

**Daniel Maurenza de Oliveira**

**Respostas ecofisiológicas de plântulas de duas espécies arbóreas de  
diferentes estágios sucessionais da várzea, Amazônia Central**

Orientadora: Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade

Co-Orientador: Dr. Ricardo Antonio Marengo Mendoza

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em ECOLOGIA.

Manaus, Amazonas

Abril de 2007

O48 Oliveira, Daniel Maurenza  
Respostas ecofisiológicas de plântulas de duas espécies arbóreas de diferentes estágios sucessionais da várzea, Amazônia Central / Daniel Maurenza Oliveira. --- Manaus : [s.n.], 2007.  
38 p.

Dissertação (mestrado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2007  
Orientador(a) :Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade  
Área de concentração : Ecologia

1. Ecofisiologia. 2. Estratégia adaptativa. 3. Várzea. 4. *Cecropia latiloba*. 5. *Pouteria glomerata*. I. Título.

CDD 581.5

### **Sinopse**

Estudou-se as respostas ecofisiológicas de duas espécies de plântulas arbóreas da várzea, Amazônia Central. As duas espécies selecionadas pertencem a diferentes estágios sucessionais e este trabalho objetivou compreender os seus comportamentos de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e crescimento, frente a diferentes condições de inundação e luminosidade, ao longo de 6 meses de tratamento.

### **Palavra-chave**

*Cecropia latiloba*, *Pouteria glomerata*, Adaptação, Pioneira, Secundária

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais INPA/UFAM e a Coordenação do curso de Ecologia pelo apoio acadêmico e oportunidades oferecidas pelo curso.

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pela bolsa de estudo concedida durante o curso de Pós Graduação.

Ao Projeto INPA/Max-Planck pelo apoio financeiro e estrutural para a realização deste trabalho.

À minha orientadora Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade pelo suporte científico e infra-estrutura concedida. Em particular, agradeço à convivência extra-acadêmica prestada durante essa importante etapa da minha carreira.

Ao meu co-orientador Dr. Ricardo Marengo pelas inúmeras ajudas prestadas em momentos de desespero com a aparelhagem eletrônica, bem como as discussões científicas recorrentes do trabalho e amizade que se estabeleceu.

À Dra. Maria Regina Moraes pelas sugestões prestadas a este trabalho.

Aos amigos de curso que de forma direta e indireta colaboraram com os meus conhecimentos adquiridos, dentre eles, Helder, Ricardo e Joana. Agradecimentos especiais são dados a Sinomar Junior, Carlos Leandro e Aline Lopes, pelo convívio diário e amizade incondicional.

Á todos os integrantes do Projeto INPA/Max-Planck que são companhias diárias, e muitas vezes contribuíram para o desenvolvimento deste projeto. Dentre estes, agradeço a Cristiane, Astrid, Jochen, Florian e Araceli pelas discussões científicas, bem como Celso, Lucia, Valdeney, Edivaldo e Wallace pela logística prestada.

Aos meus pais Elizabeth Castro Maurenza de Oliveira e Nilton de Oliveira e irmão Rodrigo Maurenza de Oliveira pelo apoio familiar e suporte educacional concedido durante a minha vida, bem como os amigos da minha terra natal.

## RESUMO

O pulso de inundação, responsável pela alta dinâmica existente nas áreas alagáveis da Amazônia, submete as florestas da margem dos rios a uma inundação anual, periódica e monomodal. Co-atuando com a inundação, um gradiente de luminosidade é observado. De forma a entender os mecanismos para o estabelecimento das plantas em áreas alagáveis, foram investigadas as adaptações ecofisiológicas de duas espécies de diferentes estágios sucessionais à inundação e luminosidade. Neste estudo as espécies selecionadas foram *Cecropia latiloba*, uma pioneira tolerante a inundação e *Pouteria glomerata*, uma secundária tardia tolerante a sombra. Ao longo de seis meses foram feitas medidas mensais de trocas gasosas (assimilação fotossintética, condutância estomática, razão da concentração de CO<sub>2</sub> intracelular / concentração de CO<sub>2</sub> do ambiente, eficiência no uso da água) e fluorescência da clorofila *a*, bem como de altura e número de folhas em 20 plântulas retiradas da Ilha da Marchantaria. Utilizou-se uma folha por plântula (totalmente expandida e exposta à luz solar), as quais foram submetidas a duas intensidades de luz e inundação (n = 5) durante seis meses. Após esse período, foi medida a área foliar e, posteriormente, as plântulas foram divididas em folha, caule e raiz, para obtenção da massa seca. Os resultados revelam que o melhor desenvolvimento de *C. latiloba* tem forte relação com a alta disponibilidade de luz, quando a planta apresentou melhores condições quanto aos parâmetros de trocas gasosas e crescimento, entretanto, independente do tratamento, esta espécie investiu biomassa em altura (alongamento do caule) e promoveu maior troca foliar. Já a eficiência quântica foi menor sob muita luz e maior na ausência de inundação. Quanto a *P. glomerata*, os dados demonstram que esta espécie é mais afetada pela inundação, com decréscimos do desempenho nos parâmetros de trocas gasosas e eficiência quântica. *P. glomerata* demonstrou outra estratégia de crescimento, diminuindo o investimento em altura e mantendo as suas folhas. Os resultados demonstraram que a espécie pioneira, mais abundante em baixas altitudes de áreas alagáveis, apresenta eficiente estratégia para seu estabelecimento, como alta produção de raízes adventícias, a fim de manter o metabolismo durante longo tempo de inundação, e respostas fisiológicas e morfológicas favoráveis a ambientes com alta luminosidade. Já a espécie secundária tardia demonstrou uma alta relação da redução do metabolismo com a inundação, o que pode decorrer da ativação do metabolismo anaeróbico. A fase aquática, somatório da inundação e pouca luz para plântulas de áreas alagáveis, caracteriza um ambiente temporariamente desfavorável. Para tolerar esse período, *C. latiloba* e *P. glomerata* apresentam respostas ecofisiológicas que justificam o seu estabelecimento para as condições impostas pelo pulso de inundação.

