ponto de compensação de luz (PCL), na eficiência instantânea do uso da água ($EIUA$), na eficiência instantânea do uso do nitrogênio (EIUN) na eficiência instantânea do uso do fósforo (EIUP). São exibidos a probabilidade de erro tipo I (valor p), o F estatístico calculado usando o critério de Wilks, e o efeito associado e graus de liberdade do erro (efeito, erro df)..... 38

LISTA DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS

- A - Taxa de fotossíntese líquida;
- A/C_c - Curvas de resposta fotossintética às variações da pressão parcial de CO_2 no cloroplasto;
- A_c - Taxas de limitação da fotossíntese pela Rubisco;
- AFE - Área foliar específica;
- A_j - Taxas de limitação da fotossíntese pela regeneração da RuBP;
- A_{max} - Taxa máxima de fotossíntese em luz saturante;
- A_p - Taxas de limitação da fotossíntese pelo uso da triose-fosfato;
- C_c - Pressão parcial de CO_2 no cloroplasto;
- C_i - Concentração de CO_2 no espaço intercelular;
- C_{i-tr} - Pontos de co-limitações entre A_c , A_j e A_p .
- $DFFA$ - Desnsidade de fluxo fotossinteticamente ativo;
- $DFFA_{sat}$ - Desnsidade de fluxo fotossinteticamente ativo saturante.
- DPV - Déficit de pressão de vapor atmosférico;
- $EIUA$ - eficiência instantânea do uso da água;
- $EIUN$ - eficiência instantânea do uso de Nitrogênio;
- $EIUP$ - eficiência instantânea do uso de fosforo;
- F - Idade da folha;
- FJ - Folhas jovens;
- FV - Folhas velhas;
- FvCB - modelo de Farquhar, von Caemmerer e Berry
- g_m - Condutância mesofilica;
- g_s - Condutância estomática;
- g_{smax} - Taxa máxima de condutância estomática em luz saturante;
- J - Taxa de transporte de elétrons;
- J_{max} - Taxa de transporte de elétrons em luz saturante;
- K_c - Coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o CO_2 ;

- K_o - Coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o O_2 ;
- N - Concentração foliar de nitrogênio;
- O - Pressão parcial de O_2 no cloroplasto;
- Θ - Convexidade da curva $A/DFFA$;
- P - Concentração foliar de fósforo;
- PCL - Ponto de compensação de luz;
- PPT - Pluviosidade acumulada mensal;
- R_d - Taxa de respiração no claro;
- R_e - Taxa de respiração no escuro;
- R_n - Saldo de radiação ;
- S - Espécie;
- T - Tempo;
- T_{ar} - Temperatura do ar;
- TPU - Taxa de utilização da triose-fosfato;
- V_{cmax} - Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco;
- α - Rendimento quântico de transporte de elétrons;
- Γ - Ponto de compensação de CO_2 ;
- Γ^* - Ponto de compensação de CO_2 , na ausência de respiração mitocondrial;
- Φ - Eficiência quântica aparente;

RESUMO

Dalmagro, H. J. **Capacidade fotossintética de duas espécies invasoras do pantanal e do cerrado**. Cuiabá, 2012, 77f. Tese (Doutorado em Física Ambiental) – Instituto de Física. Universidade Federal de Mato Grosso.

No sudoeste do Brasil encontra-se uma das maiores extensões úmidas do planeta conhecido como Pantanal. Sua posição geográfica o coloca em contato com diferentes tipos de vegetação circundante, dentre elas o Cerrado que ocupa grande parte da região central do Brasil. As alterações ocorridas nos últimos anos no Pantanal e no Cerrado sejam elas no clima, na hidrologia ou no uso e ocupação do solo têm contribuído para a invasão de plantas não desejáveis, dentre elas *Vochysia divergens*, uma espécie adaptada à inundação e que tem se expandido para o Cerrado. Em contrapartida, a espécie *Curatella americana*, nativa do Cerrado brasileiro, vem colonizando regiões mais baixas do Pantanal. Assim, houve o interesse em se avaliar a capacidade fotossintética de *V. divergens* e de *C. americana*, a fim de verificar possíveis adaptações fisiológicas que justifiquem o seu sucesso na colonização de novas áreas no Cerrado e no Pantanal, respectivamente. Diante disso, foram analisadas duas hipóteses: a) no Pantanal, a capacidade fotossintética da *C. americana* não poderia ser inferior à da *V. divergens*, e (b) as capacidades fotossintéticas tanto de *C. americana* quanto de *V. divergens* não apresentariam diferenças significativas entre os biomas. Para testar essas hipóteses, foram determinadas as respostas fotossintéticas à luz ($A/DFFA$) e ao CO_2 (A/C_c), as concentrações de nitrogênio (N) e fósforo (P) foliares e a área foliar específica (AFE) de ambas as espécies durante um ano, nos diferentes biomas. Confirmando a primeira hipótese, no Pantanal não houve diferenças significativas na taxa fotossintética entre as espécies. O desempenho fisiológico de ambas as espécies foi fortemente relacionado aos teores foliares de N e de P, mas a limitação por P pareceu ser mais importante do que a limitação por N para ambas as espécies nos dois biomas. Ambas as espécies apresentaram tolerância à inundação do ponto de vista da assimilação do CO_2 . Essa plasticidade fisiológica, especialmente para a *C.*

americana, pode ser uma característica fundamental para a sua capacidade de sobreviver e persistir no Pantanal. Ao contrário do que se supunha na segunda hipótese, verificaram-se reduções significativas na fotossíntese da *C. americana* no Pantanal em relação ao Cerrado, acompanhados da redução nos teores de N e P das folhas. A *C. americana* manteve ainda uma estratégia conservadora em relação ao uso da água, o que geralmente está associado a uma característica intrínseca de uma taxa de crescimento mais lento, podendo constituir um problema em anos com inundações mais prolongadas. Desta forma, o processo de colonização de novas áreas pela *C. americana* no Pantanal parece depender principalmente do pulso de inundação mais do que de suas adaptações fisiológicas, sendo beneficiada em anos mais secos. Já a *V. divergens*, como se esperava, não apresentou declínios na taxa de fotossíntese máxima no Cerrado. Esses indícios sugerem maior plasticidade fisiológica dessa espécie, a ponto de possibilitar uma expansão para ambientes mais secos.

Palavras-chave: Plantas invasoras, Inundação, Cerrado, *Curatella americana*, Pantanal, *Volchysia divergens*.

ABSTRACT

Dalmagro, H. J. **Photosynthetic capacity of two invasive species of wetland and cerrado.** Cuiabá, 2012, 77f. Thesis (Doctorate in Environmental Physics); Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso.

In southeast of Brazil there is one of the most extensive wetlands on the planet known as Pantanal. Its geographic location lets it in touch with different types of surrounding vegetation, in which the Cerrado that occupies large portion of the central Brazil. The changes occurred in the last few years in the Pantanal and in the Cerrado whether in climate, hydrology or land use and occupation have contributed to the invasion of undesirable plants, among them *Vochysia divergens*, a species adapted to flooding that has expanded to the Cerrado. In contrast, *Curatella Americana*, a native species of the Brazilian Cerrado, is colonizing the lower regions of the Pantanal. Thus, there was an interest in assessing photosynthetic capacity of *V. divergens* and *C. americana* in order to verify possible physiological adaptations that justify their success in colonizing new areas in the Cerrado and Pantanal, respectively. Thus, two hypothesis were made: a) in the Pantanal, the photosynthetic capacity of *C. americana* cannot be lower than that observed for *V. divergens*, and b) the photosynthetic capacity of both *V. divergens* and *C. americana* could not significantly differ between biomes. To test these hypotheses, it was measured the photosynthetic response to light ($A/PPFD$) and CO_2 (A/C_c), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations in the leaves, and specific leaf area (SLA) of both species during one year, in that different biomes. Confirming the first hypothesis, in the Pantanal it was found no significant differences in the photosynthesis rate between species. The physiological performance of both species was strongly related to N and P leaves content, but the limitation imposed by P appeared to be more important than that imposed by N for both species and biomes. Both species are tolerant to flooding from the point of view of CO_2 assimilation. This physiological plasticity, especially for *C. Americana*, can be a key feature for its ability to survive and persist in the Pantanal. Contrary of the second hypothesis, the results showed

significant declines in photosynthesis of *C. americana* in Pantanal in relation to Cerrado, accompanied by a reduction in the leaves N and P contents. *C. americana* also maintained a conservative strategy in relation to the water use, which usually is associated with an intrinsic feature of a slower growth rate, and may be a problem in years with longer periods of flooding. Thus, the *C. americana* colonizing process seems to depend mainly on the flooding pulse, rather than their physiological adaptations, being benefited in drier years. On the other hand, *V. divergens*, as expected, showed no decline in the maximum photosynthesis rate in the Cerrado. Such evidence suggests a greater physiological plasticity of this species, that allows an expansion into drier environments.

Keywords: Invasive plants, Flooding, Cerrado, *Curatella americana*, Pantanal, *Volchysia divergens*.

1 INTRODUÇÃO

Na porção central do continente sul-americano as vegetações do Cerrado e do Pantanal coexistem em um mosaico, onde se intercalam formações savânicas, lenhosas, campestres, florestais e aquáticas. A transição entre Cerrado e Pantanal é marcada não somente pela diferenciação no regime hídrico, sobretudo no tocante aos pulsos de inundação pantaneiros, mas também nas espécies arbóreas, as quais se distinguem na tolerância ao fogo e à inundação, nos padrões de alocação de nutrientes, estatura e nas exigências para o estabelecimento das plântulas. Assim, as fronteiras desses ecossistemas modificam-se em resposta às alterações climáticas e antrópicas, especialmente a ação do fogo, de modo que a distribuição da vegetação não é homogênea e não se encontra sempre em equilíbrio.

1.1 PROBLEMÁTICA

As alterações que tem ocorrido nos últimos anos em ambos os biomas (Pantanal e Cerrado), sejam elas no clima, na hidrologia ou no uso e ocupação do solo, em virtude do aumento populacional, da expansão da agricultura e da pecuária na região, com perturbações como incêndios ou ainda por eventos casuais, como variação interanual em inundações sazonais, afetam a história ecológica e evolutiva dos organismos. Essas alterações atuam como força seletiva para as características e o conjunto de espécies que estarão presentes em determinado habitat. Assim, a intensidade e frequência dos distúrbios naturais e antrópicos podem produzir ambientes favoráveis para a disseminação de plantas mais agressivas, consideradas invasoras.

A invasão de *Vochysia divergens* Pohl (vulgarmente conhecida como Cambará) no Pantanal brasileiro é um exemplo bem documentado de uma espécie que tem colonizado rapidamente áreas intermediárias e mais altas de campos naturais e manejados, nos últimos 40 anos, formando extensas florestas monodominantes (JUNK et al., 2006). Outro exemplo é a invasão da *Curatella americana* (árvore típica do Cerrado conhecida como Lixeira), que parece ser favorecida pela menor influência das cheias em campos nativos, o que vem aumentando desde meados da década de 1990, permitindo que esta espécie avance por áreas mais baixas do mesorelevo em anos secos.

As mudanças na estrutura da vegetação do Pantanal causam impactos econômicos, como, por exemplo, a redução de campos naturais de pastagens repercutindo diretamente na produtividade pecuária, além de impactos ecológicos, tais como a diminuição da diversidade de plantas (SANTOS et al., 2006).

1.2 JUSTIFICATIVA

Diversos estudos têm priorizado as dinâmicas de população e comunidades (JUNK & DA CUNHA, 2005; ARIERA & DA CUNHA, 2006; JUNK et al., 2006; DA CUNHA et al., 2007). Contudo, a questão é que pouco se conhece a respeito dos aspectos ecofisiológicos da invasão da *V. divergens* e da *C. americana*. É de fundamental importância o conhecimento desses aspectos, principalmente quando se comparam biomas divergentes como o Pantanal e o Cerrado, para melhor compreensão de como as espécies lidam com os diferentes filtros e variações ambientais. Assim, compreendendo como o desempenho fisiológico é afetado, pode-se contribuir para a elucidação de possíveis mecanismos para a sobrevivência em condições ambientais potencialmente desfavoráveis.

Para quantificar as influências ambientais e genéticas sobre a produtividade das plantas, tem-se utilizado com sucesso a medição dos parâmetros biofísicos e bioquímicos das trocas gasosas (SHARKEY et al., 2007). Embora ainda se debate sobre a relação entre fotossíntese e crescimento das plantas (ver, por exemplo RHODENBAUGH & PALLARDY, 1993; SINCLAIR et al., 2004), há evidências consideráveis de que variações na capacidade fotossintética podem afetar

diretamente a produção de biomassa (LONG et al., 2006; von CAEMMERER & EVANS, 2010).

1.3 OBJETIVOS E HIPÓTESES

O objetivo do presente trabalho foi avaliar a capacidade fotossintética de *V. divergens* e de *C. americana*, a fim de verificar possíveis adaptações fisiológicas que justifiquem o sucesso da colonização de novas áreas por essas espécies no Cerrado e no Pantanal, respectivamente.

Para atender ao objetivo geral, os objetivos específicos foram: (a) verificar o efeito das mudanças sazonais que ocorrem no ciclo de um ano no Pantanal sobre a capacidade fotossintética das espécies, para verificar se o padrão de resposta de ambas é similar, e (b) para cada uma das espécies, comparar a capacidade fotossintética observada no Pantanal e no Cerrado, a fim de verificar se elas permanecem inalteradas.

As hipóteses testadas neste trabalho foram as seguintes: (a) a capacidade fotossintética das espécies que se encontram colonizando novos biomas não pode ser inferior à daquelas espécies que já se encontram bem estabelecidas no local, assim, supõe-se que no Pantanal, a capacidade fotossintética da *C. americana* não poderia ser inferior à da *V. divergens*, e (b) a capacidade fotossintética das espécies que se encontram colonizando novos biomas não pode ser inferior àquela que se verifica em seu bioma natural, assim, tanto para *C. americana* quanto para *V. divergens*, seria esperado que suas capacidades fotossintéticas não diferissem entre os biomas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 BIOMAS: PANTANAL E CERRADO

No oeste do Brasil encontra-se uma das maiores extensões úmidas contínuas do planeta (JUNK & DA CUNHA, 2005), conhecida localmente como “Pantanal”. A região apresenta caracteristicamente um pulso de inundação, com níveis de enchente, cheia, vazante e seca, que altera a paisagem e a ecologia do ambiente sazonalmente (SILVA, 2000). Sua posição geográfica estratégica (Figura 1) coloca o Pantanal em contato com diferentes tipos de vegetação circundante, ressaltando-se a predominância do bioma savana (SILVA et al., 2000; SANTOS et al., 2006). A transição entre Pantanal e savana é bastante dinâmica, sendo determinada pela umidade do solo (SANTOS et al., 2006). As savanas, localmente denominadas de “Cerrado”, ocupam a região central do Brasil (Figura 1), constituindo a segunda formação de plantas mais extensa da América do Sul (EITEN, 1972). Como outras savanas neotropicais, o Cerrado é caracterizado por precipitação fortemente sazonal tendo cinco meses com eventos de poucas chuvas, associada à alta temperatura do ar durante o período diurno (FRANCO, 2005).

Ambos os biomas apresentam condições potencialmente estressantes às plantas. No caso do Cerrado, a combinação de maior demanda por evaporação e baixa precipitação durante a estação seca, aliada a condições de solos pobres e ácidos torna o ambiente potencialmente estressante para as plantas vasculares (FRANCO, 2005; BUCCI et al., 2008). Já no Pantanal, durante a estação chuvosa grandes extensões de planície são recobertas pela água e as plantas para sobreviverem dependem de uma série de adaptações ecofisiológicas e morfo-anatômicas que permitam suportar essas condições de estresse (FERNÁNDEZ, 2006).

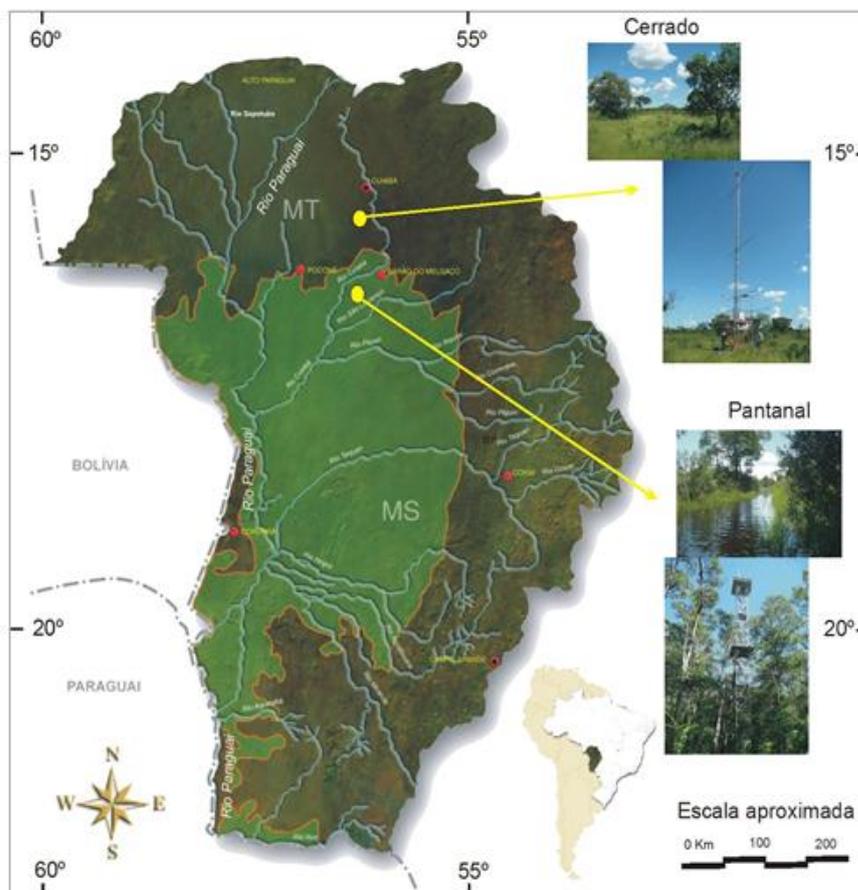


Figura 1- Mapa da localização dos sítios de estudo.

Fonte: <http://planetapantanal.com> - acessado em 18 de agosto de 2012 e as fotos ao lado foram tiradas por M. Biudes (Pantanal) e H.J. Dalmagro (Cerrado).

2.2 PLANTAS INVASORAS

Neste trabalho, o termo “plantas invasoras” é utilizado de acordo com a definição de “invasibilidade” descrita por Lavorel et al. (1999) e Kohli et al. (2009), que num sentido mais amplo é o grau no qual uma comunidade está susceptível ao estabelecimento de espécies externas, sejam estas nativas ou exóticas.

Geralmente, espécies invasoras apresentam idade reprodutiva precoce, alta eficiência no uso de recursos e alta taxa de crescimento populacional (ARCHER, 1990; REJMANEK & RICHARDSON, 1996; MACK et al., 2000; FUNK, 2008; OSUNKOYA et al., 2010). Em particular, as características associadas com a maximização de ganho carbono, tais como alta produção de área foliar, fotossíntese máxima e área foliar específica, parecem estar positivamente correlacionadas com o desempenho invasivo (FUNK, 2008). A alta plasticidade fenotípica e fisiológica

constitui uma característica que permite às espécies invasoras expandir a sua distribuição em áreas com disponibilidade de recursos substancialmente diferentes. Por exemplo, plantas invasoras de áreas inundadas sazonalmente devem ser capazes de tolerar longos períodos de hipoxia e/ou anoxia (ARMSTRONG et al., 1994, MAURENZA et al., 2009) e altas concentrações de produtos tóxicos (McKEE & McKEVLIN, 1993; JACKSON & COLMER, 2005) para serem bem-sucedidas (FERNÁNDEZ, 2006). Em contrapartida, espécies adaptadas a regiões úmidas invadindo áreas secas, para terem êxito, devem tolerar secas periódicas e apresentar flexibilidade na morfologia do sistema radicular para exploração de reservas profundas de água (SALA et al., 1996; LITE & STROMBERG, 2005).

2.3 CURVA DE RESPOSTA FOTOSSINTÉTICA AO CO₂

A taxa de assimilação fotossintética é determinada pela oferta e demanda de CO₂ (LAMBERS et al., 2008). O fornecimento de CO₂ para o cloroplasto é governado pela difusão nas fases gasosa e líquida e pode ser limitado em vários pontos da via, desde o ar que circunda a folha até o local da carboxilação dentro da folha (AALTO & JUUROLA, 2002). A demanda de CO₂ é determinada pela taxa de transformação do CO₂ no cloroplasto, a qual é regulada pelo aparato bioquímico, que por sua vez é dependente de fatores ambientais.

A resposta da assimilação líquida de CO₂ (A) em função da pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (C_c) é referida como a curva A/C_c e é a principal ferramenta para analisar a demanda por CO₂ e a partição das limitações impostas pela oferta e procura (WARREN, 2007, FLEXAS et al., 2008) (Figura 2). O método mais utilizado para a compreensão de como a fotossíntese de plantas C₃ responde às perturbações é o modelo de fotossíntese de Farquhar, von Caemmerer & Berry (FvCB) (1980).

Com o aumento de CO₂, não há assimilação líquida positiva de CO₂, até que a sua produção na respiração e na fotorrespiração seja completamente compensada pela sua fixação na fotossíntese. A concentração de CO₂ em que isto é atingido é o ponto de compensação de CO₂ (I). Em plantas C₃ isto é principalmente determinado pelas propriedades cinéticas de Rubisco (LAMBERS et al., 2008).

Três regiões da curva A/C_c acima do ponto de compensação de CO_2 podem ser distinguidas através do modelo FvCB (von CAEMMERER, 2000; DUBOIS et al., 2007). Nesse modelo as reações bioquímicas da fotossíntese são consideradas em um dos três diferentes estados estacionários (SHARKEY et al., 2007; MIAO et al., 2009; SU et al., 2009). No primeiro estado, a taxa de fotossíntese líquida pode ser prevista pelas propriedades da ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), assumindo uma fonte de saturação de substrato, ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP). Este estado é chamado de fase de limitação da fotossíntese pela Rubisco (A_c) (Figura 2) e normalmente ocorre quando a concentração de CO_2 é baixa. Nesta parte da curva A/C_c e sob luz saturante, o declive inicial expressa a capacidade de carboxilação máxima da Rubisco (SHARKEY et al., 2007; LAMBERS et al., 2008).