## ABSTRACT

The flood pulse, responsible for the high dynamic in the Amazon floodplains, submits the forests along the river banks to an annual, periodical and monomodal flood. Co-acting with the flooding, a light gradient takes place. To understand the establishment mechanisms of seedlings in floodplains, the ecophysiology adaptation of two distinct successional strategies species to flood and luminosity was investigated. In this study the selected species were *Cecropia latiloba*, a flood-tolerant pioneer and *Pouteria glomerata* a late secondary shade-tolerant. Along the period of six months, monthly measures of gas exchange were made (photosynthetic assimilation, stomatal conductance, ratio of intercellular CO<sub>2</sub> concentration to CO<sub>2</sub> concentration in the curvette and water use efficiency) and the chlorophyll *a* fluorescence, as well as the height and number of leaves in 20 seedling taken from the Marchantaria island. One single leaf per seedling (fully expanded and light exposed) was selected and subjected to two light intensities and flood regimes (n = 5). After this period, the leaf area was measured and subsequently, the seedlings were divided in leaves, stem and root, to obtain the dry mass. The results reveal that the optimal development of *C. latiloba* is strongly related to high light availability, when the seedlings showed the highest values of gas exchange and growth, however, independently of the treatment, this species allocated biomass in height (elongation stem) and the leaf turnover. On the other hand, the water use efficiency decreased under higher light, and increased in the absence of flood. For *P. glomerata*, the data shows that the specie is more affected by the flood, decreasing gas-exchange and quantum efficiency rates. *P. glomerata* demonstrated a different growth strategy, decreasing the investment in height and maintaining its leaves. The results show that the pioneer species, very abundant in lower parts of floodplains, perform a more efficient strategy for its establishment, as high production of adventitious roots, in order to allow the maintenance of the metabolism during longer periods of flooding and the physiological and morphological responses in favor environments with high light. However, this late secondary showed strong relation of metabolic reduction with the flood, what may be a consequence of the anaerobic metabolism activation. During the aquatic phase, the sum of flooding and low light for seedlings characterizes a temporary unfavorable condition in floodplains. To tolerate this period, *C. latiloba* and *P. glomerata* show distinct eco-physiological responses that justify their establishment under the conditions imposed by the flood pulse.

## ABREVIACOES

A	Assimilao Fotossinttica, em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
AF	rea Foliar, em mm
AFE	rea Foliar Especfica
Ci/Ca	Razo da concentrao intercelular / concentrao atmosfrica de $\text{CO}_2$
EUA	Eficincia do Uso da gua, em $\mu\text{mol CO}_2 \cdot (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$
Fv/Fm	Eficincia Quntica
gs	Condutncia Estomtica, em $\text{mmol de H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
I	Inundado
ML	Muita Luz
NI	No Inundado
DFF	Densidade de fluxo de ftons, em $\mu\text{mol de ftons m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
PC	Ponto de Compensaco, em $\mu\text{mol de ftons m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
PL	Pouca Luz
PSII	Fotossistema II
R/PA	Razo Raiz / Parte Area
RN	Respirao Noturna, em $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
RMF	Razo Massa Foliar
TCR	Taxa de Crescimento Relativo
$\phi$	Mximo Rendimento Quntico Aparente, em $\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol}^{-1}$ de ftons

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localização da área de estudo (Fonte INPE, 1999) No detalhe, o posicionamento da Ilha da Marchantaria em relação ao município de Manaus - AM. 1 = Manaus; 2 = Ilha da Marchantaria.....	<b>6</b>
<b>Figura 2.</b> Esquema para interpretação da Curva de resposta à luz. A = Assimilação Fotossintética, DFF = densidade de fluxo de fótons, RN = Respiração Noturna, PC = Ponto de Compensação. $\phi$ = Máximo Rendimento Quântico Aparente.....	<b>9</b>
<b>Figura 3.</b> Assimilação Fotossintética (A), Condutância Estomática (gs), razão Concentração de CO <sub>2</sub> interna / Concentração de CO <sub>2</sub> externa (Ci/Ca) e Eficiência do Uso da Água (EUA) em <i>Cecropia latiloba</i> , na fase pré-tratamentos (terrestre) e durante 6 meses de experimentação (4 tratamentos). $\diamond$ indica diferença entre os tratamentos. * indica diferença entre fase terrestre e o mês.....	<b>13</b>
<b>Figura 4.</b> Assimilação Fotossintética (A), Condutância Estomática (gs), razão Concentração de CO <sub>2</sub> interna / Concentração de CO <sub>2</sub> externa (Ci/Ca) e Eficiência do Uso da Água (EUA) em <i>Pouteria glomerata</i> , na fase pré-tratamentos (terrestre) e durante 6 meses de experimentação (4 tratamentos). $\diamond$ indica diferença entre os tratamentos. * indica diferença entre fase terrestre e o mês.....	<b>14</b>
<b>Figura 5.</b> Resposta da Assimilação Fotossintética (A) ao longo gradiente de luz (DFF – Densidade de Fluxo de Fótons) das duas espécies estudadas. (a) fase pré-tratamento (terrestre); (b) primeiro mês; (c) segundo mês; (d) terceiro mês; (e) quarto mês; (f) quinto mês; (g) sexto mês.....	<b>16 e 17</b>
<b>Figura 6.</b> Assimilação fotossintética máxima (A <sub>max</sub> ), obtidos sob DFF = 1500 $\mu\text{mols m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , Máximo rendimento quântico aparente ( $\phi$ ), Ponto de Compensação (PC) e Respiração Noturna (RN) de <i>Cecropia latiloba</i> e <i>Pouteria glomerata</i> na fase terrestre e durante 6 meses de experimentação. As regressões lineares apresentaram R <sup>2</sup> mínimo de 0,98.....	<b>18</b>
<b>Figura 7.</b> Eficiência quântica produzida (Fv/Fm) nos quatro tratamentos, antes e durante 6 meses de experimento. Valores abaixo da linha pontilhada indicação fotoinibição (de acordo com Bolhàr-Nordenkampf & Oqüist, 1993).....	<b>20</b>
<b>Figura 8.</b> Número de folhas (a) e altura (b) durante a fase terrestre e após 6 meses de experimento (n = 20).....	<b>21</b>
<b>Figura 9.</b> Biomassa total e de suas frações após 6 meses de experimento (n = 5). Pouca Luz (PL) e Muita Luz (ML). Barras com letras diferentes em cada espécie, representam diferença estatística significativa da biomassa total (p < 0,05).....	<b>22</b>

## SUMÁRIO

RESUMO .....	iv
ABSTRACT .....	v
ABREVIACÕES .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	vii
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. OBJETIVO .....	5
3. HIPÓTESES .....	5
4. MATERIAL E METODOS .....	6
4.1. Área de coleta das plântulas .....	6
4.2. Espécies estudadas .....	7
4.3. Obtenção do material vegetativo e dados de campo .....	7
4.4. Delineamento e condução experimental .....	8
4.5. Trocas gasosas .....	8
4.6. Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	9
4.7. Crescimento e biomassa .....	9
4.8. Análise estatística .....	10
5. RESULTADOS .....	11
5.1. Trocas gasosas .....	11
5.2. Curva de luz .....	12
5.3. Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	19
5.4. Crescimento e biomassa .....	21
6. DISCUSSÃO .....	25
6.1. Considerações sobre as condições experimentais .....	25
6.2. Aspectos ecofisiológicos das espécies .....	25
6.3. Uma abordagem ecológica. ....	30
7. CONCLUSÕES .....	33
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	34

## 1. Introdução

A periodicidade do pulso de inundação, resultante do somatório da entrada de água na bacia de drenagem amazônica, é a principal força motriz dos sistemas dos grandes rios e áreas associadas (Junk, 1997). A flutuação do nível da água ocasiona um transbordamento dos rios e lagos em direção às planícies mais próximas, o que resulta no alagamento periódico de cerca de 300.000 km<sup>2</sup> das terras baixas (Junk, 1993). O pulso de inundação a qual essas áreas estão sujeitas pode impor às plantas um alagamento médio de 6-7 m de coluna da água, com o solo podendo permanecer inundado por mais de 270 dias ao ano (Wittmann *et al.*, 2002, 2004). Assim, na Amazônia Central, a diferença na altura da coluna de água entre o pico da fase terrestre e da fase aquática chega a atingir a amplitude média de 10 metros (Junk *et al.*, 1989).

A inundação periódica das áreas marginais aos rios amazônicos é tida como um fator limitante para o estabelecimento das plantas (Junk *et al.*, 1989). Diversos autores consideram a inundação como um fator estressante, visto que esta leva a diminuição do oxigênio disponível no solo para as raízes (Crawford *et al.*, 1994; Drew, 1997; Pezeshki & DeLaune, 1998; Pezeshki, 2001; Striker *et al.*, 2005). Ademais, fatores como seca, temperatura, fogo entre outros, também são considerados fatores com alto potencial de dano fitossanitário (Lüttge 1997)

Um fator estressante, segundo Taiz & Zeiger (2004), pode ser considerado qualquer fator externo que venha a exercer alguma influência desvantajosa sobre a planta. Partindo desta definição, Lambers *et al.* (1998), classificaram três tipos de respostas ao estresse, em diferentes escalas temporais: (1) **resposta ao estresse**, um efeito prejudicial imediato de um dado estresse sobre uma planta, que geralmente ocorre em pequena escala de tempo (de segundos a dias); (2) **aclimatação**, um ajuste morfológico ou fisiológico do indivíduo para compensar o declínio do desempenho, decorrente da exposição ao estresse e; (3) **adaptação**, uma resposta evolutiva que resulta de uma mudança genética na população, levando a uma compensação morfológica e fisiológica.