No segundo estado, as taxas de fotossíntese líquida são previstas supondo que a taxa de regeneração de RuBP está limitada e assim RuBP é usada em uma taxa constante, o que é chamado de fase de limitação da fotossíntese pela regeneração da RuBP (A_j) (Figura 2). Esta condição acontece a mais alta concentração de CO_2 . A fase de limitação da fotossíntese pela regeneração da RuBP, por sua vez, depende da atividade do ciclo de Calvin, que em última análise, depende da taxa a que ATP e NADPH que são produzidos na etapa fotoquímica da fotossíntese; nesta região, a fotossíntese é limitada pela taxa de transporte de elétrons (LAMBERS et al., 2008). Mesmo a uma C_c elevada, na região onde a taxa de transporte de elétrons já não aumenta com o aumento C_c , a taxa de assimilação líquida de CO_2 continua a aumentar ligeiramente, porque a reação de oxigenação de Rubisco é cada vez mais suprimida com o aumento da concentração de CO_2 , em favor da reação de carboxilação (SHARKEY et al., 2007).

O terceiro estado ocorre quando as reações da etapa bioquímica da fotossíntese produzem trioses fosfatadas em quantidade superior à capacidade de troca por fosfato (P_i) no cloroplasto é chamado de fase de limitação pelo uso das trioses fosfato (A_p) (Figura 2) (SAGE, 1994; von CAEMMERER, 2000). Nesta condição, a fotossíntese líquida não responde ao aumento de CO_2 , nem é inibida pelo aumento da concentração de oxigênio (SHARKEY, 1985).

Normalmente, as plantas operam a uma C_c na qual o CO_2 e o transporte elétrons co-limitam a taxa de assimilação de CO_2 (é o ponto onde a limitação pela

Rubisco na saturação de RuBP e a parte limitada pela regeneração da RuBP da curva A/C_c se intersectam (C_{c-tr}), o que segundo Lambers et al. (2008) é o ponto onde as plantas utilizam eficazmente todos os componentes da luz e das reações da etapa bioquímica da fotossíntese. Alguns estudos têm apontado que o ponto de co-limitações (C_{i-tr}) varia muito entre as espécies de plantas (MANTER & KERRIGAN, 2004; DUBOIS et al., 2007; ZENG et al., 2010) e consideram esse ponto importantíssimo para uma correta estimativa dos parâmetros das curvas A/C_c .

Como cada um destes três estados ocorrem diferentes respostas da taxa fotossintética líquida com o aumento na concentração de CO_2 , a modelagem auxilia aos investigadores na determinação das capacidades bioquímicas subjacentes à fotossíntese e no entendimento de como os fatores internos e externos afetam os componentes da fotossíntese (SHARKEY et al., 2007).

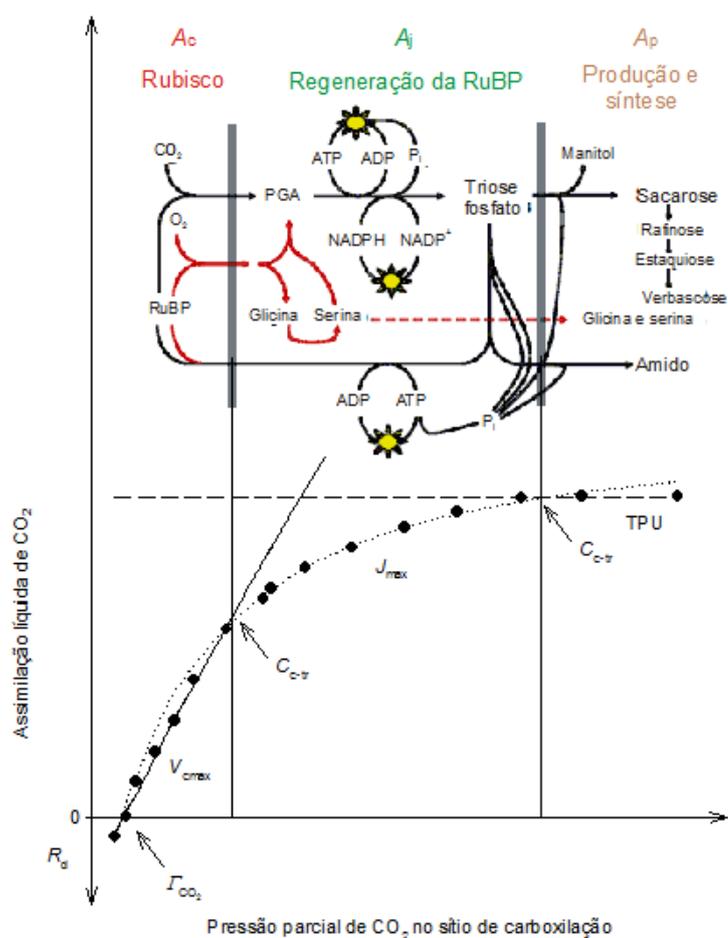


Figura 2 – Esquema dos processos que afetam a taxa fotossintética líquida a diferentes pressões parciais de CO_2 no cloroplasto.

Fonte: Imagem adaptada de SHARKEY et al. (2007).

2.4 CURVA DE RESPOSTA FOTOSSINTÉTICA À LUZ

O estado estacionário da taxa de assimilação de CO_2 aumenta assintoticamente com aumento da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo ($DFFA$) (LAMBERS et al., 2008). Curvas de resposta fotossintética à luz são frequentemente medidas e podem ser descritas com precisão por meio de equações empíricas simplificadas e com base na bioquímica da fotossíntese foliar (FARQUAR et al., 1980; OGREN & EVANS, 1993). A equação que melhor descreve as curvas de resposta à luz é a hipérbole não retangular (OGREN & EVANS, 1993), que é constituída de três partes distintas (SENDALL, 2009) (Figura 3). A primeira é a porção linear, em que abaixo do ponto de compensação de luz – PCL ($A = 0$), não existe luz suficiente para compensar a perda respiratória de carbono devido à fotorrespiração e à respiração no escuro, porém à medida que a intensidade de luz aumenta, a limitação passa a ser da etapa bioquímica (atividade da Rubisco e outras enzimas da fotossíntese). Nessa parte da hipérbole, o declive inicial da curva $A/DFFA$, descreve a eficiência com a qual a luz é utilizada na fixação do carbono, e a absorvância da folha determina o rendimento quântico; este declive inicial é chamado rendimento quântico aparente (Φ). A segunda parte da curva é a porção não-linear acima do declive inicial, mas abaixo da saturação de luz, que é denominada zona de convexidade da curva (θ) (RABINOWICH, 1951). A terceira porção da curva é a região de altos níveis de $DFFA$ onde a fotossíntese torna-se saturada pela luz (A_{\max}), e é limitada pela taxa de carboxilação, que é regida pela combinação de difusão de CO_2 para a folha e capacidade de carboxilação.

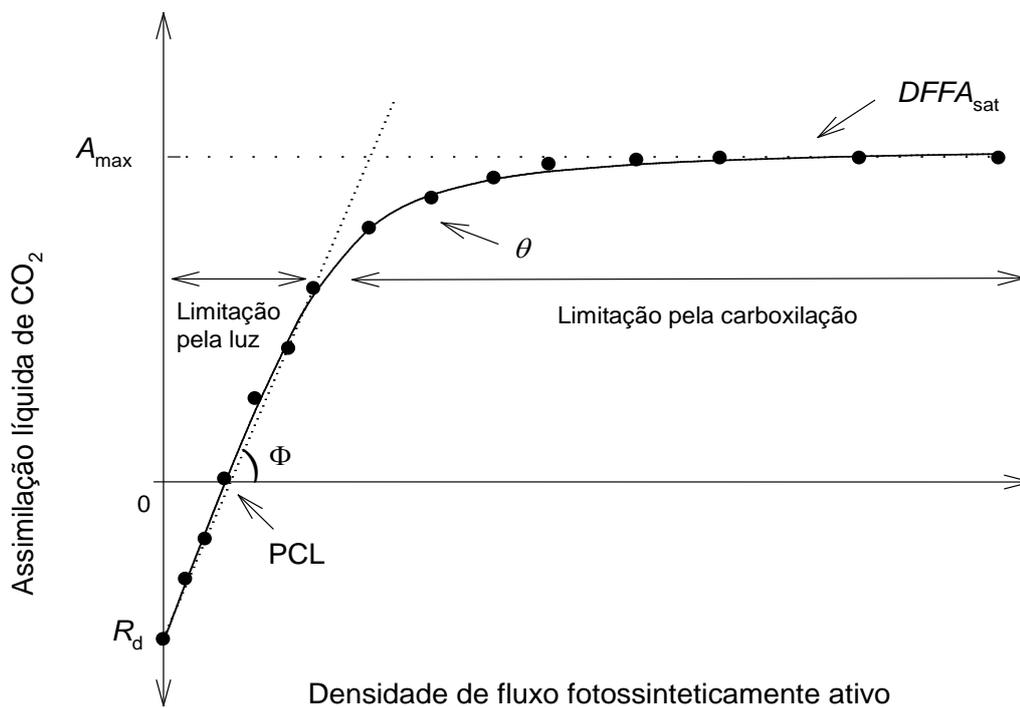


Figura 3 - Esquema dos processos que afetam a taxa fotossintética líquida em diferentes níveis de densidade de fluxo fotossinteticamente ativo.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAIS DE ESTUDO

O estudo foi realizado entre maio de 2009 e abril de 2010 em dois diferentes biomas que se encontram no estado de Mato Grosso, Brasil. O primeiro local de estudo está situado em uma reserva natural protegida, Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Serviço Social do Comércio (SESC)-Pantanal, a 111 m de altitude (16°39' S, 56°47' W) e é referido aqui como Pantanal. Este local tem como característica uma área de transição de vegetação mista entre floresta monodominante e pastagem natural que está sofrendo um processo de invasão por *V. divergens* (VOURLITIS, 2011). A topografia da várzea é praticamente plana, causando grandes inundações durante a estação chuvosa (DA CUNHA E JUNK, 2001), que normalmente ocorre entre dezembro e maio, com níveis de água variando entre 1-2 m de profundidade (DA CUNHA E JUNK, 2004). Durante a estação seca pode não haver precipitação mensurável e os recuos do nível de água ficam abaixo da superfície do solo. O segundo local é um fragmento de reserva de propriedade particular (Fazenda Miranda), a 182 m de altitude (15°43' S; 56°04' W) e é referido aqui como Cerrado. O local é característico de Cerrado *stricto sensu* composto por uma floresta seca que não sofre processo de alagamento (Figura 1). As características dos locais de estudos para cada local estão resumidas na Tabela 1.

Tabela 1. Características dos locais de estudo: Pantanal (floresta inundada) e Cerrado (floresta não-inundada).

Características	Unidades	Ecossistemas	
		Cerrado	Pantanal
pH		5.7	4.7 †
Índice de área foliar	m ² /m ²	3.4	3.5 †
Material orgânico no solo	g/dm ³	18.7	10.3 †
Nitrogênio total no solo	g/Kg	0.8	-
Fósforo total no solo	mg/dm ³	3.5	2.8 †
Tipo de solo		Litólicos distróficos§	Gleyic Solonetz‡
Precipitação anual	mm	1491	1608
Média anual da temperatura	°C	26.13	26.71
Média anual da umidade relativa	%	72.43	76.23
Média anual do déficit pressão de vapor	KPa	1.10	0.92

Fonte dos dados: †Vourlitis, 2011. ‡Zeilhofer, 2006. §Antunes Júnior, 2011.

3.2 DESCRIÇÃO DAS ESPÉCIES

A *C. americana* (Dilleniaceae) é uma espécie de árvore de fenologia semi-decídua, característica de terrenos secos do Cerrado brasileiro, que atinge 6-10 m de altura (MEDINA & FRANCISCO, 1994), suas folhas são altamente onduladas e coriáceas (LORENZI, 2002) e têm uma duração de 7-8 meses. As folhas novas são produzidas aproximadamente no primeiro mês da estação seca, geralmente em julho, e entre julho-outubro as duas coortes de folha estão presentes ao mesmo tempo, uma com cerca de 7-8 meses de idade, que se desenvolveu durante a temporada anterior (referido aqui como folhas "velhas"), e a que se desenvolveu durante a temporada atual (referido aqui como folhas "jovens"). Esta espécie está colonizando rapidamente áreas que nos últimos anos a duração da inundação foi menor no Pantanal.

A *V. divergens* (Vochysiaceae) é uma planta perenifólia, pioneira, nativa da Bacia Amazônica. Suas árvores podem atingir de 25-28 m de altura e suas folhas são brilhosas e de cor verde-escuro (POTT & POTT, 1994). As folhas são produzidas durante todo o ano, mas com uma fase proeminente no final do período de enchente

(aproximadamente março-maio). De forma semelhante à *C. americana*, é possível identificar duas coortes de folhas durante a estação seca, sendo que uma se desenvolveu durante o ano anterior (folhas “velhas”) e outra se desenvolveu durante o ano em curso (folhas “jovens”). Ocorre com grande frequência e de maneira bastante contínua nas matas ciliares do Pantanal Mato-Grossense e do rio Araguaia, preferencialmente em áreas abertas de terrenos aluviais inundáveis, onde chegam a crescer e reproduzir-se com tanto vigor, formando populações monodominantes chamadas de “cambarazais” (LORENZI, 2002).

3.3 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DA *C. americana* E DA *V. divergens* NO PANTANAL

Para atender ao primeiro objetivo específico e testar a primeira hipótese do trabalho, foram realizadas medições do intercâmbio gasoso para a construção de curvas de resposta da fotossíntese líquida ao CO₂ (curva A/C_c) nas duas espécies no Pantanal (item 3.5.1).

Das curvas A/C_c foram obtidos os parâmetros velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa de transporte de elétrons em luz saturante (J_{max}), taxa de utilização das trioses-fosfato (TPU), ponto de compensação de CO₂ (I) e, além disso, a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática (g_s) obtidas para a concentração de CO₂ atmosférico de 400 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}$.

Em ambas as espécies, as curvas A/C_c foram determinadas mensalmente e em folhas jovens e velhas, quando presentes. Definiu-se como folha jovem a primeira, completamente expandida, de coloração verde-escura, que estava mais próximo do ápice caulinar. Enquanto as folhas velhas eram aquelas que estavam pelo menos, quatro pares de folhas abaixo do ápice da haste, de consistência mais rígida, em textura com uma mistura de verde-escuro, amarelo e manchas marrons.

Após as medições de intercâmbio gasoso, as folhas foram retiradas das plantas para a determinação de suas áreas foliares específicas (AFE) e dos teores de N e P (item 3.6).

3.4 AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DA *C. americana* E DA *V. divergens* NO PANTANAL E NO CERRADO

Para atender ao segundo objetivo específico e testar a segunda hipótese do trabalho, foram realizadas medições do intercâmbio gasoso para a construção de curvas de resposta da fotossíntese líquida à luz (curva $A/DFFA$) nas duas espécies no Pantanal e no Cerrado (item 3.5.2).

As curvas $A/DFFA$ foram realizadas mensalmente para ambas as espécies em ambos os biomas e empregando-se só as folhas jovens, só as folhas velhas, ou a média entre elas, dependendo se presentes ou ausentes no mês de medição.

Das curvas $A/DFFA$ foram obtidos os parâmetros eficiência quântica aparente (Φ), taxa máxima de fotossíntese bruta em luz saturante (A_{\max}), taxa de respiração no escuro (R_e) e a convexidade da curva (Θ) e, a partir das mesmas curva, determinados o ponto de compensação de luz (PCL), a densidade de fluxo fotossinteticamente ativo saturante ($DFFA_{\text{sat}}$), a taxa máxima de condutância estomática em luz saturante (g_{smax}) e a concentração de CO_2 no espaço intercelular na luz de saturação (C_i).

O PCL foi calculado isolando-se esse parâmetro na curva $A/DFFA$ e calculando-se o valor da $DFFA$ para A igual a zero. A $DFFA_{\text{sat}}$ foi calculada isolando-se essa variável da curva $A/DFFA$ para A igual a 90% de $A_{\max} - R_e$. A g_{smax} foi estimada a partir da análise visual do gráfico da curva $A/DFFA$, observando-se o momento inicial em que A tendia a se estabilizar na condição de quase platô, identificando-se o valor da condutância estimada pelo LI-6400 do ponto mais próximo. A C_i foi tomada exatamente para aquele ponto em que g_{smax} foi determinada.

Após as medições de intercâmbio gasoso, as folhas foram retiradas das plantas para a determinação de suas áreas foliares específicas (AFE) e dos teores de N e P (item 3.6).

A partir dos valores de A_{\max} e g_{smax} foi calculada a eficiência intrínseca no uso de água ($EIUA$), como sendo a fração entre ambas as variáveis, respectivamente (LAMBERS et al., 2008). De igual forma, a partir dos valores de A_{\max} e dos teores de N e P nas folhas, foram calculadas as eficiências fotossintéticas no uso de N ($EIUN$)

e no uso de P (*EIUP*) como sendo as frações entre A_{\max} e N e A_{\max} e P, respectivamente (Guan & Wen, 2011; He et al., 2011).

3.5 PARÂMETROS DE TROCAS GASOSAS

Foram escolhidas aleatoriamente cinco plantas de *C. americana* e de *V. divergens* que mediam 3-5 m de altura, de aparência saudável, expostas ao sol, e que estavam distribuídas em uma área de aproximadamente 0,5 ha em ambos os locais de estudo. Quando possível, foram medidas as taxas de trocas gasosas em folhas jovens e velhas, de ambas as espécies, porque o desempenho fisiológico é reconhecidamente afetado pela ontogenia foliar (KITAJIMA et al., 2002).

Durante o período de inundação no Pantanal (dezembro a maio) o acesso às plantas era feito por barco, isso porque a profundidade local era de 1,2 m.

As curvas A/C_c e curvas $A/DFFA$ foram medidas mensalmente para cada espécie e nos diferentes biomas (exceção dos meses de agosto e novembro por motivos instrumentais), utilizando um modelo de medição portátil de fotossíntese (LI-6400; LI-COR, Lincoln, NE, EUA). As medições foram realizadas durante a manhã nos dias de sol, evitando as horas do meio-dia, quando há redução na fotossíntese.

3.5.1 AJUSTE DAS CURVAS A/C_c E OBTENÇÃO DE VARIÁVEIS A PARTIR DESTAS CURVAS

As folhas foram colocadas na câmara de LI-6400, a qual foi ajustada para proporcionar uma densidade de fluxo fotossinteticamente ativa (*DFFA*) de 1000 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para assegurar a saturação de luz para a fotossíntese, temperatura do bloco a 28°C, e umidade relativa de 60%. Após 15 minutos de aclimação a estas condições, o LI-6400 foi ajustado para variar a concentração de CO_2 na câmara na seguinte ordem: 400, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 400, 450, 500, 600, 700, 800, 1000 e 1200 μmol (CO_2) mol^{-1} . Estas concentrações de CO_2 na câmara (C_i) podem ser expressas em pressão parcial multiplicando-se as mesmas pela pressão atmosférica local. A assimilação foi gravada a cada mudança na

concentração de CO₂ somente depois em que o coeficiente de variação era menor que 0,3%.

Os parâmetros da curva de A/C_c foram então calculados usando o conhecido modelo de Farquhar et al. (1980), em que a dependência da taxa líquida da assimilação de carbono [A , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] em função da pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (C_c , Pa). As curvas A/C_c foram usadas em vez de curvas A/C_i com a finalidade de minimizar as diferenças entre C_i e C_c , uma vez que consideram as limitações pela condutância mesofílica (g_m), evitando assim a subestimação de V_{cmax} , o que é comum em ajustes de curva A/C_i (EPRON et al., 1995; MANTER & KERRIGAN, 2004).

As curvas A/C_c foram modeladas como o mínimo dentre três taxas limitantes:

$$A = \min\{A_c, A_j, A_p\} - R_d \quad (1)$$

Em que A é a taxa de fotossíntese líquida [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]; $\min \{ \}$ indica “o mínimo de”; A_c , A_j e A_p são a assimilação líquida de CO₂ limitada pela Rubisco, pela regeneração da RuBP e pelo uso da triose-fosfato, respectivamente [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]; R_d é a taxa de respiração no claro [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]. A limitação fotossintética pela Rubisco é expressa como:

$$A_c = \frac{V_{cmax} (C_c - \Gamma^*)}{C_c + K_c(1 + O/K_o)} \quad (2)$$

onde V_{cmax} é a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco ($\mu\text{mol [CO}_2\text{] m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); C_c é a pressão parcial de CO₂ no cloroplasto (Pa); O é a pressão parcial de O₂ no cloroplasto (Pa); Γ^* é o ponto de compensação de CO₂ na ausência de respiração mitocondrial (Pa); K_c e K_o são o coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o CO₂ e O₂, respectivamente (Pa).

A taxa de fotossíntese limitada pela regeneração RuBP é expressa como:

$$A_j = \frac{J (C_c - \Gamma^*)}{4C_c + 8\Gamma^*} \quad (3)$$

Na Equação 3, a taxa potencial de transporte de elétrons (J) está relacionada com J_{\max} através de uma relação empírica (FARQUHAR & WONG, 1984):

$$\theta J^2 - (\alpha DFFA + J_{\max})J + \alpha DFFA J_{\max} = 0 \quad (4)$$

Em que J é a taxa potencial de transporte de elétrons ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que é dependente da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo $DFFA$; θ é a convexidade da curva de resposta à luz e α é o rendimento quântico de transporte de elétrons. O valor de α foi fixado em $0,3 \text{ mol elétrons mol}^{-1}$, com base em uma média do rendimento quântico fotossintético de plantas C_3 que é de $0,093$ e uma absorvância foliar de $0,8$ (LONG et al., 1993). O valor de θ foi considerado como $0,90$. J_{\max} é a taxa de transporte elétrons em luz saturada ($\mu\text{mol [CO}_2\text{] m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A taxa de limitação da fotossíntese pela TPU é expressa como:

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

Onde TPU é a taxa de utilização da triose fosfato ($\mu\text{mol [CO}_2\text{] m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

C_c está relacionado com C_i , A e g_m , que é a condutância mesofilica [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$]. A partir dos dados da curva A/C_i , o valor de g_m pode ser obtido como sendo mais um parâmetro no ajuste da curva A/C_c por meio da seguinte equação:

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

Onde C_i é a pressão parcial de CO_2 no espaço intercelular (Pa).

O efeito da temperatura da folha sobre o valor dos parâmetros da curva A/C_c foi considerado, tomando-se a temperatura de 25°C como a de referência, segundo Harley et al. (1992):

$$\text{Parâmetro} = e^{\left(c - \frac{\Delta H_a}{R.T}\right)} \quad (7)$$

ou

$$\text{Parâmetro} = \frac{e^{\left(c - \frac{\Delta H_a}{R.T}\right)}}{1 + e^{\left(\Delta S.T - \frac{\Delta H_d}{R.T}\right)}} \quad (8)$$

Em que c é uma constante de escalonamento, ΔH_a é entalpia de ativação (KJ mol^{-1}), ΔH_d é entalpia de desativação (KJ mol^{-1}), ΔS é a entropia, R é a constante dos gases ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) e T é a temperatura absoluta da folha ($^{\circ}\text{C} + 273,15$).

Para a correção dos parâmetros da curva A/C_c para a temperatura de 25°C , utilizou-se os coeficientes descritos nos trabalhos de Harley et al. (1992) e Sharkey et al. (2007), apresentados na Tabela 2.

Tabela 2- Os parâmetros do modelo utilizados para ajustar as curvas A/C_c que descrevem as respostas da temperatura para a ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), os parâmetros cinéticos da enzima e condutância do mesofilo utilizados para análise das curvas A/C_c para um intervalo de temperatura.

Parâmetros usados nas curvas	25°C	c	ΔH_a	ΔH_d	ΔS
K_c (Pa)	27,24	35,98	80,99		
K_o (KPa)	16,58	12,38	23,72		
Γ^* (Pa)	3,74	11,19	24,46		
Parâmetros usados nas curvas	25°C	c	ΔH_a	ΔH_d	ΔS
V_{cmax} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1	26,36	65,33		
J_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1	17,71	43,9		
TPU ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1	21,46	53,1	201,80	0,65
R_e ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1	18,72	46,39		
g_m ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$)	1	20,01	49,6	437,40	1,40

3.5.2 AJUSTE DAS CURVAS A/DFFA E OBTENÇÃO DE VARIÁVEIS A PARTIR DESTAS CURVAS

As folhas foram colocadas na câmara do LI-6400, a qual foi ajustada para fornecer concentração de $400 \mu\text{mol (CO}_2) \text{ mol}^{-1}$, temperatura de 28°C , umidade relativa do ar de referência próximo a 60%. Após 15 minutos de aclimação a essas condições, o LI-6400 foi ajustado para fazer variar a $DFFA$ na seguinte ordem: 2000,

1500, 1250, 1000, 800, 500, 250, 100, 50, 25, 0 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cada medição.

Os dados fotossintéticos foram ajustados a um modelo que estima a assimilação líquida de CO_2 (A ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em função de $DFFA$:

$$A = \frac{(\Phi DFFA + A_{\max} - ((\Phi DFFA + A_{\max})^2 - 4\Phi\Theta DFFA A_{\max})^{0,5})}{2\Theta} - R_d \quad (9)$$

Onde Φ = o rendimento quântico aparente [$\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \mu\text{mol}^{-1}$], A_{\max} = taxa máxima de fotossíntese bruta por base de área [$\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] e Θ = convexidade da curva - adimensional (THORNLEY, 1976; ÖGREN & EVANS, 1993). A taxa de respiração no escuro (R_e) por base de área foi calculada quando $DFFA = 0 \mu\text{mol}$ (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

A transformação da base de área foliar para a base de massa foliar da taxa máxima de fotossíntese em luz saturante (A_{\max}) e da taxa de respiração no escuro (R_e) foi realizada multiplicando-se A_{\max} e R_e pela respectiva AFE .

3.6 DETERMINAÇÕES DA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA E DO TEOR DE NUTRIENTES NAS FOLHAS

Após as medições das curvas, as folhas foram retiradas e sua área foliar fresca aferida com auxílio de um medidor portátil de área foliar (CI-202; CID, Inc., Camas, WA, EUA), em seguida as folhas foram armazenadas em caixas de isopor a qual continha gelo. No laboratório as folhas foram secas a 70°C até atingirem peso constante e posteriormente pesadas em uma balança de precisão (AG 200; GEHAKA, São Paulo, SP, Brasil). A AFE foi calculada dividindo a área foliar fresca pela massa da folha seca. O material seco foi então moído em moinho tipo Wileye. A concentração de N nas folhas foi determinada utilizando-se o método de digestão e destilação de micro-Kjedahl (GOLTERMAN et al., 1978) enquanto que a de P foi determinada por análise colorimétrica usando o método de vitamina C (Braga & DeFelipe, 1974).

3.7 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As análises da curva A/C_c foram realizadas utilizando uma planilha desenvolvida por Su et al. (2009), escrita para Matlab (V7.3, Matworks Inc., Natick, MA, EUA). O algoritmo genético (GA) foi utilizado para estimar os parâmetros V_{cmax} , J_{max} , TPU , R_d e g_m , com base na soma do quadrado dos erros, porém, essa abordagem minimiza os erros subjetivos que podem surgir quando as estimativas de V_{cmax} , J_{max} , TPU são feitas por funções individualmente ajustadas para estimar cada parâmetro.

Foram realizadas análises de variância multivariadas (MANOVA) para determinar se houve diferenças estatísticas significativas nas variáveis dependentes: A , Γ , g_s , V_{cmax} , J_{max} e TPU por unidade de área em função das espécies (S), idade da folha (F) e o tempo (T).

No caso de que fosse verificada interação significativa entre as variáveis independentes, uma análise unidirecional da variância foi utilizada para determinar se existem diferenças entre S, F, ou T.

As relações entre as variáveis A , V_{cmax} , J_{max} transformadas por unidade de massa seca, a AFE e as concentrações de N e P foliares foram analisadas por meio de regressão linear. Os dados foram agrupados quando não havia diferença significativa no declive ou intercessão entre idade da folha ou da espécie.

As análises das curvas $A/DFFA$ foram realizadas utilizando o programa NCSS versão 7 (HINTZE, 2007), ajustando-se a regressão apresentada na Equação 9 aos dados originais.

Assim como foi feito para analisar os parâmetros das curvas A/C_c , foram realizadas análises de variância multivariadas (MANOVA) para determinar se houve diferenças estatísticas significativas nas variáveis dependentes: Φ , A_{max} , R_e , PCL , $DFFA_{sat}$, g_{smax} , C_i , $EIUA$, $EIUN$ e $EIUP$ por unidade de área em função dos biomas (B) e tempo (T). No caso de uma interação significativa entre bioma x tempo uma análise unidirecional da variância foi utilizada para determinar se havia diferenças entre B e/ou T.

Regressão linear foi utilizada para analisar a dependência por base de massa A_{max} , R_e , área foliar específico (AFE) e concentrações de nutrientes foliares (N e P). Os dados foram agrupados quando não havia diferença significativa no declive ou

intercessão entre ecossistemas. Os intervalos de confiança dos parâmetros da regressão foram obtidos por análise de Bootstrap.

4 RESULTADOS

4.1 VARIÁVEIS MICROMETEOROLÓGICAS DURANTE O PERÍODO DE MEDIÇÃO

As variáveis micrometeorológicas se apresentaram de forma sazonal e sem grandes diferenças entre os biomas de estudo, já que a distância entre os mesmos é de apenas 90 km, estando dessa forma sob o mesmo regime regional climático.

Durante todo o estudo, independentemente do bioma, a média mensal da temperatura do ar aumentou de um mínimo de aproximadamente 22,5°C em junho, para 27,5°C em outubro (Figura 4A). De forma semelhante, o déficit de pressão de vapor atmosférico (*DPV*) aumentou aproximadamente de 0,80 KPa no final da estação chuvosa (maio-junho) e atingiu um pico de 1,35 KPa em setembro no Pantanal, enquanto que no Cerrado esse pico foi atingido um mês antes (agosto), sendo 0,35 KPa maior (Figura 4B). A Temperatura do ar durante a temporada úmida foi mais estável do que durante a estação seca, variando entre 26,5 a 27,5°C independentemente do bioma, enquanto o *DPV* no Pantanal caiu logo que iniciou a temporada de chuvas, em outubro ficando entre 0,78-0,90 KPa. Já no Cerrado o *DPV* começou a reduzir em setembro, isso devido em grande parte à antecipação do período chuvoso nesse bioma (Figura 4A e B).

O saldo de radiação líquida (R_n), de forma contrária à temperatura do ar e *DPV*, apresentou menor variação durante a estação seca. Enquanto que na temporada úmida a R_n no Cerrado apresentou uma redução durante o mês de dezembro, porém, com relação à média anual, as R_n do Cerrado e do Pantanal foram as mesmas (10.39±0.20 – Cerrado e 10.38±0.14 – Pantanal) (Figura 4C).

A precipitação total foi de aproximadamente 1590 mm no Pantanal e 1585 mm no Cerrado durante o período de estudo, sendo ligeiramente acima da média para

ambas as regiões principalmente no Cerrado (Tabela1). Entre todo o período de estudo somente no Pantanal em julho não foi observada precipitação. Nesse bioma, durante a maior parte da estação seca do ano de 2009 o teor de água do solo na camada superior (10 centímetros) foi <10% em peso (Vourlitis et al. 2011). Já o período chuvoso começou em outubro de 2009 no Pantanal, tendo a inundação iniciado em dezembro e se estendido até o final de maio de 2010, tendo o maior nível da água de superfície do solo em março de 2010 (Figura 4d).

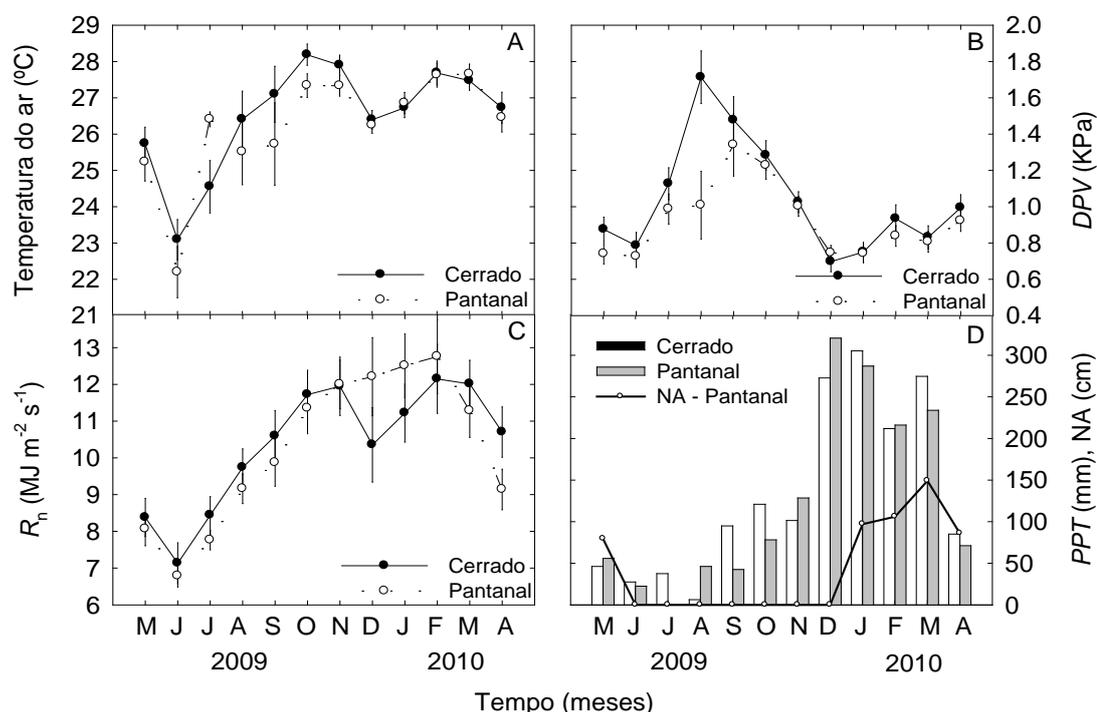


Figura 4 - Médias (\pm ES) da variação da temperatura do ar (A), déficit de pressão de vapor atmosférico (B), Saldo de radiação (C) para o Pantanal (círculos abertos, linha pontilhada) e Cerrado (círculos fechados, linha sólida); pluviosidade acumulada mensal (D) para Pantanal (barras sombreadas) e Cerrado (barras escuras) e nível de água acima da superfície (triângulos abertos, linha sólida) para o local de estudo durante maio de 2009 a abril de 2010. Dados micrometeorológicos foram obtidos a partir de uma torre micrometeorológica instalada a 500 m do local de estudo.

4.2 DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE *C. americana* E DE *V. divergens* NO PANTANAL

4.2.1 VARIAÇÃO NA ESTRUTURA FOLIAR

A *V. divergens* teve uma coorte de folhas jovens e velhas de maio a outubro de 2009 e novamente em abril de 2010, enquanto a *C. americana* começou a produzir folhas novas em julho e continuando até abril de 2010 (Figura 5). Em novembro, a *C. americana* havia perdido a maioria das folhas produzidas durante o ano anterior, mas a partir de abril de 2010, as folhas produzidas em julho do ano anterior já tinham idade suficiente para serem consideradas velhas (ou seja, pelo menos 4 pares de folhas abaixo do ápice da haste, de consistência mais rígida, em textura com uma mistura de verde-escuro, amarelo e manchas marrons).

As folhas novas de ambas as espécies apresentaram uma área foliar específica (*AFE*) significativamente superior às folhas velhas, e ambas as espécies apresentaram significativas variações temporais na *AFE* ao longo do tempo (Figura 5). Em geral, ambas as espécies tiveram as maiores *AFE* no início da estação chuvosa, em outubro. Para *V. divergens*, a *AFE* de folhas velhas foi mais estável (cerca de 60-100 cm² g⁻¹) do que as de folhas jovens, as quais tiveram uma *AFE* mais elevada, porém com maior variação temporal (Figura 5). Para a *C. americana*, a *AFE* para ambas as folhas, jovens e velhas, teve o mesmo padrão temporal assim como para *V. divergens*, mas a dinâmica da variação em *AFE* foi ligeiramente superior para *C. americana* (Figura 5).

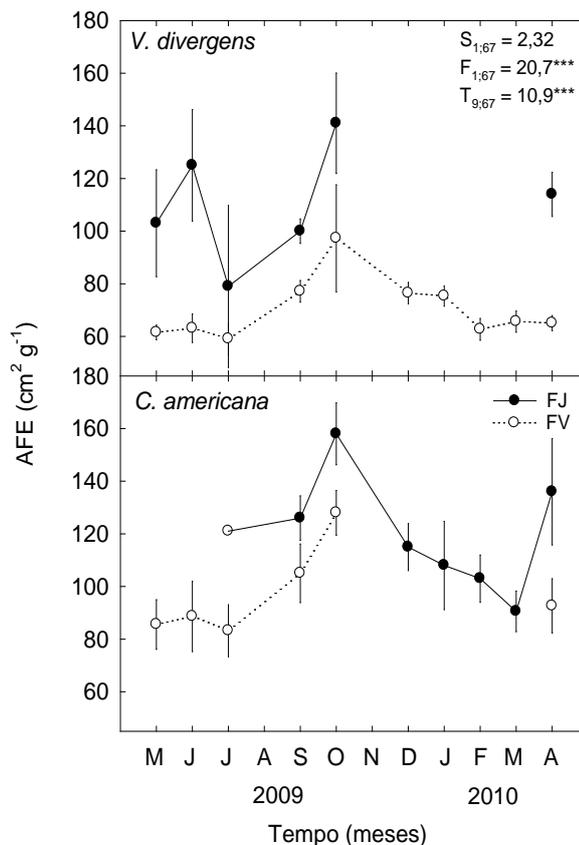


Figura 5 - Médias (\pm SE) da área foliar específica para folhas jovens (círculos fechados, linhas sólidas) e folhas velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painel superior) e *C. americana* (painel inferior) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécie (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

4.2.2 VARIAÇÃO NOS PARÂMETROS DAS CURVAS A/C_c E NOS TEORES DE N E P DA FOLHA

A tendência geral das curvas A/C_c para os períodos inundado e seco e para folhas jovens e velhas pode ser verificada nas Figuras 6 e 7, respectivamente. Essas figuras possibilitam a identificação de padrões de comportamento mais gerais, porém servem para corroborar com os resultados obtidos e com as análises detalhada dos efeitos das variáveis independentes sobre as dependentes relacionadas aos parâmetros das curvas A/C_c e as variáveis obtidas a partir destas.

Em geral, *V. divergens* não exibiu grandes diferenças na forma da curva A/C_c em escala de tempo, já *C. americana* teve um nível de saturação de fotossíntese mais baixo durante a estação de seca do que na estação inundada (Figura 6). Em contraste, ambas as espécies tiveram maiores taxas de A na condição de CO_2 saturado em folhas mais velhas (Figura 7).

Independentemente da hidrologia de superfície e da idade da folha, para *V. divergens* a A foi essencialmente limitada pela atividade da Rubisco a uma C_c menor que 40 Pa, enquanto para *C. americana* essa limitação ocorreu a uma C_c menor que 35 Pa (Figura 6). A limitação pela regeneração da RuBP para as duas espécies foi mais pronunciada quando C_c estava entre 35-50 Pa, enquanto as limitações pela TPU foram mais importantes a uma C_c menor que 50 Pa.

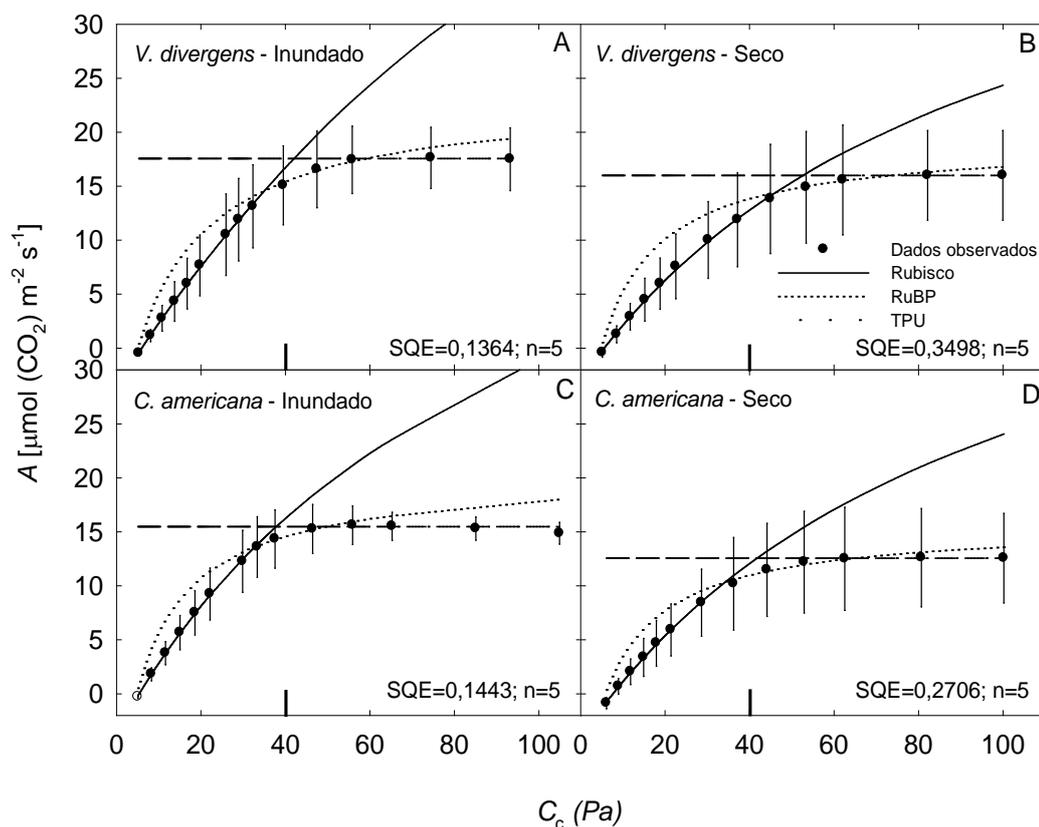


Figura 6 - Médias (95% de intervalo de confiança) da resposta da fotossíntese da folha (A) versus a pressão parcial de CO_2 no cloroplasto (C_c) para folhas de *V. divergens* (A, B) e *C. Americana* (C, D), durante o período inundado (A e C) e seco (B e D). Também são exibidas as funções dos modelos de Farquhar et al. (1980) para limitações de A pela Rubisco (linhas contínuas), RuBP (linhas pontilhadas) e TPU (linhas tracejadas). Além disso, constam a soma dos quadrados dos erros (SQE) do modelo e o número de dados amostrados por estação (n).

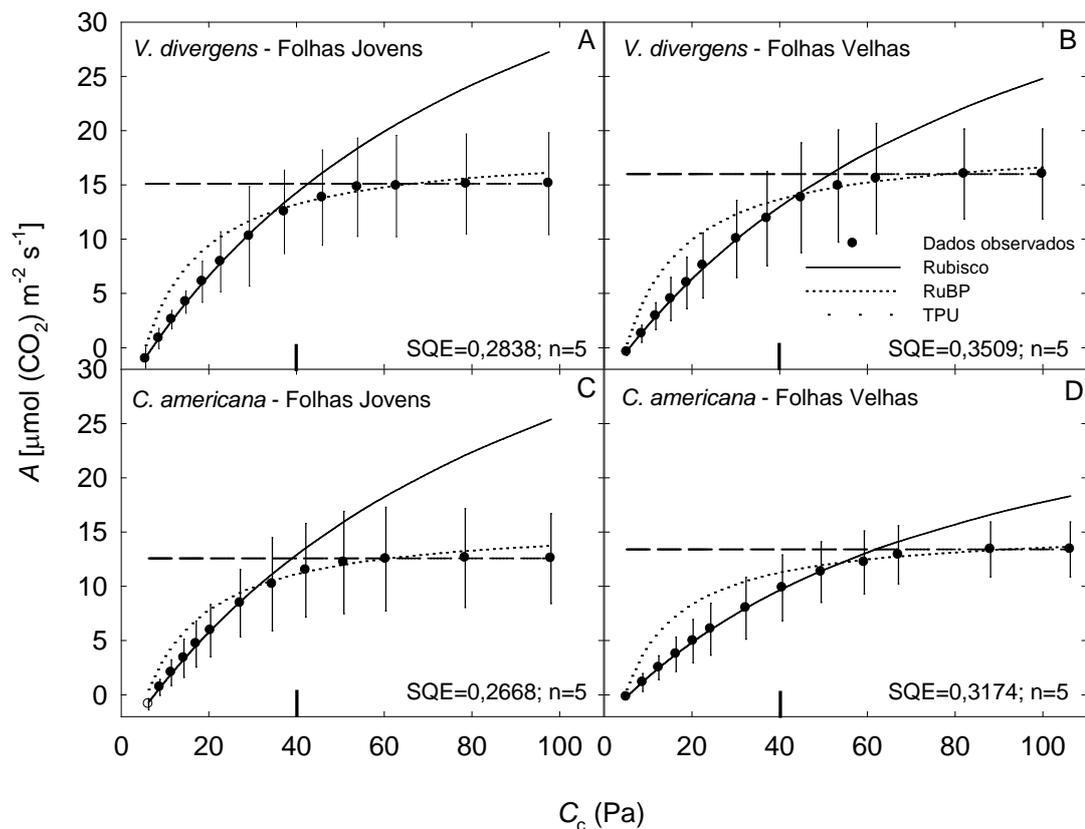


Figura 7 - Médias (95% de intervalo de confiança) da resposta da fotossíntese da folha (A) versus a pressão parcial de CO_2 no cloroplasto (C_c) para as folhas jovens (A e C) e velhas (B, D), para *V. divergens* (A, B) e *C. americana* (C, D). Também são exibidas as funções dos modelos de Farquhar et al. (1980) para limitações de A pela Rubisco (linhas contínuas), RuBP (linhas pontilhadas) e TPU (linhas tracejadas). Além disso, constam a soma dos quadrados dos erros (SQE) do modelo e o número de dados amostrados por estação (n).