A comunidade vegetal das áreas alagáveis demonstra alta adaptabilidade ao ambiente, contudo uma zanação das espécies é observada de acordo com o gradiente de inundação (Worbes *et al.*, 1992; Ayres, 1995; Wittmann *et al.*, 2002). Nas maiores elevações, próximo à terra firme (várzea alta), espécies que possuem habilidades para suportar pouco tempo de inundação estão presentes, enquanto que no final deste gradiente, próximo ao rio

(várzea baixa), apenas espécies que conseguem tolerar longos períodos de inundação permanecem (Wittmann *et al.*, 2002).

A subida e queda anual do nível da água acarreta em uma alta dinâmica às áreas alagáveis, o que resulta em uma forte relação entre o gradiente de inundação e as estratégias sucessionais da vegetação. Durante a fase terrestre, sementes de espécie de crescimento tardio são capazes de germinar nas áreas alagáveis, contudo, a baixa tolerância geralmente encontrada nestas espécies, não garante a sobrevivência e estabelecimento na próxima fase aquática, de forma que estas são eliminadas e grandes áreas permanecem disponíveis para a vegetação de estágios sucessionais iniciais (Junk & Piedade, 1997).

Em associação com a inundação, um gradiente de luminosidade co-atua na determinação do sucesso no estabelecimento da planta. Em estudo na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Wittmann & Junk (2003) relatam que cerca de 640 indivíduos altamente tolerantes a inundação são encontrados na várzea baixa, formando um extrato com baixa riqueza de espécies (45 espécies/ha<sup>-1</sup>) que proporciona grande entrada de luz solar ao piso florestal (DFF = 17 ± 4,2 % da luz solar total). Por outro lado, 469 indivíduos pouco tolerantes a inundação, distribuídos em 172 espécies/ha<sup>-1</sup>, disponibilizam menor chegada de luz ao nível do solo das várzeas altas (DFF = 3,1 ± 1 % da luz solar total).

Os estágios sucessionais das áreas alagáveis são observados na transição da comunidade vegetal no sentido rio – terra firme. Os estágios iniciais das várzeas são dominados por comunidade de gramíneas, seguidas dos componentes que caracterizam uma comunidade florestal pioneira, representada por formações monoespecíficas de espécies dos gêneros *Salix* e *Cecropia*. Sujeito a um menor tempo de inundação e com entrada de luz reduzida, o estágio secundário tardio é uma transição entre os estágios secundário inicial e clímax, com espécies como *Crataeva bentharii* ocorrendo em alta abundância. Antes de chegar à floresta de terra firme, a grande ocorrência de *Piranhea trifoliata* representa uma típica floresta clímax das várzeas da Amazônia central (Worbes, 1997).

Durante a fase aquática, o alagamento ocasiona alterações físico-químicas do solo que modificam as condições edáficas para o desenvolvimento das plantas. Dentre estas, a redução de oxigênio é o principal limitante (Pezeshki, 2001). O oxigênio remanescente nos interstícios do solo é consumido por processos aeróbicos das raízes e dos organismos do solo, e, como resultado, tem-se uma severa redução do potencial redox, além de acúmulo de CO<sub>2</sub> e decréscimo na disponibilidade de nutrientes para as raízes (Blom & Voesenek, 1996)

Para suportar esse período, algumas respostas adaptativas são conhecidas, como a sincronização da fenologia (produção e queda foliar, floração e frutificação) com o nível da

água, redução do incremento radial da madeira (formação de anéis de crescimento), alterações morfológicas e anatômicas (formação de aerênquima, redução das raízes), além da produção de Alcool Desidrogênase (ADH) e de possíveis compostos orgânicos voláteis (Worbes, 1997; Waldhoff *et al.*, 1998; Piedade *et al.*, 2000; Maia & Piedade 2002a e b; Waldhoff *et al.*, 2002; Schöngart *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2002; Schöngart *et al.*, 2004; Parolin *et al.*, 2004; Ferreira *et al.*, 2006).

O estudo das respostas ecofisiológicas tem-se mostrado como um eficiente meio de elucidar o efeito de variáveis ambientais, como a luz e a inundação, sobre o comportamento das plantas (Fernandes *et al.*, 1999; Lüttge & Scarano, 2004; Gonçalves *et al.*, 2005; Dias & Marengo, 2006). Desta forma, o seu entendimento em plântulas de áreas alagáveis, poderá revelar padrões impostos pelo pulso de inundação existente nestes ecossistemas.

Alterações do sistema fotossintético são demonstradas pelos parâmetros de trocas gasosas. Sob condições de alagamento, a assimilação de CO<sub>2</sub> (A) mostrou-se reduzida em diversas espécies de áreas alagáveis (Piedade *et al.*, 2000; Pezeshki, 2001; Parolin *et al.*, 2001; Rengifo *et al.*, 2005). Parolin *et al.* (2001) e Lopez & Kursar (2003) demonstraram redução na condutância estomática (gs) quando plantas de floresta sazonalmente inundada foram submetidas a alagamento, resultando em menor absorção de carbono e da taxa de crescimento. Outros parâmetros derivados, como a razão concentração intercelular / concentração atmosférica de gás carbônico (Ci/Ca) e eficiência do uso da água (EUA), são também modificadas e podem auxiliar na interpretação dos comportamentos das plantas nesses ambientes (Parolin *et al.* 2001).