Pelos resultados da MANOVA, verificou-se o efeito significativo da espécie, idade foliar e tempo (meses) sobre as variáveis de trocas gasosas e uma interação significativa entre espécies x idade foliar e entre espécies x tempo (Tabela 3). Ambas as espécies apresentaram altas taxas de fotossíntese durante todo o período de estudo, com valores sempre acima $6,2 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e alcançando valores próximos de $13,3 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 8). No entanto, a idade foliar foi um fator importante para A ($F_{1,67} = 6,88$; $p < 0,01$), com folhas mais velhas apresentando maiores taxas de A do que as folhas mais jovens, especialmente para *C. americana* (Figura 8).

Tabela 3 - Resultados da análise de variância multivariada (MANOVA) para o efeito da espécie, idade foliar e tempo (meses) na taxa de fotossíntese líquida (A), na condutância estomática (g_s), na velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), na taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (J_{max}), na taxa de utilização de triose fosfato (TPU) e no ponto de compensação de CO₂ (I). São exibidos a probabilidade de erro tipo I (valor P), o F estatístico calculado usando o critério de Wilks, e o efeito associado e graus de liberdade do erro (efeito, erro df).

Interações	F-estatístico	df	p
Espécies	2,13	7;61	0,049
Idade foliar	2,43	7;61	0,029
Meses	1,62	63;350	0,003
Espécies x Idade foliar	2,44	7;61	0,028
Espécies x Meses	1,57	63;350	0,006
Idade foliar x Meses	0,76	63;350	0,902
Espécies x Idade foliar x Meses	0,81	63;350	0,840

A condutância estomática (g_s) variou significativamente ao longo do tempo, mas não em função das espécies e idade foliar (Figura 8). Esta variação pareceu ser mais pronunciada para *V. divergens*, mas não foi o suficiente para diferir significativamente de *C. americana*. Taxas de g_s foram em média mais baixas para ambas as espécies durante a estação seca e a transição seca-inundada (setembro-outubro), mas curiosamente, folhas velhas de *V. divergens* exibiram os maiores valores de g_s em junho-julho de 2009 (Figura 8), quando a temperatura do ar e o DPV foram relativamente baixos (Figura 4B).

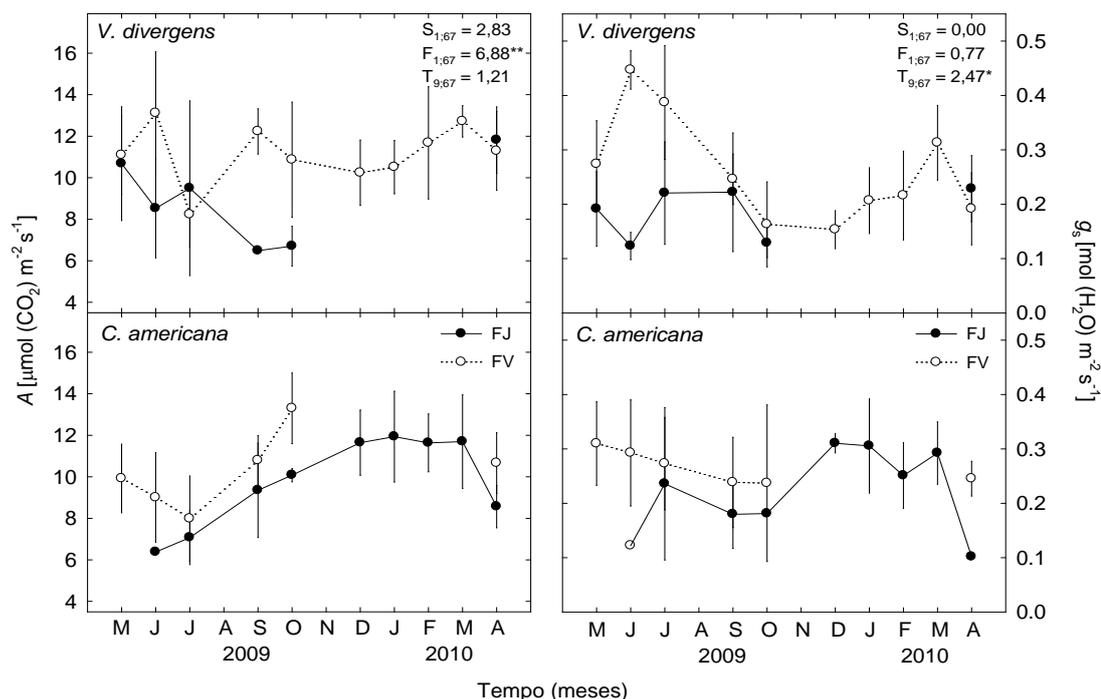


Figura 8 - Médias (\pm SE) da taxa de fotossíntese líquida (painéis da esquerda) e condutância estomática (painéis da direita) para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Os valores dos parâmetros das curvas A/C_c , V_{cmax} , J_{max} e TPU foram significativamente mais elevados em folhas mais velhas, e para V_{cmax} e J_{max} , significativamente superiores durante a estação inundada (Figura 9). Estas diferenças parecem ser mais evidentes para *C. americana*, respondendo em parte pelas significantes interações entre espécie x idade foliar e espécie x tempo, observadas com a análise da MANOVA (Tabela 3). Por exemplo, V_{cmax} para *C. americana* quase duplicou para folhas velhas entre a estação seca para inundada, enquanto que nesse mesmo período V_{cmax} para folhas jovens foi ligeiramente menor (Figura 9). Tendências semelhantes foram observadas para J_{max} , e quanto a TPU , as maiores diferenças foram observadas para a idade foliar (Figura 9). No caso de *V. divergens*, as tendências sazonais na V_{cmax} , J_{max} e TPU foram mais variadas, porém todos os três parâmetros apresentaram um declínio transitório para as folhas mais velhas durante o pico da estação seca em julho e um declínio mais substancial para as folhas jovens

durante a transição entre as estações seca e inundada em setembro-outubro (Figura 9).

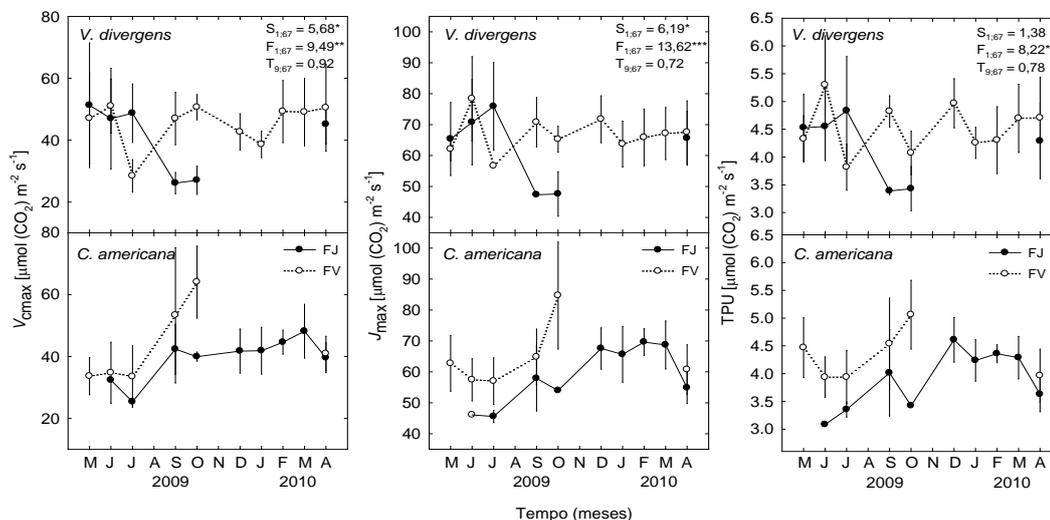


Figura 9 - Médias (\pm SE) da velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (painéis da esquerda), da taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (painéis de meio) e da taxa de utilização da triose fosfato (painéis da direita) para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas) para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Ao contrário do que foi observado para *A.*, o ponto de compensação de CO_2 (Γ) foi em média significativamente maior em folhas novas ($4,68 \pm 0,08$ Pa) do que em folhas velhas ($3,90 \pm 0,04$ Pa), para ambas as espécies (Figura 10). A média de Γ obtida para *C. americana*, independentemente de outros fatores (idade foliar e mês), foi de $4,10 \pm 0,06$ Pa, menor que a encontrada para *V. divergens* ($4,57 \pm 0,06$ Pa). Para *C. americana*, o Γ diferiu significativamente entre as estações seca e inundada, diminuindo de 4,5 para 3,7 Pa, considerando-se as médias entre as duas idades foliares. Para *V. divergens*, as diferenças sazonais para Γ foram menos pronunciadas, variando de 4,5 para 4,0 Pa; contudo, o Γ para folhas jovens foi mais elevado durante a transição entre as estações seca e inundada, em setembro-outubro de 2009 (Figura 10).

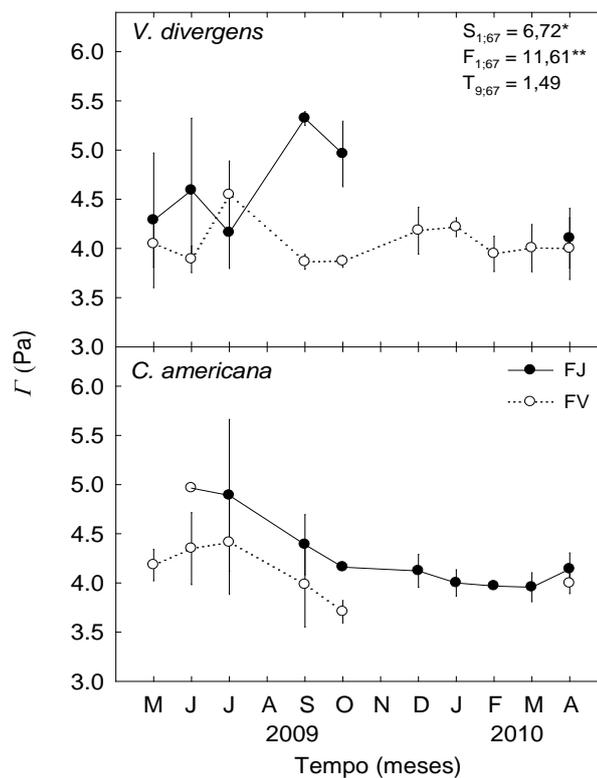


Figura 10 - Médias (\pm SE) do ponto de compensação de CO₂ para folhas jovens (círculos sólidos, linhas sólidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painel superior) e *C. americana* (painel inferior) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécie (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

As concentrações foliares de N e P variaram significativamente ao longo do tempo, e apesar de folhas jovens geralmente terem apresentado concentrações de N e P mais elevadas, não foram observadas diferenças significativas entre as idades foliares ou espécies (Figura 11). As concentrações de N e P foliares para ambas as espécies aumentaram durante a estação seca, atingindo um pico em setembro, e folhas velhas de *V. divergens* exibiram menor variação sazonal na concentração de N do que folhas velhas de *C. americana* (Figura 11). As folhas jovens, no entanto, pareciam ter maiores variações ao longo do tempo do que as folhas velhas, e, em média, as variações sazonais na concentração de N e P de folhas jovens de *V. divergens* foram maiores do que as observadas para as folhas jovens de *C. americana*.

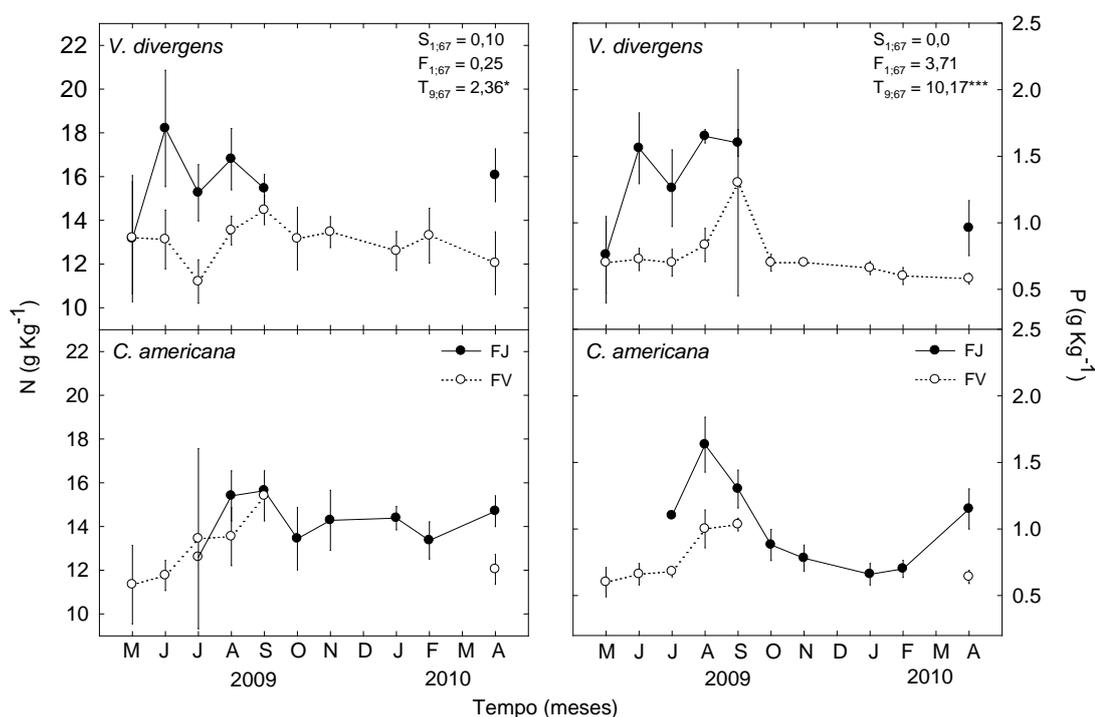


Figura 11 - Médias (\pm SE) das concentrações de nitrogênio (painéis da esquerda) e fósforo (painéis da direita) para folhas jovens (círculos sólidos, linhas solidas) e velhas (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são exibidos os resultados de uma análise de variância de 3 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para fatores principais: espécies (S), idade foliar (F) e meses (T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

4.2.3 Relações funcionais entre V_{cmax} , J_{max} , A , AFE , concentrações de N e P

Foram identificadas relações significativas entre V_{cmax} , J_{max} , A , AFE e concentrações foliares de N e P (Figura 12, Tabela 4). Uma forte relação entre J_{max} e V_{cmax} foi observada independentemente da espécie e da idade foliar ($r^2 = 0,90$, $p < 0,0001$, Tabela 4), e, como esperado, estes dois parâmetros foram fortemente relacionados com A . V_{cmax} , J_{max} , A , e AFE variaram significativamente como uma função da idade foliar (Tabela 4). Como esperado, estas variáveis foram fortemente relacionadas com as concentrações de N e P (Figura 12; Tabela 4). J_{max} em geral demonstrou uma relação mais forte com a concentração de N e P do que V_{cmax} , porém, o efeito de N sobre J_{max} foi significativamente afetado pela idade foliar. A como uma variável dependente apresentou relações positivas com N, P, e AFE (r^2 variou entre 0,12 e 0,54; Tabela 4) e relações fracas ou não-existentes com folhas

jovens. O teor de N não foi associado com *AFE* e foi fracamente relacionado com P (Tabela 4).

Tabela 4. Relações de regressão linear entre velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante (J_{max}), taxa de fotossíntese (*A*), todos em base de massa, área foliar específica (*AFE*), e os teores de P (P) e de N (N) para *V. divergens* (Vg) e *C. americana* (Ca) com idades diferentes (folhas velhas - FV e folhas jovens - FJ) no Pantanal brasileiro. O ns indica relações que não são estatisticamente significativas ($p > 0,05$), portanto nenhuma inclinação ou intercepto é apresentada. Unidades: V_{cmax} , J_{max} , *A*: $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$; *AFE*: $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$, N e P: g g^{-1} .

Interações	Variáveis		n	r^2	<i>p</i>	Inclinação	Intercepto
	Dependentes	Independentes					
Combinado	V_{cmax}	J_{max}	100	0,90	<0,0001	1,2	12,12
Combinado	V_{cmax}	<i>A</i>	104	0,69	<0,0001	0,2	0,03
Combinado	V_{cmax}	N	103	0,13	<0,001	26,1	0,04
Vg	V_{cmax}	P	59	0,18	<0,001	139,9	0,24
Ca	V_{cmax}	P	44	0,35	<0,001	443,8	0,08
FV	V_{cmax}	<i>AFE</i>	60	0,49	<0,001	62,9	-0,14
FJ	V_{cmax}	<i>AFE</i>	ns
Combinado	J_{max}	<i>A</i>	100	0,77	<0,001	5,2	0,08
Vg	J_{max}	N	56	0,33	<0,001	41,6	-0,04
Ca	J_{max}	N	43	0,36	<0,001	68,1	-0,24
Vg	J_{max}	P	56	0,38	<0,001	253,1	0,32
Ca	J_{max}	P	43	0,29	<0,001	430,0	0,31
FV	J_{max}	<i>AFE</i>	58	0,69	<0,001	78,8	-0,10
FJ	J_{max}	<i>AFE</i>	42	0,26	<0,001	35,4	0,31
Combinado	<i>A</i>	N	104	0,12	<0,001	4,9	0,03
Vg - FV	<i>A</i>	P	38	0,32	<0,001	38,9	0,05
Ca - FV	<i>A</i>	P	22	0,44	<0,001	127,3	0,002
Vg - FJ	<i>A</i>	P	ns
Ca - FJ	<i>A</i>	P	ns
FV	<i>A</i>	<i>AFE</i>	60	0,54	<0,001	11,0	-0,002
FJ	<i>A</i>	<i>AFE</i>	44	0,12	0,022	4,9	0,06
FV	N	P	70	0,13	0,002	2,6	0,01
FJ	N	P	53	0,49	<0,001	3,8	0,01
Vg - FV	N	<i>AFE</i>	ns
Ca - FJ	N	<i>AFE</i>	ns
Vg - FJ	N	<i>AFE</i>	ns
Ca - FJ	N	<i>AFE</i>	ns
Vg	P	<i>AFE</i>	67	0,52	<0,001	0,1	-0,001
Ca	P	<i>AFE</i>	52	0,58	<0,001	0,1	-0,001

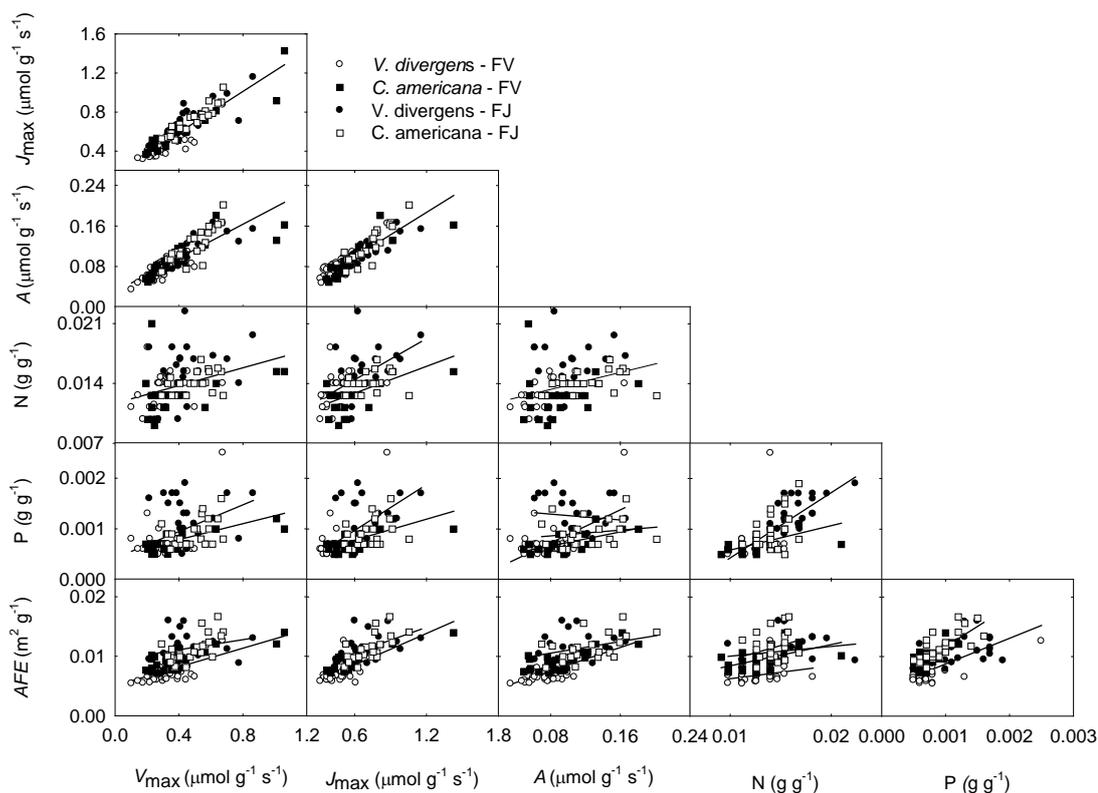


Figura 12 – Gráficos de dispersão de taxa máxima da atividade da Rubisco ($V_{\text{cmáx}}$), taxa máxima de transporte de elétrons em luz saturante ($J_{\text{máx}}$), taxa de fotossíntese (A), todas em base de massa, área foliar específica (AFE), teores foliares de P (P) e de N (N) para folhas jovens (símbolos fechados) e folhas velhas (símbolos abertos) de *V. divergens* (círculos) e *C. americana* (quadrados) durante o período de estudo, de maio de 2009 a abril de 2010. Linhas de regressão indicam tendências lineares significativas (ver Tabela 2 para detalhes).

4.3 DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DA *C. americana* E DA *V. divergens* EM CADA UM DOS BIOMAS, PANTANAL E CERRADO

4.3.1 VARIAÇÃO NAS CONCENTRAÇÕES DE N, P E NA AFE

Ambas as espécies apresentaram diferenças significativas na área foliar específica (AFE) entre os biomas, sendo os valores ligeiramente maiores (aumento de cerca de $1,25 \text{ m}^2 \text{ Kg}^{-1}$) no Cerrado para *V. divergens*. Já para *C. americana*, embora os padrões temporais tenham sido semelhantes, a dinâmica da variação na AFE foi muito mais elevada no Pantanal (com um aumento de cerca de $2,54 \text{ m}^2 \text{ Kg}^{-1}$) (Figura 13). Além disso, as espécies apresentaram variações significativas na AFE ao

longo do tempo. Em geral, ambas as espécies apresentaram a maior *AFE* no final da estação de seca (Figura 13).

A concentração de N e P no tecido variou significativamente ao longo do tempo, com excessão da concentração de N na espécie *V. divergens*. A concentração foliar desses nutrientes para ambas as espécies apresentou seus maiores valores no final da estação seca. Em geral, as folhas no Cerrado tinham significativamente maiores concentrações de N e P do que as do Pantanal. As folhas do Cerrado, no entanto, pareciam ter maiores variações ao longo do tempo que as folhas do Pantanal (Figura 13).

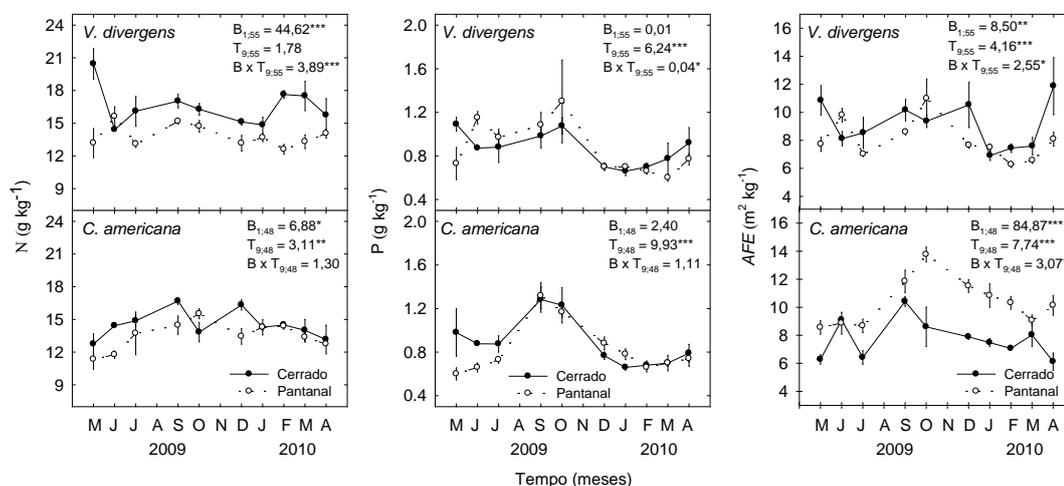


Figura 13 - Médias (\pm ES) da concentração foliar de nitrogênio (painéis da esquerda), fósforo (painéis do meio) e área foliar específica (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechado, linhas sólidas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas) para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para biomassas (B), meses (T) e biomassas x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

4.3.2 VARIAÇÃO NOS PARÂMETROS DAS CURVAS *A/DFFA* E NAS *EIUA*, *EIUN* E *EIUP*

Os valores de coeficiente de determinação (r^2) variaram entre 0,76-0,98 para *V. divergens* (Figura 14) e 0,87-0,99 para *C. americana* (Figura 15). Em geral, a *V. divergens* não apresentou grandes diferenças na forma da curva *A/DFFA* em escalas de tempo e sazonal, enquanto a *C. americana* teve uma maior variação entre os

biomas em A principalmente durante a estação seca e no início da estação inundada (Figura 15).

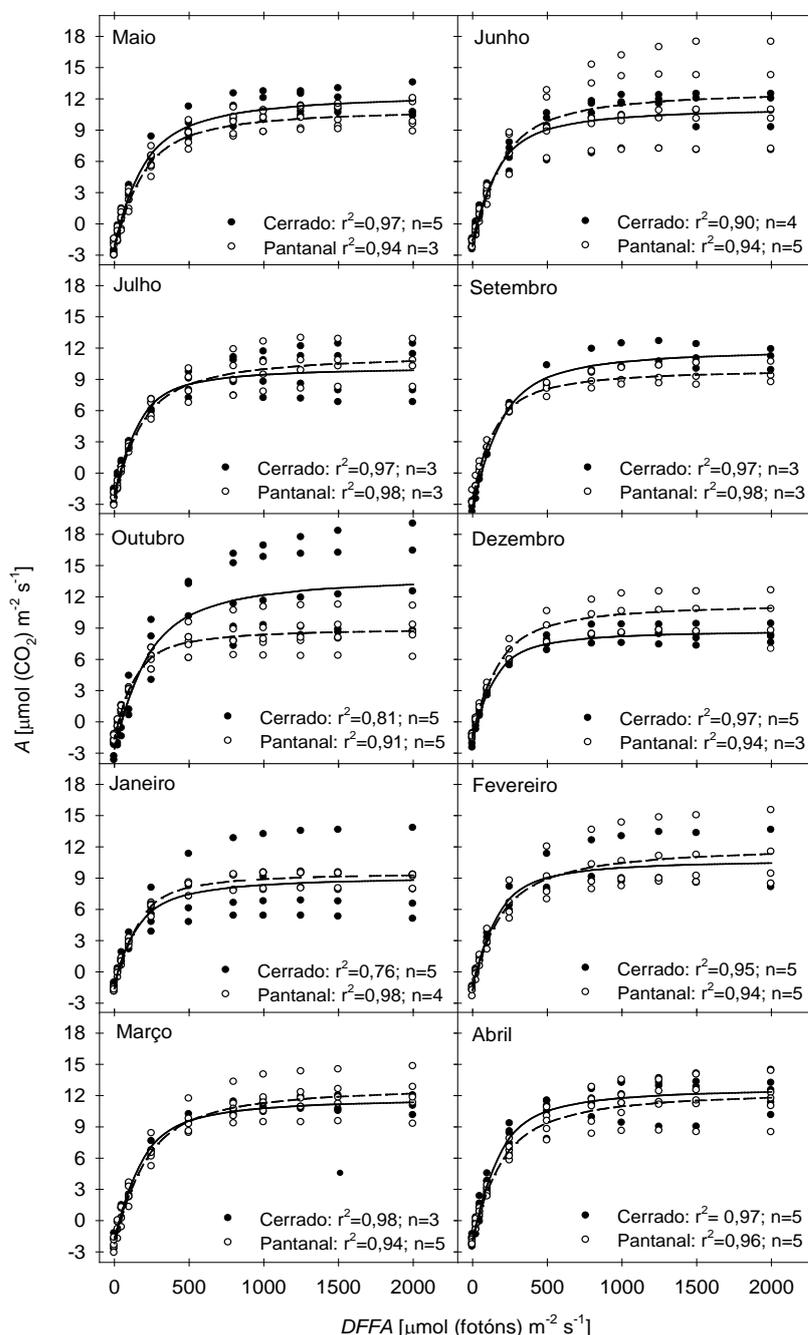


Figura 14 - Resposta da taxa de fotossíntese líquida (A) versus densidade de fluxo fotossinteticamente ativo ($DFFA$) para folhas de *V. divergens* no Pantanal (círculos abertos) e no Cerrado (círculos fechados) durante todos os meses. Também são mostradas as curvas de resposta fotossintética à luz conforme o modelo descrito na equação 1 (ver Métodos) para Pantanal (linhas pontilhada) e o Cerrado (linhas fechadas), além do coeficiente de determinação (r^2) do modelo e do número de datas amostradas por mês (n).

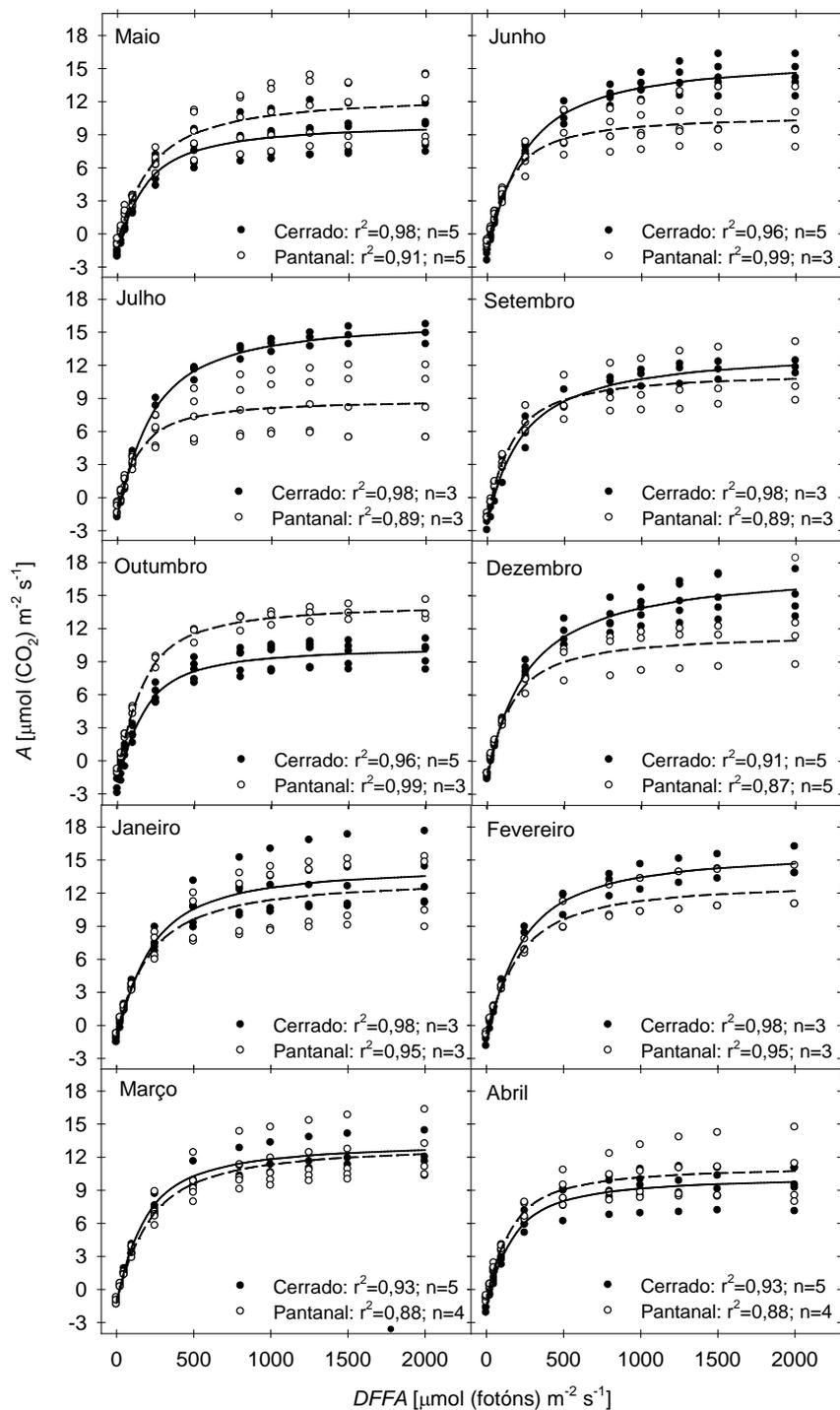


Figura 15 – Resposta da taxa de fotossíntese líquida (A) versus densidade de fluxo fotossinteticamente ativo ($DFFA$) para folhas de *C. americana* no Pantanal (círculos abertos) e no Cerrado (círculos fechados) durante todos os meses. Também são mostradas as curvas de resposta fotossintética à luz conforme o modelo descrito na equação 1 (ver Métodos) para Pantanal (linhas pontilhada) e o Cerrado (linhas fechadas), além do coeficiente de determinação (r^2) do modelo e do número de datas amostradas por mês (n).

Verificou-se um efeito significativo entre o bioma e tempo (meses) sobre as variáveis de trocas gasosas e uma interação significativa entre bioma x tempo (Tabela 5). A espécie *V. divergens* não apresentou diferenças significativas nas taxas de A_{\max} com relação aos diferentes biomas, enquanto que a *C. americana* experimentou um aumento de $1,8 \mu\text{mol} [\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nas plantas do Cerrado. Para ambas as espécies não foram encontradas diferenças significativas durante os meses, apesar das grandes variações observadas (Figura 16).

Tabela 5. Resultados da análise de variância multivariada (MANOVA) para *V. divergens* e *C. americana* às variações do bioma e do tempo (meses), na taxa máxima de fotossíntese em luz saturante (A_{\max}), taxa de respiração no escuro (R_e), rendimento quântico aparente (Φ), convexidade da curva (Θ), condutância estomática máxima em luz saturante ($g_{s\max}$), concentrações internas de CO_2 (C_i), ponto de saturação de luz ($DFFA_{\text{sat}}$), ponto de compensação de luz (PCL), na eficiência instantânea do uso da água ($EIUA$), na eficiência instantânea do uso do nitrogênio ($EIUN$) na eficiência instantânea do uso do fósforo ($EIUP$). São exibidos a probabilidade de erro tipo I (valor p), o F estatístico calculado usando o critério de Wilks, e o efeito associado e graus de liberdade do erro (efeito, erro df).

<i>Vochysia divergens</i>	F-estatístico	df	p
Biomas	5,61	13;43	<0,001
Meses	2,36	117;335	<0,001
Biomas x Meses	1,90	117;335	<0,001
<i>Curatella americana</i>	F- estatístico	df	p
Biomas	8,60	13;36	<0,001
Meses	2,33	117;283	<0,001
Biomas x Meses	1,37	117;283	<0,018

Taxas médias de R_e apresentaram diferenças significativas entre os biomas para ambas as espécies. A maior variação foi observada no bioma Pantanal para a espécie *V. divergens*, que exibiu um aumento de $0,28 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto que para *C. americana* esse aumento foi ainda maior para o bioma Cerrado [$0,68 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]. A maior variação temporal na R_e nas folhas de *C. americana* foi observada durante a estação seca (setembro), que aumentou de 50-79% em relação aos outros meses (Figura 13).

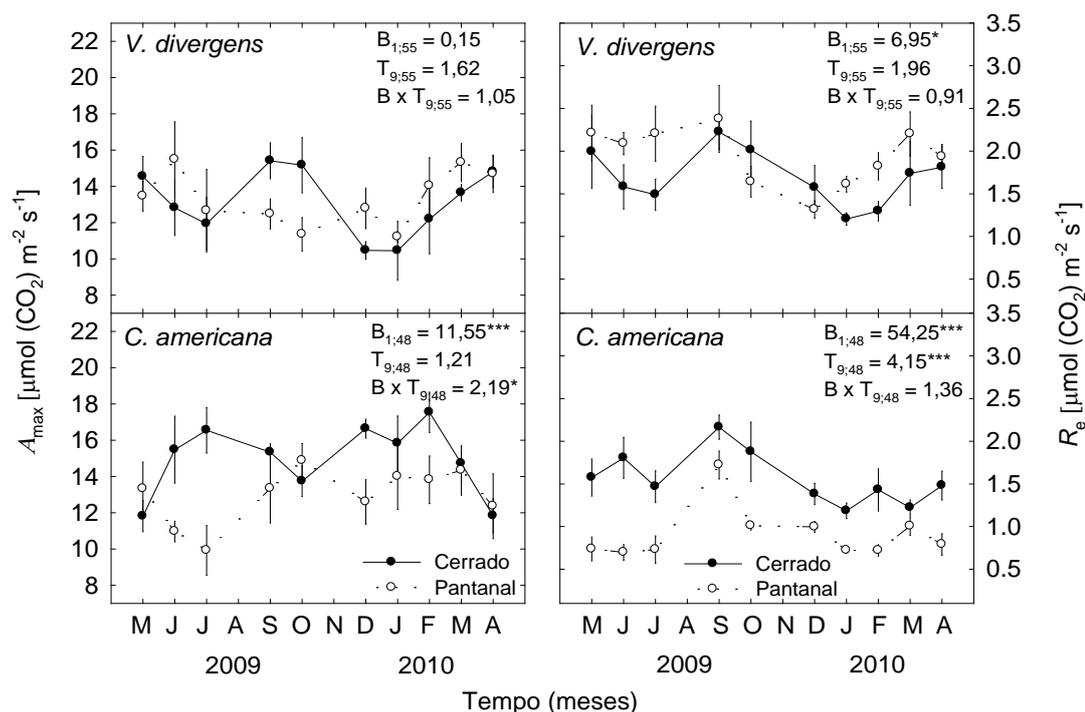


Figura 16 - Médias (\pm SE) da taxa de fotossíntese líquida (painéis da esquerda) e respiração no escuro (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechado, linhas sólidas) e Pantanal (círculos aberto, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

A taxa máxima da condutância estomática em luz saturante (g_{smax}) apresentou diferenças significativas, tanto temporal como espacialmente, somente para a espécie *V. divergens*, em parte em razão de um grande aumento observado durante a estação seca (especialmente nos meses de junho e julho) nas plantas estudadas no bioma Pantanal. Já a g_{smax} da espécie *C. americana* foi indiferente a todos os efeitos principais estudados (Figura 17).

Valores de C_i foram consistentemente mais altos no bioma Pantanal para a espécie *V. divergens*, sendo esse aumento de 86-92%. A média (\pm SE) da razão entre a concentração interna de CO_2 (C_i) e a concentração de CO_2 atmosférico (C_a) foi de $0,60 \pm 0,01$ para o Cerrado e $0,68 \pm 0,01$ para Pantanal, estando um pouco abaixo da proporção ideal para as plantas C_3 que é de 0,70 (WONG et al., 1979). Ambas as espécies tiveram diferenças significativas ao longo do tempo, sendo os valores da C_i mais altos durante a estação de seca para os dois biomas (Figura 17).

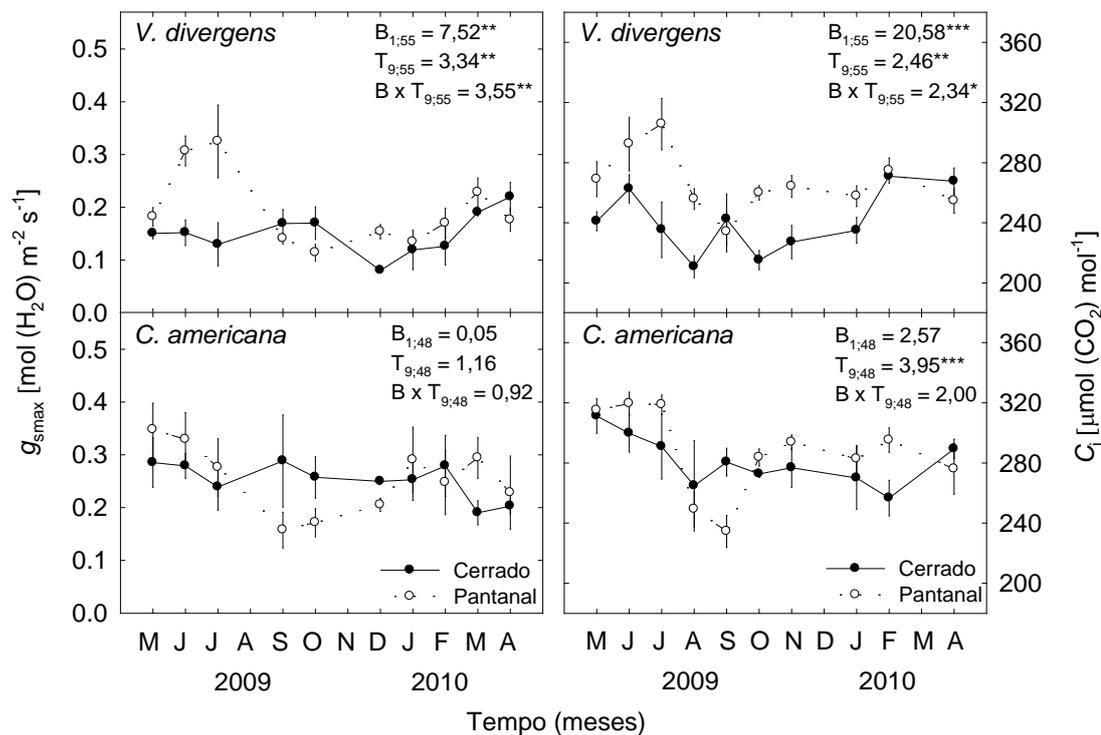


Figura 17 - Médias (\pm SE) da concentração interna de CO_2 (painéis da esquerda) e taxa máxima de condutância estomática em luz saturante (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechado, linhas sólidas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 vias (F-estatístico e graus de liberdade) para os biomias (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

O valor médio (\pm SE) da eficiência quântica aparente (Φ) para as plantas de *C. americana* foi de $0,059 \pm 0,001 \mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol}^{-1}$ para o bioma Pantanal e $0,063 \pm 0,001 \mu\text{mol [CO}_2\text{] } \mu\text{mol}^{-1}$ para o Cerrado, sendo essa diferença significativa. A média da Φ obtida nesse estudo, independentemente do bioma, é significativamente inferior ao valor teórico (0,125) encontrado na maioria das plantas, ou seja, está abaixo de 48% do máximo teórico, relatado por Long et al. (1993). Uma diferença significativa na Φ também pode ser vista para a espécie *C. americana* com relação à variação temporal, tendo um comportamento crescente a partir da estação úmida até atingir seu maior valor no final da estação seca (em setembro). Adicionalmente, as médias da Φ para a espécie *V. divergens* não apresentaram diferenças quanto aos efeitos principais estudados (Figura 18).

O ponto de compensação de luz (*PCL*) para ambas as espécies apresentou diferenças significativas entre os biomas, porém de forma contrária. Para *V. divergens* as maiores diferenças no *PCL* foram observadas nas plantas do bioma Pantanal, que exibiram aumentos de 74-90%. Enquanto que os incrementos mais substanciais no *PCL* de *C. americana* foram observados no Cerrado, com uma variação um pouco menor (entre 50-62%). Os maiores valores do *PCL* de *C. americana* foram obtidos no final da estação seca (setembro), onde as folhas independentemente do bioma tiveram aumentos de 55-86% em relação aos outros meses (Figura 18).