Além disto, medidas de fluorescência da clorofila *a* são potentes indicadores de dano ao aparato fotossintético, podendo muitas vezes identificar sintomas de fotoinibição (Bolhàr-Nordenkampf & Oquist, 1993). Correlações foram encontradas entre a eficiência quântica do Fotossistema II e o nível de inundação, bem como com a incidência de luz (Waldhoff *et al.*, 2002; Dias & Marengo, 2006; Oliveira-Wittmann, 2007).

As alterações fisiológicas em função das variáveis ambientais, ainda podem resultar em mudanças na partição de biomassa (direcionamento dos produtos fotoassimilados). Desta forma, a análise de crescimento é uma ferramenta adicional para o entendimento dos ajustes fisiológicos impostos pelo pulso de inundação (Ferreira *et al.*, 2007).

No presente estudo, foi avaliado as respostas ecofisiológicas de duas espécies vegetais abundantes da várzea baixa da Amazônia central, de forma a entender os processos que podem levar ao sucesso do estabelecimento em determinada cota do gradiente de inundação. *Cecropia latiloba* Miq. S. é uma espécie pioneira tolerante a inundação, já que tem rápido

crescimento, e é considerada uma das primeiras espécies colonizadoras de áreas abertas (Parolin, 2002). *Pouteria glomerata* (Miq) Radlk., é uma espécie secundária tardia, abundante nas várzeas baixas, mas também encontrada em locais sombreados sob-dossel, que permanecem pouco tempo alagados (Wittmann & Junk, 2003). Essas espécies de áreas alagáveis diferem em seus comportamentos sucessionais frente ao pulso de inundação e, conseqüentemente, quanto à tolerância a inundação e requerimentos por luz. Desta forma, este trabalho poderá contribuir para planos de manejo e recolonização em áreas alagáveis amazônicas degradadas.

## 2. Objetivo

O presente trabalho teve como objetivo investigar a influência da inundação e luminosidade sobre os parâmetros de trocas gasosas, ( $A$ ,  $g_s$ , razão  $C_i/C_a$  e EUA), fluorescência da clorofila  $a$  e crescimento. Para este propósito, duas espécies abundantes das áreas alagáveis de várzea da Amazônia central, mas de diferentes estratégias sucessionais e cota de estabelecimento dentro do gradiente de inundação, foram objeto deste estudo, *Cecropia latiloba* e *Pouteria glomerata*.

## 3. Hipóteses

(1) *Cecropia latiloba* Miq., por ser uma espécie colonizadora de áreas alagáveis abertas de baixa elevação, apresentará um melhor desempenho em ambiente com muita luminosidade, enquanto que a inundação não trará grande dano fisiológico;

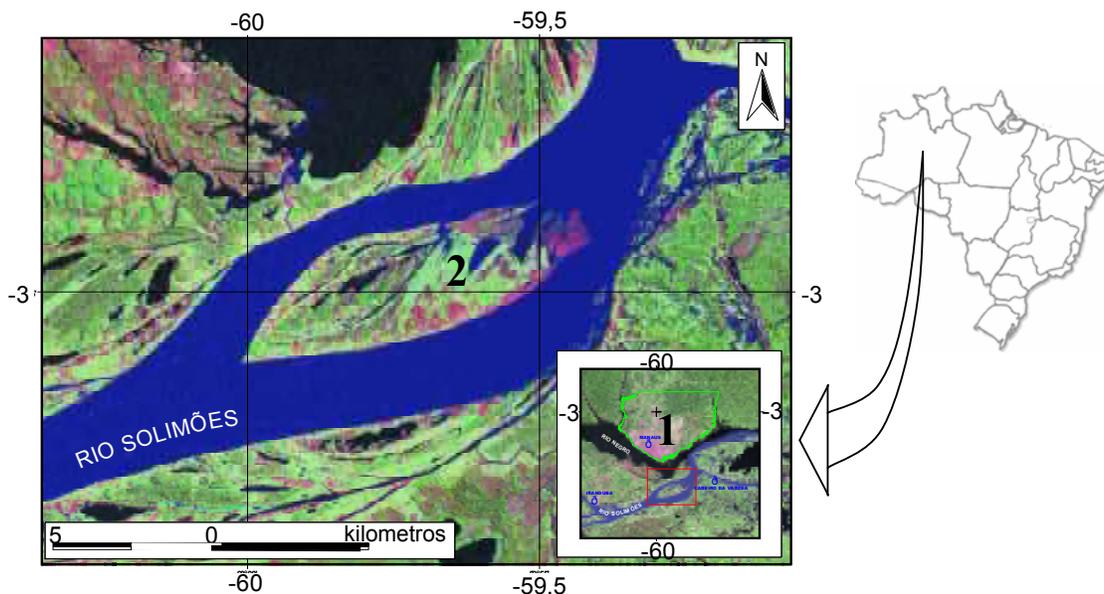
(2) *Pouteria glomerata*, por ser considerada uma espécie de estratégia sucessional secundária tardia e encontrada também em porções mais elevadas, não será afetada fisiologicamente em ambiente com baixa luminosidade, e a inundação se caracterizará como um fator limitante para o desenvolvimento vegetal.