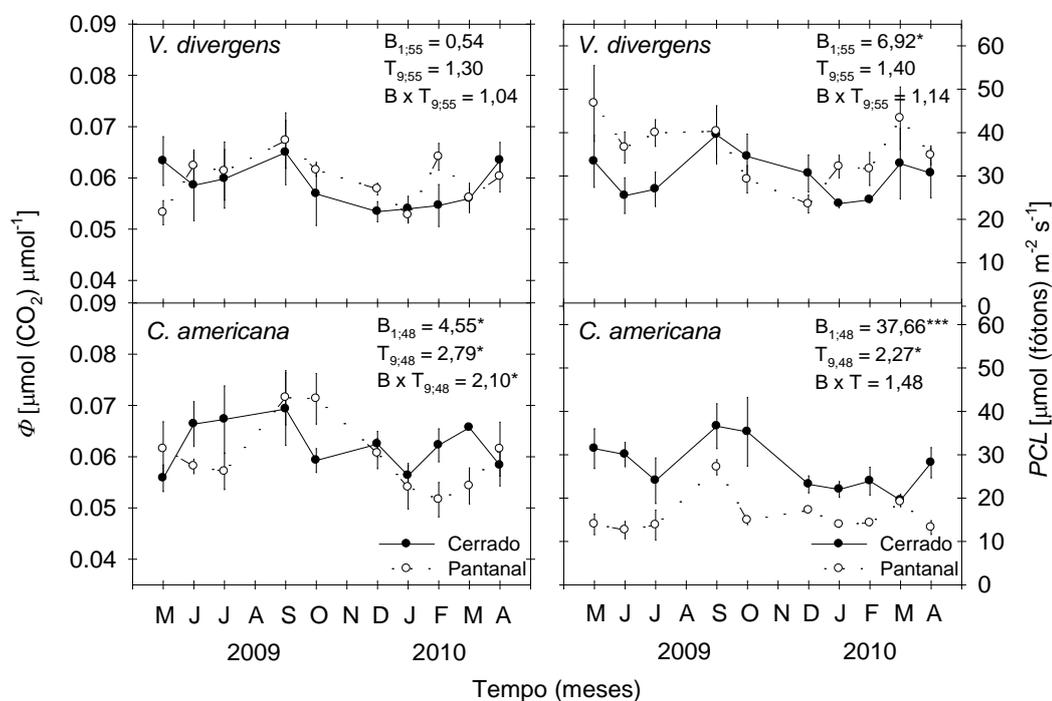


Figura 18 - Médias (\pm SE) do rendimento quântico aparente (painéis da esquerda) e ponto de compensação de luz (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechados, linhas sólidas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatístico e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

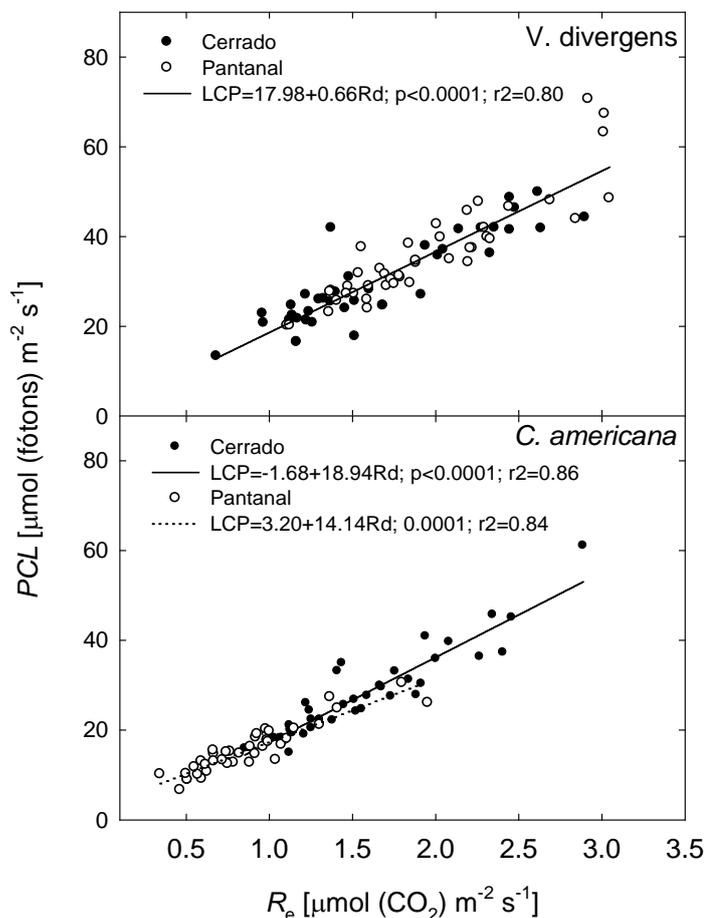


Figura 19 - Gráficos de dispersão para ponto de compensação de luz (PCL) em função da respiração do escuro (R_e), para o Cerrado (círculos fechados, linhas contínuas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para folhas de *V. divergens* e *C. americana* durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Linhas de regressão indicam tendências lineares significativas.

Os valores médios (\pm SE) da convexidade (Θ) e ponto de saturação de luz ($DFFA_{\text{sat}}$), independentemente dos biomas e meses, foram respectivamente $0,55 \pm 0,02$ e $1178,48 \pm 44,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, não apresentando diferenças significativas quanto aos efeitos principais estudados (dados não mostrados).

A média da eficiência instantânea do uso da água ($EIUA$) obtida para *V. divergens* no Cerrado foi de $77,97 \pm 2,89 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{mol}^{-1} (\text{H}_2\text{O})$, sendo significativamente superior à média de $62,78 \pm 2,68 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{mol}^{-1} (\text{H}_2\text{O})$ do bioma Pantanal. Ambas as espécies, independentemente do bioma estudado, exibiram taxas significativamente maiores no final da estação da seca, embora a *V.*

divergens tenha apresentado uma maior variabilidade temporal (Figura 20). Quanto à eficiência instantânea do uso de fósforo (*EIUP*), notou-se um incremento significativo, na ordem de 71-88%, para as plantas de *C. americana* no Pantanal. Além disso, as médias temporais de *EIUP* também foram mais elevadas durante os meses mais chuvosos do ano (Figura 20). Com relação à eficiência instantânea do uso de nitrogênio (*EIUN*), os valores foram em média $1,97 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{g}^{-1}(\text{N}) \text{s}^{-1}$ superiores aos obtidos no Cerrado para a espécie *C. americana*. Para *V. divergens* diferenças significativas só foram observadas quanto à sua variação temporal, sendo que os valores referentes à estação úmida (destacando-se o mês de fevereiro) foram 58-92% maiores do que os outros meses (Figura 20).

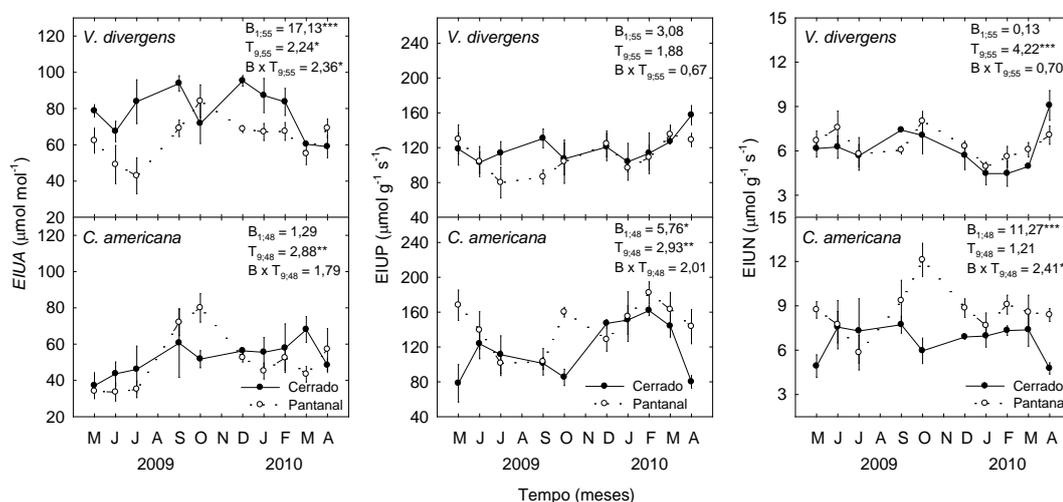


Figura 20 - Médias (\pm SE) da eficiência instantânea do uso da água (painéis da esquerda), eficiência instantânea do uso de fósforo (painéis do meio) e eficiência instantânea do uso de nitrogênio (painéis da direita) para o Cerrado (círculos fechados, linhas sólida) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para *V. divergens* (painéis superiores) e *C. americana* (painéis inferiores) durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Também são mostrados os resultados de uma análise de variância de 2 fatores (F-estatísticas e graus de liberdade) para biomas (B), meses (T) e bioma x meses (B x T). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

4.3.3 RELAÇÕES FUNCIONAIS ENTRE A_{max} , R_e , AFE E CONCENTRAÇÕES DE N E P

A_{max} e AFE associaram-se positivamente em ambos os biomas de estudo. Não houve diferenças significativas entre os biomas para *V. divergens* ($p < 0,362$), com uma inclinação comum de 14,27 (95% IC, 11,83-16,71). Em contrapartida, para *C.*

americana foi observado um maior coeficiente de determinação (maior r^2) no Pantanal, com inclinações individuais não diferindo significativamente ($p < 0,285$) (Figura 22). De forma semelhante ao observado com *AFE*, A_{\max} relacionou-se positivamente com N em ambos os biomas (Figura 22), com inclinações individuais não heterogêneas entre si para *C. americana* ($p < 0,268$), apesar das diferenças significativas entre os biomas ($p < 0,003$). Para a espécie *V. divergens* não houve diferenças entre os biomas ($p < 0,09$) e a inclinação comum foi de 8,33, indicado uma proporcionalidade na inclinação (Figura 21).

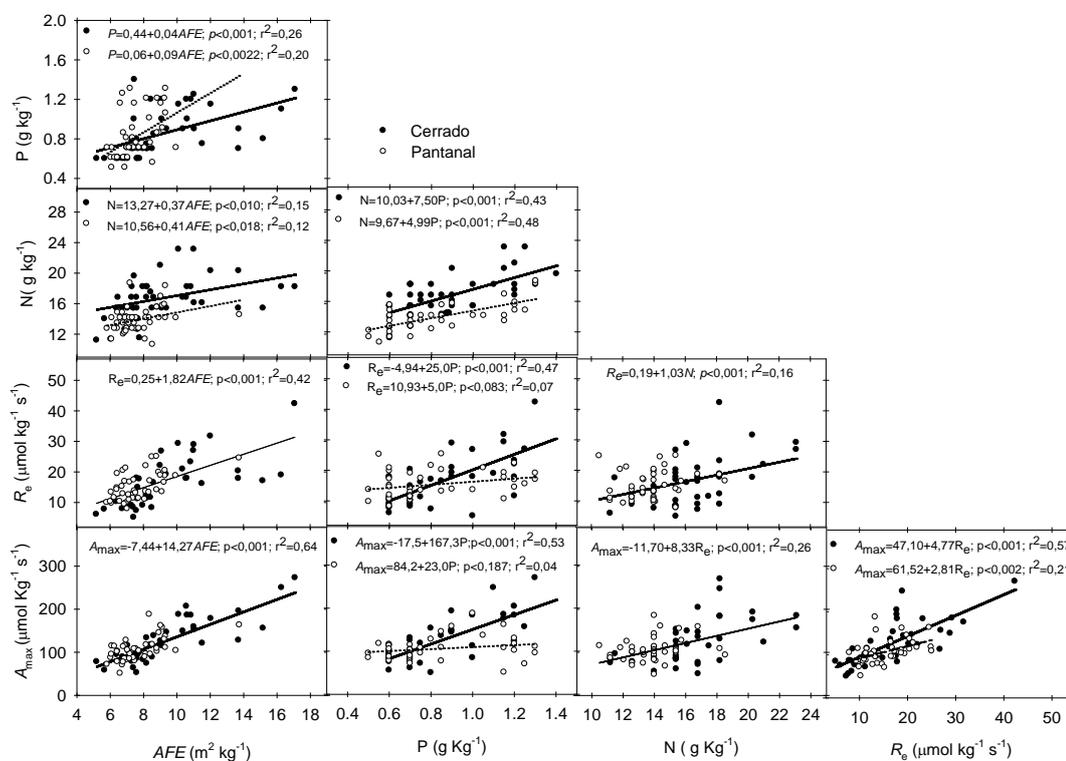


Figura 21 - Gráficos de dispersão para taxa máxima de fotossíntese (A_{\max}), respiração do escuro (R_e), área foliar específica (*AFE*), teores de P (P) e N (N), ambos por base de massa, para o Cerrado (círculos fechados, linhas contínuas) e Pantanal (círculos aberto, linhas pontilhadas), para folhas de *V. divergens* durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. Linhas de regressão indicam tendências lineares significativas.

A A_{\max} também se apresentou significativamente associada com R_e nos dois biomas para ambas as espécies ($p < 0,012$ para *V. divergens*, $p < 0,025$ para *C. americana*), mas as inclinações das regressões só foram significativamente diferentes para *V. divergens* [inclinação: Cerrado = 4,77 ($\pm 0,69$ ES), Pantanal = 2,81 ($\pm 0,85$

ES)]. Diferenças claras entre a relação A_{\max} e P também puderam ser vistas para ambas as espécies entre os diferentes biomas (*V. divergens*: $p < 0.002$, *C. americana*: $p < 0,040$), apesar de que, para *V. divergens* regressões não significativas foram notadas no Pantanal ($p < 0,187$), enquanto que para *C. americana* relações menos significativas eram vistas no Cerrado ($p < 0,028$).

R_e e *AFE* foram positivamente associados nos dois biomas (Figura 21), com uma inclinação comum de 1.82 ($\pm 0,24$ ES) e não diferindo significativamente para *V. divergens*. Já para *C. americana* notou-se comportamentos distintos entre os biomas, com diferenças na inclinação, mas não na elevação, indicando que a espécie no Cerrado tinha 1,8 vezes mais R_e para uma determinada *AFE* (Figura 22).

Na espécie *V. divergens*, apesar de apresentar diferenças entre os biomas, a R_e não foi significativamente associada com P no Pantanal ($p < 0,083$), em contrapartida no Cerrado uma forte associação foi observada ($p < 0,001$, $r^2=0,47$) (Figura 22). Para *C. americana* essas diferenças não foram verificadas, com uma inclinação comum de 12,38 (95% IC, 9,50-15.25), indicando que R_e e P eram dimensionadas proporcionalmente uma com a outra. A relação R_e e N não diferiu significativamente entre os biomas para ambas as espécies ($p < 0,094$ para *V. divergens*, $p < 0,501$ para *C. americana*) (Figura 22).

As relações entre N e *AFE* foram positivamente associadas em ambas as espécies e com diferenças significativas entre os biomas ($p < 0,049$ para *V. divergens*, $p < 0,001$ para *C. americana*), tendo no Pantanal uma menor concentração de N em uma dada *AFE* do que no Cerrado. Para a espécie *C. americana* a inclinação foi heterogênea ($p = 0,025$) indicando que para uma mesma taxa de concentração de N, as plantas do Pantanal precisavam de quase duas vezes mais *AFE*. Já para *V. divergens*, apesar de diferenças significativas entre os biomas, as inclinações foram não heterogêneas ($p < 0,868$).

A relação N e P mostrou-se semelhante ao observado para N e *AFE* para *V. divergens*, tendo os indivíduos do Cerrado uma maior concentração de N para uma dada concentração de P em comparação com plantas do Pantanal, porém sem apresentar diferenças significativas na inclinação ($p < 0,220$). Enquanto que *C. americana* não exibiu diferenças significativas entre os biomas, tendo uma inclinação comum de 3,61 (95% IC, 2,19-5,03). Mais uma vez, havia diferenças claras na

elevação da inclinação com menor N para uma dada concentração de P em indivíduos do Pantanal.

P e AFE mostraram relacionamento semelhante ao A_{\max} e N para espécie *C. americana*, diferindo significativamente entre os biomas ($p < 0,001$), porém sem diferenças na inclinação. Para uma mesma AFE a espécie *C. americana* apresentava uma concentração de P de $0,38 \text{ g Kg}^{-1}$ maior no Cerrado. De forma contrária, notou-se para *V. divergens* uma concentração de P de $0,12 \text{ g Kg}^{-1}$ maior no Pantanal do que no Cerrado.

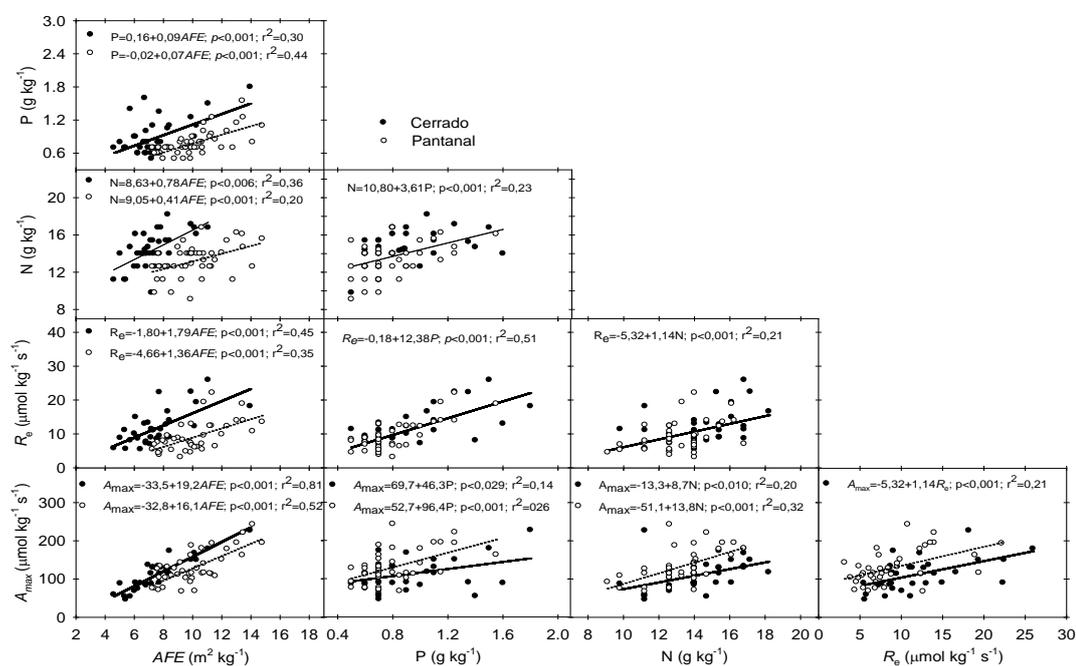


Figura 222- Gráficos de dispersão para taxa máxima de fotossíntese (A_{\max}), respiração do escuro (R_e), área foliar específica (AFE), teores de P (P) e N (N), ambos por base de massa, para o Cerrado (círculos fechados, linhas contínuas) e Pantanal (círculos abertos, linhas pontilhadas), para folhas de *C. americana* durante o período de estudo de maio de 2009 a abril de 2010. As linhas de regressão indicam tendências lineares significativas.

5 DISCUSSÃO

Considerando que as espécies invasoras são capazes de usurpar recursos críticos (ELLSWORTH & REICH, 1996) e alterar propriedades ecológicas fundamentais, tais como a diversidade de espécies (MACK et al., 2000), ciclagem de nutrientes (VOURLITIS et al., 2011), e produtividade primária líquida (BERTNESS, 1984; VITOUSEK, 1990), elaborou-se a primeira hipótese, que supõe que no Pantanal, a capacidade fotossintética da *C. americana*, espécie que vem colonizando esse bioma nos últimos anos, não poderia ser inferior à da *V. divergens* (espécie já adaptada). A princípio, os resultados contrariam em parte essa hipótese, já que *V. divergens* teve maiores taxas de V_{cmax} , J_{max} e TPU do que *C. americana* durante a transição entre os períodos seco e inundado (Figura 9). No entanto, o desempenho fisiológico de *V. divergens* e *C. americana* era complexo e variado dependendo da hidrologia de superfície e da fenologia da folha, com taxas de A e g_s semelhantes para ambas as espécies (Figura 8).

Houve grandes diferenças no período e na duração da produção foliar, com *V. divergens* retendo folhas por mais tempo do que *C. americana*, que em contrapartida produziu folhas por um maior período do que *V. divergens* (Figura 5). Isto implica que a rotação das folhas era inferior e/ou mais estável para *V. divergens*. As folhas mais velhas de *V. divergens* também tiveram uma menor e mais estável AFE do que as folhas mais jovens, o que implica uma maior e mais consistente alocação de carbono para manter a estrutura foliar (VITOUSEK, 1984; REICH et al., 1998; BARUCH & GOLDSTEIN, 1999; GULIAS et al., 2003). No entanto, quando comparadas as duas espécies apresentaram AFE similares (Figura 5).

Como previsto na hipótese, não houve diferenças significativas em A entre as espécies, tendo sido também observada uma relativa constância sazonal em A , mesmo com as grandes variações na hidrologia de superfície (Figura 8). Estes dados sugerem que tanto *V. divergens* como *C. americana* são tolerantes à inundação sazonal. Isto não é surpreendente para *V. divergens*, por ser nativa de florestas tropicais sazonalmente inundadas da Bacia Amazônica (POTT & POTT, 1994; DA CUNHA & JUNK, 2004). Apesar de já se esperar que a capacidade fotossintética de *C. americana* se assemelharia à de *V. divergens*, a constância sazonal em A aqui observada é surpreendente, quando consideramos o fato de que *C. americana* é nativa de solos bem drenados do Cerrado (MEDINA & FRANCISCO, 1994; LORENZI, 2002). Isso indica um alto grau de tolerância fisiológica a grandes variações de hidrologia de superfície. Esse comportamento encontrado para *C. americana* é semelhante ao de muitas espécies de várzeas amazônicas que são capazes de crescer em terras altas (terra firme) e florestas inundadas (MAURENZA et al., 2011). Segundo Parolin et al. (2010) a tolerância ao estresse hídrico está relacionado ao fato de muitas das mesmas características anatômicas que ajudam a planta a sobreviver à seca também podem auxiliá-la a tolerar os efeitos da inundação. Diante disso, essa tolerância pode explicar em parte a invasão e expansão da *C. americana* no Pantanal brasileiro.