(3) em ambas as espécies, o tempo de duração dos tratamentos de inundação e luz aos quais as plântulas estão submetidas, resultará em um declínio do desempenho fisiológico.

## 4. Material e Métodos

### 4.1. Área de coleta das plântulas

A área de estudo localiza-se na Ilha da Marchantaria ( $3^{\circ}15'S$ ,  $60^{\circ}00'W$ ), próximo à confluência dos rios Solimões e Negro e a 20 km ao sudoeste de Manaus (Figura 1). A precipitação ocorre com regular sazonalidade e marcada estação de seca (junho a setembro) e de chuva (dezembro a maio), podendo variar de 1700 a 2300 mm/ano (Parolin *et al.*, 2001). A temperatura média mensal mínima é de  $23^{\circ}C$  e máximas entre  $30,2^{\circ}C$  e  $33,2^{\circ}C$ . A umidade relativa do ar varia de 76 a 86 % (Piedade *et al.*, 1991). O somatório da precipitação da bacia provoca mudanças de nível da água a uma amplitude de 10 m, que permitem distinguir anualmente uma fase aquática, com pico de inundação em junho/julho, e uma fase terrestre, com pico de seca em novembro/dezembro (Piedade *et al.*, 1991). A altitude média do local é de 23,3 m acima do nível do mar, sendo a área total da ilha de  $32\text{ km}^2$  na fase aquática, contudo, esta área pode duplicar na fase terrestre (Piedade *et al.*, 2000)



**Figura 1.** Localização da área de estudo (Fonte INPE, 1999) No detalhe, o posicionamento da Ilha da Marchantaria em relação ao município de Manaus - AM. 1 = Manaus; 2 = Ilha da Marchantaria.

#### 4.2. Espécies estudadas

1-) *Cecropia latiloba* Miq. S., é uma Cecropiaceae conhecida popularmente por embaúba, embaúvas ou imbaúbas. A espécie é considerada como uma arbórea pioneira, intolerante ao sombreamento, rápido crescimento e manutenção das folhas durante o ano inteiro (Parolin, 2002). É comumente encontrada nas porções mais baixas das áreas alagáveis, locais com alta incidência de luz e longo período de inundação, o que a torna uma das espécies mais eficientes na colonização das várzeas abertas. A espécie ocorre em formações monoespecíficas ao longo das margens dos rios, principalmente os de águas brancas ricas em nutrientes (Worbes *et al.*, 1992), mas também pode ser encontrada em floresta de terra firme. Segundo Schöngart *et al.* (2002), esta espécie completa a fase reprodutiva de floração e frutificação dentro da fase aquática, mais precisamente nos dois primeiros meses de inundação. Quando maduros, os frutos são dispersos principalmente pela água e por peixes (Parolin, 2002).

2-) *Pouteria glomerata* (Miq) Radlk, é uma Sapotaceae conhecida popularmente por abiurana, laranjinha ou maçã do pacu. As informações referentes a essa espécie ainda são muito escassas, porém, sabe-se que a mesma possui requerimento de luz intermediário, não perde as folhas sob condição de alagamento e é encontrada com maior abundância no estrato médio de estágios secundários tardios da várzea baixa, onde a coluna de água varia em média de 4 a 5 metros por ano (Wittmann & Junk, 2003). É uma espécie arbórea que quando adulta pode alcançar cerca de 20 metros de altura, tendo pequenos ramos, tronco e folhas eretas que permanecem apontadas para cima.

#### 4.3. Obtenção do material vegetativo e dados de campo

Plântulas escolhidas pela similaridade da altura ( $30 \pm 10$  cm), foram coletadas diretamente da área de estudo da várzea. Com auxílio de uma espátula e pá, 20 plântulas por espécie foram retiradas do local e transplantadas para vasos de 13 cm de diâmetro na base, 16 cm na abertura e 15 cm de altura (2,5 L), com solo do próprio local. Posteriormente esses vasos foram transportados com canoa de alumínio até as dependências do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), para aclimação (fase terrestre) durante 3 meses nos tanques experimentais. Durante a aclimação, todas as plântulas permaneceram sob-dossel e sem inundação. Foram utilizados 4 tanques experimentais de amianto (104 cm x 161 cm), com capacidade para 1000 l, o qual têm inserido na lateral, próximo à base, um tubo de PVC com 40 mm de diâmetro, com a finalidade de controlar o nível da água.

Durante o experimento, foram feitas três visitas a área de estudo (28/Abr; 28/Jun e 20/jul de 2006), a fim de coletar dados físico-químicos da água (pH, temperatura e Oxigênio Dissolvido – Tabela 1) e altura da coluna de água. Entretanto, houve problemas com o pHmetro na primeira data de coleta, inviabilizando a obtenção deste dado. Desde a coleta das plântulas até o final do experimento, totalizaram-se 9 meses de trabalho (3 de aclimatação + 6 de tratamento).

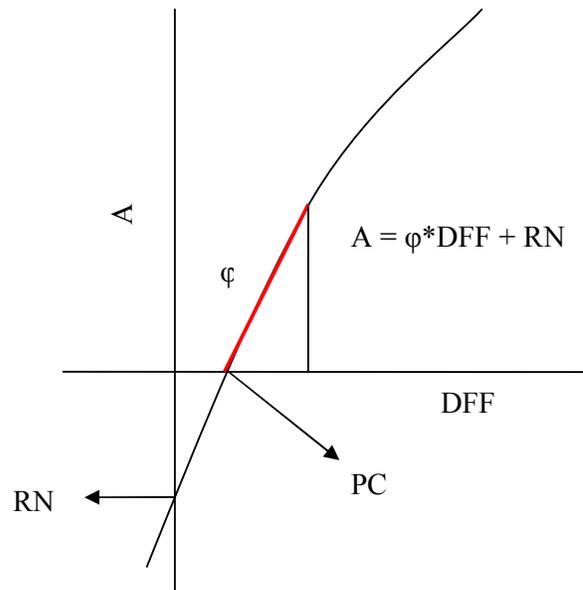
#### *4.4. Delineamento e condução experimental*

Após o período de aclimatação, as plântulas trazidas da área de estudo foram acondicionadas em tanques experimentais similares aos descritos no tópico anterior, dispostos em dois locais distintos, sob dossel e a céu aberto. Os tanques foram cobertos com tela de náilon, de forma a proporcionar a incidência de 2,7 % e 50,4 % de Densidade de fluxo de fótons da radiação solar total (DFF. Pouca Luz – PL; e Muita Luz – ML, respectivamente). Em cada local, dois tratamentos foram aplicados às plântulas: Não inundado (NI), mantendo-a irrigada; e inundado parcialmente (I), com nível de água a altura da base do caule. O experimento foi realizado em condições semi-controladas, utilizando cinco plantas por tratamento durante 180 dias (6 meses). Medidas físico-químicas semelhantes às aquelas coletadas nas áreas de estudo, foram tomadas mensalmente na água circundante as plântulas. Quando necessário, foi acrescentado água a fim de manter o nível desejado.

#### *4.5. Trocas gasosas*

Medidas de assimilação fotossintética (A, em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), condutância estomática (gs, em  $\text{mmol de H}_2\text{O m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), razão da concentração intercelular / concentração atmosférica de  $\text{CO}_2$  (Ci/Ca, em  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), eficiência no uso da água (EUA, em  $\mu\text{mol CO}_2.(\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$ , calculado pela razão assimilação / transpiração) foram tomadas na fase terrestre (antes do início do experimento) e mensalmente durante 6 meses do experimento, utilizando um sistema portátil de análise de gases por infravermelho (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, EUA). O protocolo para coleta de dados de trocas gasosas foi: temperatura de 30° C; densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFF) dentro da câmara foliar de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; e umidade relativa do ar entre 70 e 80 %. Todas as medidas foram feitas em  $6 \text{ cm}^2$  de área foliar, entre 09:00 e 14:00 h. Os dados foram coletados após a aclimatação e estabilização dos valores sob o protocolo aplicado, o qual variou entre 10 e 20 minutos. Foi utilizada uma folha por indivíduo, totalmente expandida e exposta a radiação solar, localizada entre as 4 primeiras do ápice para a base.

Para a curva de resposta à luz, medidas de  $A$  foram tomadas sob 2000, 1500, 1000, 500, 250, 100, 50, 30, 10 e 0  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  de DFF em 1 folha de todos os indivíduos. Para cada nível de luz, foi dado o mínimo de 120 segundos e máximo de 170 segundos para a coleta dos valores. Os cálculos de máximo rendimento quântico aparente ( $\phi$ ), ponto de compensação (PC) e respiração noturna (RN) foram feitos a partir da regressão linear de  $A$  sob 50, 30, 10 e 0  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  de PAR (Figura 2).



**Figura 2.** Esquema para interpretação da Curva de resposta à luz.  $A$  = Assimilação Fotossintética, DFF = densidade de fluxo de fótons, RN = Respiração Noturna, PC = Ponto de Compensação.  $\phi$  = Máximo Rendimento Quântico Aparente.

#### 4.6. Fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi medida também em uma folha por indivíduo, localizada entre as 4 primeiras, com o uso de um fluorômetro (PEA, MK2, 9600, Hansatech, Norfolk, Reino Unido). Com o auxílio de cliques que simulam à ausência de luz na folha, coletou-se dados de Fluorescência Inicial ( $F_0$ ) e Fluorescência Máxima ( $F_m$ ). A partir desses valores, calculou-se a Fluorescência Variável ( $F_v = F_0 - F_m$ ) e a eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ). Foi feita uma medida imediatamente antes do início do tratamento, e medidas mensais ao longo do experimento. As medidas foram feitas às 09:00 h, após 1 hora de aclimação ao ambiente escuro.

#### 4.7. Crescimento e biomassa

Foram tomadas na fase terrestre e ao final do experimento, medidas de altura (Alt., em cm) e número de folhas (NF). Ao final de 6 meses, as plântulas foram retiradas dos vasos,

lavadas cuidadosamente e fracionadas da seguinte forma: folhas, caule e raiz. Com as folhas ainda frescas, foi calculada a área foliar por plantula com um medidor de área foliar (modelo AM1, Delta-T Device, Cambridge, Reino Unido). A obtenção da massa seca foi feita pela secagem do material vegetal em estufa de circulação forçada (Heraeus e Memmert) após atingir massa constante. Para tal, utilizou-se uma balança analítica (modelo Belmarq 210 A) com capacidade para 210 g e precisão de 0,0001g.