Essa constância sazonal em A ocorreu apesar de uma significativa variação sazonal em g_s . Por exemplo, g_s para ambas as espécies tendeu a ser maior durante a estação seca, o que sugere que a inundação limitou g_s (Figura 8). Como a inundação persiste, o solo torna-se hipóxico ou anóxico (KOZLOWSKI, 1984), havendo muitas vezes um declínio da g_s (KOZLOWSKI, 1984; MAURENZA et al., 2009), devido a uma variedade de mecanismos, incluindo uma redução no fornecimento de ATP (EPSTEIN & BLOOM, 2005), o acúmulo de ácido lático e acidificação do citoplasma (CRAWFORD, 1992; DREW, 1997; OLIVEIRA & JOLY, 2010), uma redução na permeabilidade e condutividade hidráulica da raiz, e um aumento na síntese do ácido abscísico (ABA) (WILKINSON & DAVIES, 2002). Embora não se saiba qual desses mecanismos foi o mais importante na limitação de g_s , tais limitações podem ser consideradas um mecanismo de sobrevivência à inundação,

porque a perda de água a partir da transpiração não pode ser contrabalanceada pela absorção de água pela raiz (MIELKE et al., 2003; DALMOLIN et al., 2012).

Os valores de V_{cmax} e J_{max} para ambas as espécies estavam dentro das faixas reportadas para outras espécies arbóreas tropicais (CARSWELL et al., 2000; COSTE et al., 2005; DOMINGUES et al., 2005; KENZO et al., 2006). A maior diferença no desempenho fisiológico entre estas espécies pareceu estar associada com V_{cmax} e J_{max} , sendo que *V. divergens* pareceu ter essas taxas consistentemente mais elevadas do que *C. americana* (Figura 9). Estes resultados indicam que *V. divergens* tinha uma maior capacidade para ajustar a taxa fotossintética a variações na hidrologia do que *C. americana*. Mesmo assim, embora as diferenças entre as espécies em V_{cmax} e J_{max} tenham sido estatisticamente significativas, aparentemente não foram suficientemente fortes para causar diferenças significativas em A (Figura 8). Além disso, *V. divergens* também teve um Γ consistentemente superior à *C. americana* (Figura 10), implicando em uma taxa respiratória de CO_2 mais elevada (SMITH et al., 1976). Tal aumento na taxa respiratória para *V. divergens* possivelmente ocorreu para compensar a maior capacidade fotossintética (V_{cmax} e J_{max}), o que poderia explicar em parte a semelhança entre as taxas fotossintéticas (A) de *V. divergens* e *C. americana* (Figura 8).

As taxas de A , g_s , V_{cmax} e J_{max} referentes à estação seca foram frequentemente superiores às taxas da estação inundada, indicando suficiência de água durante a estação seca (Figuras 8 e 9). Há evidências de que *V. divergens* e *C. americana* têm acesso a fontes de águas profundas durante a estação seca, apesar do baixo conteúdo de água da superfície do solo (HAASE, 1999; BIUDES, 2008; SANCHES et al., 2011; VOURLITIS et al., 2011). O fato de ambas as espécies iniciarem a produção de folhas durante a estação seca é um forte indício de que são capazes de usar a água das camadas mais profundas do solo (MEDINA, 1982; SARMIENTO, 1984; GOLDSTEIN et al., 1989; MEDINA & FRANCISCO, 1994).

Algumas das diferenças mais consistentes nas variáveis de trocas gasosas foram devidas à idade foliar (Figura 5). As folhas velhas tiveram maiores taxas de A do que as folhas jovens, o que pode parecer um contra-senso, já que folhas jovens apresentaram uma maior AFE (REICH et al., 1998; BARUCH & GOLDSTEIN, 1999; GULIAS et al., 2003). Folhas com uma menor AFE (folhas velhas para as

espécies aqui observadas) geralmente têm uma menor taxa de A por unidade de N (FIELD & MOONEY, 1986), pois folhas mais grossas causam sombreamento interno e aumento da resistência ao CO_2 (TERASHIMA & HIROSAKI, 1995). No entanto, os resultados do presente trabalho indicam o contrário, que as folhas mais velhas têm uma maior taxa de A , apesar de ter uma concentração de N no tecido ligeiramente menor, sugerindo que as limitações de sombreamento e/ou difusão eram mínimas, tanto para *V. divergens* quanto para *C. americana* (Figuras 5, 8 e 11). Na verdade, a idade foliar foi um fator importante para V_{cmax} , J_{max} e TPU , indicando que as folhas velhas apresentaram uma maior capacidade fotossintética do que as folhas jovens, especialmente para *V. divergens* (Figura 9). Em contraste, as folhas jovens tiveram um Γ mais elevado do que as folhas velhas, o que é condizente com a observação de um incremento na capacidade fotossintética em relação a respiração e idade foliar (SMITH et al., 1976).

V. divergens e *C. americana* apresentaram fortes relações entre A , V_{cmax} , J_{max} , AFE , N e P (todos em base de massa) (Figura 12 e Tabela 4). Contudo, os dados indicam que a V_{cmax} , J_{max} e A para as duas espécies foram relativamente mais afetadas por P do que por N . Esta interpretação é suportada pelo fato de que as relações entre essas variáveis e P produziram os maiores valores de coeficiente de determinação (r^2) e os maiores declives das linhas de regressão. A taxa média N/P das folhas *C. americana* e *V. divergens* foi de 17,2 e 17,4, respectivamente, o que excede ligeiramente o limiar de 16 sugerido por Aerts & Chapin (2000), como evidência de limitação por P . Vourlitis et al. (2011) relataram que P extraível no local do estudo foi de aproximadamente 2 $\mu gP / g$ de solo seco e, embora este valor seja típico de muitos solos do Cerrado (LOPES & COX, 1977), um valor tão baixo indica o potencial para a limitação por P .

Baixo P no solo pode levar diretamente a limitação por P_i no cloroplasto (HELDT e RAPLEY, 1970), diminuição na síntese de sacarose (STITT et al., 1987), ATP e $RuBP$ (RAO & TERRY, 1989), e redução na capacidade fotossintética (TERRY e ULRICH, 1973). De acordo com Adams (2000), a limitação por TPU não é normalmente observada em experiências de campo, mas os dados do presente estudo sugerem que a limitação por TPU foi importante a altas concentrações de C_i (Figuras 6 e 7). As TPU estimadas variaram entre 4,41 $\mu mol (CO_2) m^{-2} s^{-1}$ para *V.*

divergens e $4,12 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *C. americana*, valores estes muito próximos aos encontrados por Wullschleger (1993) para outra espécie arbórea tropical, a *Tabebuia rosea* [$4,6 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] (Figura 9). Jacob & Lawlor (1991) mostraram que a diminuição da capacidade fotossintética da folha com um fornecimento insuficiente de fosfato foi determinada principalmente por fatores mesofílicos e não pela redução da condutância estomática e uma restrição da difusão de CO_2 . Isso é condizente com resultados aqui encontrados, já que não houve mudança significativa na g_s ao longo dos meses para ambas as espécies, enquanto que uma alteração foi observada para V_{cmax} e J_{max} , sugerindo uma limitação mesofílica.

Interpretar o desempenho fisiológico de *V. divergens* e *C. americana* expandindo para outros biomas é complexo, tendo em vista que o mesmo varia em função da hidrologia da superfície. A segunda hipótese deste trabalho é que as capacidades fotossintéticas tanto de *C. americana* quanto de *V. divergens* não apresentariam diferenças significativas entre os biomas. Os resultados da MANOVA demonstraram que as trocas gasosas foliares variaram significativamente em função do bioma e tempo e que houve ainda uma interação significativa entre bioma x tempo indicando que as diferenças espaciais foram dependentes do tempo. (Tabela 1). Tal interação pode surgir de variações interanuais na magnitude e/ou duração de inundação sazonal (TROXLER-GANN et al., 2005) e do período seco.

No caso de *C. americana*, as folhas de indivíduos do Cerrado geralmente tinham mais N por área do que as do Pantanal (Figura 13), bem como superiores A_{max} e R_e (Figura 16). Uma tendência inversa em AFE , ou seja, menor no Cerrado, foi também observada (Figura 13). Corroboram para esta afirmação os resultados da análise de regressão, em que destacamos a relação entre R_e e AFE , onde para uma mesma AFE a respiração no escuro era cerca de duas vezes maior no Cerrado (Figura 22). Além disso, AFE e N associaram-se positivamente, tendo-se notado que pequenos aumentos em AFE repercutem em grandes incrementos de N no Cerrado para *C. americana* (Figura 22). A relação significativa entre AFE e N encontrada em nosso estudo estão de acordo com uma correlação mundial relatada por Schulze et al. (1994), e com os dados de florestas tropicais de Reich et al. (1998) e de Meir et al. (2001).

Considerando os dados de diversos estudos (CUNNINGHAM et al., 1999; MAXIMOV, 1929; MOONEY et al., 1978; RODERICK, BERRY & NOBLE, 1999; SCHULZE et al., 1998; SPECHT & SPECHT, 1989; WRIGHT et al., 2001), N_{area} é geralmente maior em plantas de regiões mais secas, com base em sua AFE geralmente mais baixa e seu N_{mass} similar, ou superior como neste estudo. Nitrogênio pode ser alocado em componentes estruturais, tais como lignina, em resposta ao estresse hídrico (MEIR et al., 2001). Assim um investimento no espessamento da epiderme das folhas, ou seja, um menor AFE confere uma maior capacidade para suportar condições de seca sem atingir um ponto de murcha permanente (MAXIMOV, 1929), conferindo uma maior conservação da água (WRIGHT et al., 2001). Altos níveis de irradiância podem convergir em uma saturação dos sistemas fotossintéticos de folhas com alto N_{area} , porém esse fator, apesar de importante, não parece ter sido preponderante nos nossos resultados, já que os dados micrometeorológicos (Figura 4) não divergiram entre os biomas. Assim, uma melhor conservação da água parece ser um resultado mais crucial de uma estratégia de alto N_{area} (WRIGHT et al., 2001).

A relação linear entre N e as taxas de fotossíntese observada tanto para *V. divergens* como para *C. americana* também foi relatada para várias espécies por Field & Mooney (1986) (Figuras 21 e 22). Na espécie *C. americana*, essa relação mostrou-se diferente entre os biomas, sendo que no Pantanal, houve um aumento em AFE , reduzindo N_{mass} , resultando em uma queda em N_{area} . Como a capacidade fotossintética das folhas e N são correlacionados, porque a maior parte do N da folha é encontrada no complexo fotossintético (FIELD & MOONEY, 1986; LAMBERS et al., 2008), uma redução no teor e/ou na atividade de Rubisco pode ter sido a causa da redução de A_{max} aqui observada. O fato de C_i e g_{smax} não se alterarem reforçam a ideia de que um fator não-estomático tenha sido o responsável por essa redução em A_{max} (GULÍAS et al., 2003) (Figuras 16 e 17). Porém, a redução de A_{max} em indivíduos do Pantanal parece ter sido compensada pela queda nos valores de R_e , já que R_e representava em média apenas 7% de A_{max} (bem inferiores aos cerca de 11% de A_{max} verificados para indivíduos do Cerrado) (Figura 16).

Mesmo em um ambiente com alta disponibilidade hídrica como o Pantanal, a $EIUA$ não se alterou, ou seja, *C. americana* manteve uma estratégia de conservação

de água, o que pode ser um indicativo de sua origem de ambientes secos (Figura 22). Geralmente plantas que possuem um comportamento conservador (PASSIOURA, 1982) em relação ao uso da água, visando uma maior resistência à seca, possuem uma maior taxa de sobrevivência, associada porém a uma característica intrínseca de uma taxa de crescimento mais lento (KRAMER & KOZLOWSKI, 1991; WANG et al., 1998), o que pode ser um problema para *C. americana* no Pantanal em anos com inundações mais prolongadas.

A *EIUN* de *C. americana* apresentou um aumento no Pantanal, atingindo uma média de $8,45 \pm 0,38 \mu\text{mol (CO}_2\text{) g}^{-1} \text{ (N) s}^{-1}$, bem superior àquela obtida para os indivíduos do Cerrado ($6,48 \pm 0,29 \mu\text{mol (CO}_2\text{) g}^{-1} \text{ (N) s}^{-1}$) e excepcionalmente elevada em comparação com outras espécies tropicais (MEIR et al., 2007). Comportamento semelhante ocorreu com os resultados de *EIUP* ($144,12 \pm 6,60 \mu\text{mol (CO}_2\text{) g}^{-1} \text{ (P) s}^{-1}$ no Pantanal e $114,47 \pm 6,55 \mu\text{mol (CO}_2\text{) g}^{-1} \text{ (P) s}^{-1}$ no Cerrado), porém ambos se assemelham àqueles relatados por Raaimakers et al., (1995) (Figura 20). Nota-se que nem mesmo a redução de A_{max} em *C. americana* no Pantanal foi suficiente para reduzir *EIUN* e *EIUP*, isso porque N e P reduziram em maior proporção do que A_{max} . A redução na concentração de nutrientes foliares no Pantanal pode ter sido provocada pela diminuição na absorção ativa de nutrientes, provocada por uma possível redução dos níveis de ATP em condições anaeróbias (CHEN et al., 2005; FRITZ et al., 2004.; ISHIDA & CARVALHO, 2002; REHEN et al., 2009).

Os resultados encontrados para *V. divergens* denotam folhas com maiores N_{area} e *AFE* de indivíduos do Cerrado (Figura 13). As análises de regressão denotam que esse incremento em N foi proporcional, em média de $2,5 \text{g Kg}^{-1}$, com o aumento de *AFE* (Figura 21). As folhas com maior *AFE* tendem a ter menos material estrutural em relação aos componentes metabólicos, menor sombreamento interno e caminhos mais curtos de difusão de gás (LLOYD et al., 1992; PARKHURST, 1994; TERASHIMA & HIKOSAKA, 1995), o que provavelmente contribuiu para o aumento de A_{max} a ponto de se assemelhar a do Pantanal (Figura 16). As plantas de *V. divergens* no Cerrado apresentaram ainda menor R_e (Figura 16). Um alto investimento de nitrogênio a um relativamente baixo custo de respiração, como aqui observado, pode refletir a presença de nitrogênio não-estrutural armazenado

(CROMER et al., 1993; FIELD & MOONEY, 1986) possivelmente em Rubisco (AMTHOR, 1989; MILLARD, 1988; STITT & SCHUZE 1994, MEIR et al., 2001).

O fato de *EIUN* e da *EIUP* não terem apresentado diferenças significativas entre os biomas reforça a ideia de que existe um alto investimento, tanto de N quanto de P, em compostos fotossintéticos e uma elevada atividade específica da Rubisco (POORTER & EVANS, 1998; GULÍAS et al., 2003) (Figura 20). Adicionalmente, contribui para essa afirmação a relação observada de P com A_{max} e com R_e no Cerrado (Figura 21), isso porque as moléculas bioenergéticas, tais como ATP e NAD(P)H desempenham um papel fundamental nos processos metabólicos, como a fotossíntese e a respiração (ATWELL et al., 1999). O P ainda foi significativamente relacionado com o N para as duas espécies em ambos os biomas, apresentando uma estequiometria bem conservada, mesmo em locais onde P é baixo, como observado por Meir et al. (2001) (Figura 21).

A estratégia de conservação de água da *V. divergens* ficou evidenciada ao observarmos os resultados de g_{smax} , os quais foram menores em indivíduos do Cerrado. Essa regulação das perdas de água, no entanto, acarretou uma redução de C_i . Como a demanda por CO_2 permanece a mesma, há um aumento do gradiente de concentração de CO_2 , o que compensa a diminuição de g_{smax} (LAMBERS et al., 2008) (Figura 17). Assim A diminui menos do que a transpiração (MEDRANO et al., 2009), resultando no aumento da *EIUA*, como aqui verificado. Além disso, um investimento pesado em enzimas fotossintéticas também provoca um rebaixamento de C_i , e uma dada taxa fotossintética é possível a uma menor condutância estomática (HOFFMANN, 2005). Logo, essa capacidade de atingir uma mesma A_{max} a uma menor g_{smax} , não perdendo mais água do que os indivíduos do bioma Pantanal, parece ser o benefício de uma estratégia de maior N_{area} associada a uma assimilação mais eficiente de CO_2 , sugerindo uma maior especificidade da Rubisco (GALMES et al., 2007a). Contudo, essa estratégia possui um custo associado que seria o aumento do risco de herbivoria (WRIGHT et al., 2001).

Ao observarmos os resultados referentes ao *PCL*, notamos uma redução nos dados de *C. americana* no Pantanal. Em contrapartida, para *V. divergens* a redução ocorreu para os dados dos indivíduos do bioma Cerrado. Nossos resultados sugerem que as reduções no *PCL* de ambas as espécies foram causadas principalmente pela

redução na R_e de folhas (BOARDMAN, 1977, BJÖRKMAN, 1981, GIVNISH, 1988), em vez de mudanças na Φ (proporção de carbono fixado por unidade de quanta de luz), já que a eficiência quântica não apresentou grandes alterações entre os biomas. Conforme Lewis et al. (2000), o PCL possui uma correlação significativa com a R_e (Figura 19) e com a capacidade fotossintética. Embora não seja o principal fator fisiológico que afeta o PCL , a redução em A pode afetá-lo indiretamente através de efeitos na respiração (GIVNISH 1988; BROOKS et al., 1991), porque as mudanças na capacidade fotossintética alteram o turnover de proteína, o transporte ativo e a contabilidade dos processos primários para a respiração em folhas maduras (PENNING DE VRIES, 1975) (Figura 18). A correlação observada entre A_{max} e R_e ambas por base de massa (Figura 21 e 22) confirma essa ligação.

Não houve diferença sazonal significativa em A_{max} para ambas as espécies estudadas (Figura 16). Em *V. divergens* essa constância em A_{max} ocorreu mesmo com uma significativa variação sazonal em g_{smax} , que tendeu a ser maior durante a estação seca, repercutindo em maiores valores de C_i (Figura 17). Já para *C. americana*, a g_{smax} não apresentou diferença entre as estações, acompanhando o comportamento de A , porém notou-se maiores valores de C_i na estação seca. A pouca variação sazonal em parâmetros de trocas gasosas, independentemente do bioma, pode ser atribuída à capacidade das raízes acessarem uma fonte de águas subterrâneas (NEPSTAD et al., 1994), mesmo durante a estação seca (HAASE 1999; BIUDES et al., 2008; SANCHES et al., 2011; VOURLITIS et al., 2011). A capacidade das plântulas desenvolverem extensos sistemas radiculares antes do início da estação seca é um fator decisivo em um processo de invasão (HULBERT, 1955; ROCHÉ et al., 1994; MOKANY et al., 2006), isso porque as torna capazes de manter um melhor equilíbrio hídrico em períodos em que o abastecimento de água é inferior ao ideal e, portanto, mantendo suas taxas fotossintéticas líquidas (TSCHAPLINSKI & BLAKE, 1989a). Além disso, um maior desenvolvimento do sistema radicular permite maior oferta de nutrientes para os tecidos em expansão (RHODENBAUGH & PALLARDY, 1993).

Considerando que a estação seca serve como um gatilho para a floração, frutificação, início do crescimento do caule (BAKER et al., 2002; BORCHERT 1994; PEREIRA et al., 2002), há uma necessidade de translocação de

fotoassimilados e/ou nutrientes para sumidouros de crescimento. A mudança na distribuição dos nutrientes para suportar estes eventos fenológicos pode ter sido a causa de encontrarmos taxas de respiração no escuro mais altas durante a estação seca para *C. americana*, cujas floração e frutificação foram observadas nessa época.

A concentração de nutrientes foliares varia de acordo com a sazonalidade e com o tipo de solo (VITOUSEK & STANFORD, 1986; THOMPSON et al., 1992; BOEGER et al., 2005). Com exceção de N para *V. divergens*, no presente estudo essa variação sazonal ficou evidenciada, com concentrações mais elevadas de N e P observadas no período seco, assim como encontrado por Leitão & Silva (2004). Altos níveis de P assimilados pela planta no período seco podem significar um mecanismo de manutenção do estado nutricional da planta no momento em que há um investimento de energia na produção de folhas, ramos, ou na preparação para fase reprodutiva (LEITÃO & SILVA, 2004) (Figura 13). Tendo em vista que os níveis de P no solo são baixos tanto no Cerrado como no Pantanal (FRANCO et al., 2005; VOURLITIS et al., 2011), a oferta pode estar sendo proporcionada pela matéria orgânica, enriquecida pela deposição de material vegetal proveniente da queda de folhas nos meses anteriores à estação chuvosa (MENDES, 1996).

Inesperadamente, maiores valores de *EIUA* foram observados no período úmido para ambas as espécies estudadas (Figura 20). No caso de *V. divergens*, como não houve variação em *A*, isso ocorreu devido ao acentuado acréscimo em g_{smax} no período seco (WANG et al., 1998). Já para *C. americana*, os resultados de *EIUA* parecem ser consequência de um acréscimo em g_{smax} associado a uma redução em A_{max} , apesar de não significativos. Quando observamos os resultados de *EIUN* e *EIUP*, de uma forma geral, novamente notamos uma combinação de variações não significativas que acabaram convergindo em maiores valores de *EIUN* no período seco e *EIUP* não alterado para *V. divergens*. Entretanto, para *C. americana*, *EIUP* foi superior na estação úmida, com base nos seus menores valores de P, já que A_{max} não se alterou (Figura 20).

As relações entre *AFE*, N, P, A_{max} e R_e foram positivamente associadas uma com as outras em cada bioma tanto para *V. divergens* como para *C. americana* (Figuras 21 e 22). Observamos ainda que em alguns casos as inclinações foram diferentes entre os tipos de biomas para cada espécie, indicando que tanto a estrutura

da folha, como o conteúdo de nutrientes sofrem flutuações na colonização, a fim de manter um balanço positivo de carbono.

6 CONCLUSÃO

Como esperado na primeira hipótese deste trabalho, os resultados sugerem que no Pantanal a espécie *C. americana*, que vem colonizando esse bioma nos últimos anos, tem uma capacidade fotossintética semelhante à da *V. divergens*, que é uma espécie já adaptada a ambientes úmidos.

Contrariando parte da segunda hipótese deste trabalho, os resultados denotam declínios significativos na capacidade fotossintética de *C. americana* no Pantanal. A espécie apresentou estratégia conservadora do uso da água associado a uma taxa de crescimento lento o que pode ser um problema em anos com inundações mais prolongadas. Desta forma, o processo de invasão de *C. americana* no Pantanal parece depender principalmente do pulso de inundação, mais do que de suas adaptações fisiológicas, sendo beneficiada em anos mais secos.

A *V. divergens* não apresentou declínios na capacidade fotossintética no Cerrado, confirmando parte das expectativas descritas na segunda hipótese. Isso foi possível em razão do artifício fisiológico adotado de aumento no N_{area} associado à assimilação de CO_2 mais eficiente, além de maior *EIUA*, permitindo assim atingir a mesma A_{max} com menores valores de g_{smax} . Esses indícios sugerem maior plasticidade fisiológica dessa espécie, a ponto de possibilitar uma expansão para ambientes mais secos.

7 BIBLIOGRAFIAS CITADAS

AALTO, T.; JUUROLA, E. A three-dimensional model of CO₂ transport in airspaces and mesophyll cells of a silver birch leaf. **Plant Cell Environ**, v.25, p.1399-1409, 2002.

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

AERTS, R.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Adv. Ecol. Res.**, v.30, p.1-67, 2000.

AMTHOR, J.S. **Respiration and Crop Productivity**. Springer-Verlag, Berlin. 1989.

ARCHER S. Development and Stability of Grass/Woody Mosaics in a Subtropical Savanna Parkland, Texas, U.S.A. **Journal of Biogeography**, v.17, p.453-462. 1990.

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

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

ATWELL, B.J.; KRIEDEMANN, P.E.; TURNBULL, C.G.N. **Plants in Action: Adaptation in Nature, Performance in Cultivation**. MacMillan Education Australia, Melbourne, 1999.

BAKER, T.R.; AFFUM-BAFFOE, K.; BURSLEM, D.F.R.P.; SWAINE, M.D. Phenological differences in tree use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. **Forest Ecol. and Management**, v.171, p.261-274, 2002.

BARUCH, Z.; GOLDSTEIN, G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. **Oecologia**, v.121, p.183-192, 1999.

BERTNESS, M.D. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. **Ecology**, v.65, p.370-381, 1984.

BIUDES, M.S.; VALENTINI, C.M.A.; CAMPELO JR. J.H.; NOGUEIRA, J.S. Estimativa da evapotranspiração numa pastagem mista, em condições de cerrado, pelos métodos de razão de Bowen e Penman-Monteith. **Ciência e Natura**, v.30, p.71-86, 2008.

BJÖRKMAN, O. **Responses to different quantum flux densities**. In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12A. Eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler. Springer-Verlag, Berlin, p.57-107, 1981.

BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annu. Rev. Plant Physiol**, v.28, p.355-377, 1977.

BOEGER, M.R.T.; WISNIEWSKI, C.; REISSMANN C.B. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. **Acta bot. bras**, v.19, p.167-181, 2005.

BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v.75, p.1437-1449, 1994.

BRAGA, J.M.; DeFELIPE, B. Determinação espectrofotométrica de fósforo em extratos de solos e plantas. **Rev. Ceres**, v.21, p.73-85, 1974.

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

BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; ZHANG, Y.; HAO, GUANG-YOU. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Braz. J. Plant Physiol.**, v.20, n.3, p.233-245, 2008.

CARSWELL, F.E.; MEIR, P.; WANDELLI, E.V.; BONATES, L.C.M.; KRUIJT, B.; BARBOSA, E.M.; NOBRE, A.D.; GRACE, J.; JARVIS, P.G. Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. **Tree Physiol.**, v.20, p.179-186, 2000.

CHEN, H.; QUALLS, R.G.; BLANK, R.R. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. **Aquatic Botany**, v.82, p.250-268, 2005.

COSTE, S.; ROGGY, J.C.; IMBERT, P.; BORN, C.; BONAL, D.; DREYER, E. Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. **Tree Physiol.** v.25, p.1127-1137, 2005.

CRAWFORD, R.M.M. **Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution.** In *Advances in Ecol. Res.* vol. 23, (eds. M. Begon and A.H. Fitter). Academic Press, New York, p. 93-185, 1992.

CROMER, R.N., KRIEDMANN, P.E., SANDS, P.J. & STEWART, L.G. Leaf growth and photosynthetic response to nitrogen and phosphorus in seedling trees of *Gmelina arborea*. **Aust. J. Plant Physiol.** v.20, p.83-98, 1993.

CUNNINGHAM, S.A., SUMMERHAYES, B. & WESTOBY, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecol. Monographs**, v.69, p.569-588, 1999.

DA CUNHA C.N.; JUNK, W.J.; LEITÃO FILHO, H.F. Floristic and physiognomic types of arboreal vegetation of the Pantanal of Poconé, Mato Grosso. **Amazoniana**, v.19, p.159-184, 2007.

DA CUNHA, C.N., JUNK, W.J. Distribution of woody plants communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. **Int. J. Ecol. Environ. Sci.**, v.27, n.525, p.63-70, 2001.

DA CUNHA, C.N.; JUNK, W.J. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. **Appl. Veg. Sci.**, v.7, p.103-110, 2004.

DALMOLIN, Â.C.; DALMAGRO, H.J.; LOBO, F. DE A.; ANTUNES JR.M.Z.; ORTÍZ, C.E.R.; VOURLITIS G.L. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* (Vochysiaceae) an invasive species in the Brazilian Pantanal. **Braz. J. Plant Physiol.**, v.24, n.2, p.75-84, 2012.

DOMINGUES, T.F.; BERRY, J.A.; MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R. Parameterization of canopy structure and leaf-level gas

exchange for an eastern Amazonian tropical rain forest (Tapajos National Forest, Pará, Brazil). **Earth Interact.**, v.9, p.1-23, 2005.

DREW, M.C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **An. Rev. Plant Physiol.**, v.48, p.223-250, 1997.

DUBOIS J.J.B.; FISCUS E.L.; BOOKER F.L.; FLOWERS M.D. & REID C.C. Optimizing the statistical estimation of the parameters of the Farquhar-von Caemmerer-Berry model of photosynthesis. **New Phytologist.**, v.176, p.402-414, 2007.

EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **Bot. Rev.** v.38, p.201-341, 1972.

ELLSWORTH, D.S.; REICH, P.B. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. **Ecology**, v.77, p.581-594, 1996.

EPRON, D.; GODDARD, D.; CORNIC, G.; GENTRY, B. Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistance to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). **Plant, Cell. Environ.**, v.18, p.43-51, 1995.

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

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

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

FERNÁNDEZ, M.D. Changes in photosynthesis and fluorescence in response to flooding in emerged and submerged leaves of *Pouteria orinocoensis*. **Photosynthetica**, v.44, n.1, p.32-38, 2006.

FIELD, C.; MOONEY, H.A. **The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. On the Economy of Plant Form and Function** (ed. T. Givnish), Cambridge University Press, Cambridge. pp. 25-55. (1986).

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

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

FRITZ, K.M.; EVANS, M.A.; FEMINELL, A.J.W. Factors affecting biomass allocation in the riverine macrophyte *Justicia americana*. **Aquatic Botany**. v.78, p.279-288, 2004.

FUNK, J.L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. **J. Ecology**, v.96, p.1162-1173, 2008.

GALMÉS, J.; FLEXAS, J.; SAVÉ, R.; MEDRANO, H. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. **Plant Soil**, v.290, p.139-155, 2007a.

GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. **Aust. J. Plant Physiol.**, v.15, p.63-92, 1988.

GOLDSTEIN, G.; RADA, F.; RUNDEL, P.; AZÓCAR, A.; OROZCO, A. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. **Ann. Sci. For.**, v.46, p. 448-453, 1989.

GOLTERMAN, H.L.; CLYMO, R.S.; OHNSTAD, M.A.M. **Methods for physical and chemical analysis of fresh water**. Oxford: Blackwell, 1978.

GUAN, L.L. & WEN D.Z. More nitrogen partition in structural proteins and decreased photosynthetic nitrogen-use efficiency of *Pinus massoniana* under in situ polluted stress. **J. Plant Res.**, v.124, p.663-673, 2011.

GULÍAS, J.; FLEXAS, J.; MUS, M.; CIFRE, J.; LEFI, E.; MEDRANO, H. Relationship between Maximum Leaf Photosynthesis, Nitrogen Content and Specific Leaf Area in Balearic Endemic and Non-endemic Mediterranean Species. **An. Bot.**, v.92, p.215-222, 2003.

HAASE, R. Litterfall and nutrient return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. **Forest Ecol. Manag.**, v.117, p.29-147, 1999.

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

HE, J.S.; WANG, Z.; WANG, X.; SCHMID, B.; ZUO, W.; ZHOU, M.; ZHENG, C.; WANG, M. & FANG, J. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. **New Phytologist**, v.170, p.835-848, 2006.

HELDT, H.W.; RAPLEY, L. Specific transport of inorganic phosphate, 3-phosphoglycerate and dihydroxy-acetone phosphate and of dicarboxylate across the inner membrane of spinach chloroplasts. **FEBS Letters.**, v.10, p.143-8, 1970.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO A.C.; MOREIRA, M.Z.; HARIDASAN, M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Funct. Ecology**, v.19, p.932-940, 2005.

HULBERT, L. C. Ecological studies of *Bromus tectorum* and other annual bromegrasses. **Ecol. Monog.**, v.25, p.181-213, 1955.

ISHIDA, F.Y.; CARVALHO, C.J.R. Respostas de pupunheiras (*Bactris gasipaes* Kunth) jovens ao alagamento. **Pesq. Agrop. Bras.**, v.37, p.1231-1237, 2002.

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

JACOB, J.; LAWLOR, D.W. Stomatal and Mesophyll Limitations of Photosynthesis in Phosphate Deficient Sunflower, Maize and Wheat Plants. **J. Exp. Bot.** v.42, p.1003-1011, 1991.

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

JUNK, W.J.; DA CUNHA, C.N.; WANTZEN, K.M.; PETERMANN, P.; STRÜSSMANN, C.; MARQUES, M.I.; ADIS, J. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. **Aquat. Sci.**, v.68, p.278-309, 2006.

KENZO, T.; ICHIE, T.; WATANABE, Y.; YONEDA, R.; NINOMIYA, I.; KOIKE, T. Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in tropical rain forest. **Tree Physiol.**, v.26, p.865-873, 2006.

KITAJIMA, K.; MULKEY, S.S.; SAMANIEGO, M.; WRIGHT, S.J. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. **Am. J. Botany.**, v.89, p.1925-1932, 2002.

KOHLI, R.K.; JOSE S.; SINGH, H.P.; BATISH, D.R. *Invasive Plants and Forest Ecosystems*, CRC Press, New York, p.456, 2009.

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

KRAMER, P.J.; KOZLOWSKI, T.T. **Physiology of Woody Plants**. Academic Press, New York, pp. 248-302, 1991.

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

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

LEITÃO, A.C. & DA SILVA, O.A. Variação sazonal de macronutrientes em uma espécie arbórea de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. **Rodriguésia**, v.55, p.127-136, 2004.

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

LITE, S.J.; J.C. STROMBERG. Surface water and ground-water thresholds for maintaining *Populus-Salix* forests, San Pedro River, Arizona. **Biolog. Conserv.**, v.125, p.153-167, 2005.

LLOYD, J.; SYEVERTEN, J.P.; KRIEDEMANN, P.E.; FARQUHAR, G.D. Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. **Plant, Cell Environ.**, v.15, p.873-899, 1992.

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

LONG, S.P.; ZHU, X.; NAIDU, S.L.; ORT, D.R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? **Plant, Cell Environ.**, v.29, p.315-330, 2006.

LOPES, A.S.; COX, F.R. Cerrado vegetation in Brazil: an edaphic gradient. **Agron. J.**, v.69, p.828-831, 1977.

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

MACK, R.N.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W.M.; EVANS, H.; CLOUT, M.; BAZZAZ, F.A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecol. Appl.**, v.10, p.689-710, 2000.

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

MAURENZA, D.; MARENCO, R.A.; PIEDADE, M.T.F. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. **Acta Amazônica.**, v.39, p.519-526, 2009.

MAURENZA, D.; MARENCO, R.A.; PAROLIN, P.; PIEDADE, M.T.F.: Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. **Aquatic Bot.**, v.96, p.7-13, 2011.

MAXIMOV, N.A. **The Plant in Relation to Water. A Study of the Physiological Basis of Drought Resistance.** Allen & Unwin, London, 1929.

McDOWELL, N.; POCKMAN, W.T.; ALLEN, C.D.; BRESHEARS, D.D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D.G.; YEPEZ, EA. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytolog.** doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x. (2008).

McKEE, W.H.; McKEVLIN, M.R. Geochemical processes and nutrient uptake by plants in hydric soils. **Environ. Toxic. Chemist.**, v.12, p.2197-2207, 1993.

MEDINA, E. **Physiological ecology of neotropical savanna plants.** In Ecology of Tropical Savannas. Ecological Studies Series 42. Eds. B.J. Huntley and B.H. Walker. Springer-Verlag, Berlin, p.308-335, 1982.

MEDINA, E.; FRANCISCO, M. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. **Tree Physiol.**, v.14, p.1367-1381, 1994.

MEDRANO, H.; FLEXAS, J.; GALMÉS, J. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms, **Plant Soil**, v.317, p.17-29, 2009.

MEIR, P.; GRACE, J.; MIRANDA, A.C. Leaf respiration in two tropical rainforests: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. **Funct. Ecology**, v.15, p.378-387, 2001.

MENDES, J.A. **Distribuição espacial, fenologia e compartimentação de três espécies de Qualea (Vochysiaceae) na Reserva Biológica de Mogi-Guaçu - SP.** Rio Claro, Instituto de Biociências, UNESP, 201 p. Tese de Doutorado, 1996.

MIAO Z.W.; XUM.; LATHROP J.R. & WANG Y.F. 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. **Plant, Cell Environ.**, v.32, p.109-122, 2009.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.; MANGABEIRA, P.A. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa Americana* seedlings to soil flooding. **Environ. Exp. Bot.**, v.50, p.221-231, 2003.

MILLARD, P. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. **Plant, Cell Environ.**, v.11, p.1-8, 1988.

MOKANY, K.; RAISON, R.J.; PROKUSHKIN, A.S. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. **Global Change Biology**, v.12, p.84-96, 2006.

MOONEY, H.A.; FERRAR, P.J. & SLATYER, R.O. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of Eucalyptus. **Oecologia**, v.36, p.103-111, 1978.

NEPSTAD, D.C.; DE CARVALHO, C.R.; DAVIDSON, E.A.; JIPP, P.H.; LEFEBVRE, P.A.; NEGREIROS, G.H.; DA SILVA, E.D.; STONE, T.A.; TRUMBORE, S.E.; VIEIRA, S. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, v.372, p.666-669, 1994.

ÖGREN, E. & J.R. EVANS. Photosynthetic light-response curves I. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion. **Planta**, v.189, p.182-190, 1993.

OLIVEIRA, V.C.; JOLY, C.A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth response. **Trees**. v.24, p.185-193, 2010.

OSUNKOYA, O.O.; BAYLISS, D.; PANETTA, D & VIVIAN-SMITH, G. Variation in ecophysiology and carbon economy of invasive and native woody vines of riparian zones in south-eastern Queensland. **Aust. Ecology**, v.35, p. 636-649, 2010.

PARKHUST, D.F. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. **New Phytol.**, v.126, p.449-479, 1994.

PAROLIN, P.; WALDHOFF, D.; PIEDADE, M.T.F. **Gas Exchange and Photosynthesis**. In: Junk, W, Piedade, M.T.F., Wittmann, F; Schoengart, J, Parolin, P. (Org.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. - Dordrecht: Springer, p.195-214, 2010.

PASSIOURA, J.B., Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND, H. ZIEGLER (Editors), **Physiol. Plant Ecol.**, v.2, Springer, Berlin, p.5-30, 1982.

PENNING DE VRIES, F.W.T. Cost of maintenance processes in plant cells. **Ann. Bot.**, v.39, p.77-92, 1975.

PEREIRA, R. DA S.; DOS SANTOS, J.; TRIBUZY, E.S.; CHAMBERS, J.Q.; NAKAMURA, S.; HIGUCHI, N. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in central Amazon, Brazil. **Forest Ecol. Manag.**, v.166, p.295-301, 2002.

POORTER, H.; EVANS, J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v.116, p.26-37, 1998.

POTT, A.; POTT, V.J. **Plantas do Pantanal**. Corumbá, Embrapa - CPAP. (1994).

RAAIMAKERS, D.; BOOT, R.G.A.; DIJKSTRA, P.; POT, S.; PONS, T. Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rain forest trees. **Oecologia**, v.102, p.120-125, 1995.

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

RAO, M.; TERRY, N. Leaf phosphate status, photosynthesis and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange and Calvin cycle enzymes. **Plant Physiol.**, v.90, p.814-19, 1989.

REHEM, B.C.; ALMEIDA, A.F.; MIELKE, M.S.; GOMES, F.P. Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. **Rev. Bras. Frutic.**, Jaboticabal, v.31, p.805-815, 2009.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. Leaf Structure (Specific Leaf Area) Modulates Photosynthesis-Nitrogen Relations: Evidence from within and Across Species and Functional Groups. **Funct. Ecol.**, v.12, p.948-958, 1998.

REJMÁNEK, M.; RICHARDSON, D.M. What attributes make some plant species more invasive? **Ecology.**, v.77, p.1655-1661, 1996.

RHODENBAUGH, E.J.; PALLARDY, S.G. Water stress, photosynthesis and early growth patterns of cuttings of three *Populus* clones. **Tree Physiology.**, v.13, p.213-226, 1993.

ROCHÉ, B. F.; ROCHÉ, C.T.; CHAPMAN, R.C. Impacts of grassland habitat on yellow starthistle (*Centaurea solstitialis* L.) invasion. **Northwest Sci.**, v.68, p.86-96, 1994.

RODERICK, M.L.; BERRY, S.L.; NOBLE, I.R. & FARQUHAR, G.D. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves. **Funct. Ecol.**, v.13, p.683-695, 1999.

SAGE, R.F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. **Photosynth. Res.**, v.39, p.351-368, 1994.

SALA, A.; SMITH, S.D. & DEVITT, D.A. Water use by *Tamarix ramosissima* and associate phreatophytes in a Mojave Desert floodplain. **Ecol. Appl.**, v.6, p.888-898, 1996.

SANCHES, L.; VOURLITIS, G.L.; ALVES, M.C.; PINTO JR.O.B.; NOGUEIRA, J.S. Seasonal Patterns of Evapotranspiration for a *Vochysia divergens* Forest in the Brazilian Pantanal. **Wetlands.**, v.31, p.1215-1225, 2011.

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

SARMIENTO, G. **The ecology of neotropical savannas**. Harvard University Press, England, 235p. (1984).

SCHULZE, E.D.; KELLIHER, F.M.; KORNER, C.; LLOYD, J. & LEUNING, R. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. **An. Rev. Ecol. Syst.**, v.25, p.629-660, 1994.

SCHULZE, E.D.; WILLIAMS, R.J.; FARQUHAR, G.D.; SCHULZE, W.; LANGRIDGE, J.; MILLER, J.M. & WALKER, B.H. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. **Aust. J. Plant Physiol.**, v.25, p.413-425, 1998.

SENDALL, K. M.; VOURLITIS, G. L. AND LOBO, F. DE A. Seasonal variation in the maximum rate of leaf gas exchange of canopy and understory tree species in an Amazonian semi-deciduous forest. **Braz. J. Plant Physiol.**, v.21, n.1, p.65-74, 2009.

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

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

SILVA, M.P.; MAURO, R.A.; MOURÃO, G.M.; COUTINHO, M. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. **Rev. Bras. Bot.**, v.23, n.2, p.143-152, 2000.

SINCLAIR T.R.; PURCELL L.C.; SNELLER, C.H.: Crop transformation and the challenge to increase yield potential. **Trends Plant Sci.**, v.9, p.70-75, 2004.

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

SPECHT, R.L.; SPECHT, A. Canopy structure in Eucalyptus dominated communities in Australia along climatic gradients. **Acta Oecol-Oec Plant.**, v.10, p.191-213, 1989.

STITT, M.; SCHUZE, D. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth-an exercise in molecular ecophysiology. **Plant, Cell Environ.**, v.17, p.465-487, 1994.

STITT, M.; HUBER, S.; KERR, P. **Control of photosynthetic sucrose formation.** In The biochemistry of plants. A comprehensive treatise, vol 10. Eds. Hatch MD and Broadman NK. Academic Press, New York. p.327-409, 1987.

SU, Y.; ZHU, G.; MIAO, Z.; FENG, Q.; CHANG, Z. Estimation of parameters of a biochemically based model of photosynthesis using a genetic algorithm. **Plant, Cell Environ.** v.32, p.1710-1723, 2009.

TERASHIMA, I.; HIROSAKA, K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. **Plant, Cell Environ.**, v.18, p.1111-1128, 1995.

TERRY, N.; ULRICH, A. Effects of phosphorus deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar beet. **Plant Physiol.**, v.51, p.43-7, 1973.

THOMPSON, J.; PROCTOR, J.; VIANA, V.; MILLIKEN, W.; RATTER, J.A.; SCOTT, D.A. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. **J. Ecol.**, v.80, p.689-703, 1992.

THORNLEY, J.H.M. **Mathematical models in plant physiology**. Academic Press, London. p.92-110, 1976.

TROXLER-GANN, T.G.; CHILDERS, D.L.; RONDEAU, D.N. Ecosystem structure, nutrient dynamics and hydrologic relationships in tree islands of the southern Everglades, Florida, USA. **For. Ecol. Manag.**, v.214, p.11-27, 2005.

TSCHAPLINSKI, T.J.; T.J. BLAKE. Water relations, photosynthetic capacity, and root/shoot partitioning of photosynthate as determinants of productivity in hybrid poplar. **Can. J. Bot.**, v.67, p.1689-1697, 1989a.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD JR., R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **An. Rev. Ecol. Syst.**, v.17, p.137-167, 1986.

VITOUSEK, P.M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v.65, p.285-298, 1984.

VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B.; MATSON, P.A. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? **Oecologia**. v.84, p.362-370, 1990.

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

Von CAEMMERER, S.; EVANS, J.R. Enhancing C₃ Photosynthesis. **Plant Physiol.**, v.154, p.589-592, 2010.

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

WANG, J.R.; HAWKINS, C.D.B.; LETCHFORD, T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes. **Forest Ecol. Manag.**, v.112, p.233-244, 1998.

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

WILKINSON, S.; DAVIES, W.J. ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants. **Plant, Cell Environ.**, v.25, p.195-210, 2002.

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

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

WULLSCHLEGER, S.D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C_3 plants a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. **J. Exp. Bot.**, v.44, p.907-920, 1993.

ZENG, W.; ZHOU, G.S.; JIA, B.R.; JIANG, Y.L.; WANG, Y. Comparison of parameters estimated from A/C_i and A/C_c curve analysis. **Photosynthetica**, v.48, n.3, p.323-331, 2010.