Com esses valores, foram calculados os seguintes parâmetros: Biomassa Total; Taxa de crescimento relativo ( $TCR = [\log(\text{Alt final}) - \log(\text{Alt inicial})] / 6 \text{ meses}$ ); Razão Massa Foliar (RMF = Biomassa foliar/ Biomassa total); Área Foliar Específica (AFE = Área foliar / Biomassa foliar); e Razão Raiz:Parte Aérea (R/PA = Biomassa de raiz / Biomassa folhas e caule).

#### *4.8. Análise Estatística*

Para verificar o efeito da inundação, luz e tempo sobre os dados de trocas gasosas e eficiência quântica do PSII, utilizou-se análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas, na qual o fator tempo ocorre em 7 níveis (fase terrestre + 6 meses). Posteriormente foi feito teste Tukey Honest (HSD) para discriminar diferenças entre cada tratamento e entre a fase terrestre e os meses de coleta. Com os dados de crescimento, considerou-se apenas os valores coletados na fase terrestre e após 6 meses de tratamento. Através destes, utilizou-se a ANOVA com dois fatores, inundação e luz, e posterior teste Tukey Honest (HSD). Todas as análises foram conduzidas no software STATISTICA 6.0, com 20 indivíduos (número amostral de 5 por tratamento) e nível de significância de 5% ( $p < 0,05$ ).

## 5. Resultados

Na tabela 1 são apresentados os dados físico-químicos da água medidos nos tanques amostrais, bem como aqueles obtidos nas 3 visitas feitas no local em que os indivíduos foram coletados. Para os dias de coleta de dados no campo foram tomadas também medidas da altura da coluna da água. Os dados obtidos nos tanques experimentais para oxigênio dissolvido e pH foram superiores àqueles encontrados no ambiente natural. Contudo, os valores de temperatura indicaram que a água da várzea apresentou-se um pouco mais quente.

**Tabela 1.** Medidas físico-químicas feitas mensalmente nos tanque experimentais e nas 3 visitas a campo. ML = Muita Luz; PL = Pouca Luz.

	Oxigênio Dissolvido (mg/L)		pH		Temperatura (°C)		Coluna de água (m)
	ML	PL	ML	PL	ML	PL	-
<i>Experimento</i>							
Mês 1	6,16	6,23	7,35	7,10	25,8	25,1	-
Mês 2	6,68	8,05	7,54	7,26	26,3	25,8	-
Mês 3	7,77	8,24	7,78	7,79	26,1	25,8	-
Mês 4	6,28	6,2	7,68	7,67	26,8	26,8	-
Mês 5	7,42	6,33	8,11	7,77	28,5	26,9	-
Mês 6	9,23	8,89	7,51	7,49	24,7	25,2	-
<i>Campo</i>							
Visita 1	1,93		*		27,9		3,0
Visita 2	2,34		5,92		28,3		4,2
Visita 3	3,95		5,87		28,7		3,3

\* dado não disponível

### 5.1. Trocas gasosas

Os parâmetros de trocas gasosas diferiram entre as espécies. *C. latiloba* obteve melhores valores de trocas gasosa nos tratamentos com muita luz, principalmente quanto à assimilação de CO<sub>2</sub> (Tabela 2 e Figura 3). Para esta espécie, a inundação não afetou nenhum dos parâmetros avaliados. O tempo de exposição ao tratamento apresentou forte relação com todos os parâmetros analisados, sendo que nos parâmetros gs e razão Ci/Ca, a fase terrestre diferenciou-se a partir do terceiro mês. A combinação de luz e tempo demonstrou significância em A e gs, o que pode ser explicado pela similaridade dos valores nos tratamentos ML dos meses 1 e 6 (A) e 1 e 2 (gs). A inundação ao longo do tempo afetou tanto a condutância estomática e a razão Ci/Ca, como a eficiência do uso da água, embora as tendências não tenham sido claras.

Para *P. glomerata*, houve grande relação de A com as variáveis inundação, luminosidade e tempo, isoladamente (Tabela 2 e Figura 4). As plântulas apresentaram valores próximos e com melhor desempenho que as demais nos tratamentos sem inundação, alcançando quase o dobro de assimilação das plântulas inundadas, em seus respectivos tratamentos de luz (PL no 4º mês e ML no 6º mês). As plântulas inundadas sob pouca irradiação destacaram-se das demais por apresentarem baixos valores de assimilação nos 4 primeiros meses, comportamento que não foi observado as plântulas sem inundação sob o mesmo tratamento de luz, indicando a forte influência da variável inundação sobre esta espécie, que é confirmado pelo elevado valor F da análise estatística. Nesta espécie, o efeito da luz sobre os parâmetros A e gs foi detectado, porém houve inversão das tendências ao longo do tempo. Após três meses de tratamento, os valores de gs e razão Ci/Ca foram significativamente inferiores aos encontrados na fase terrestre.

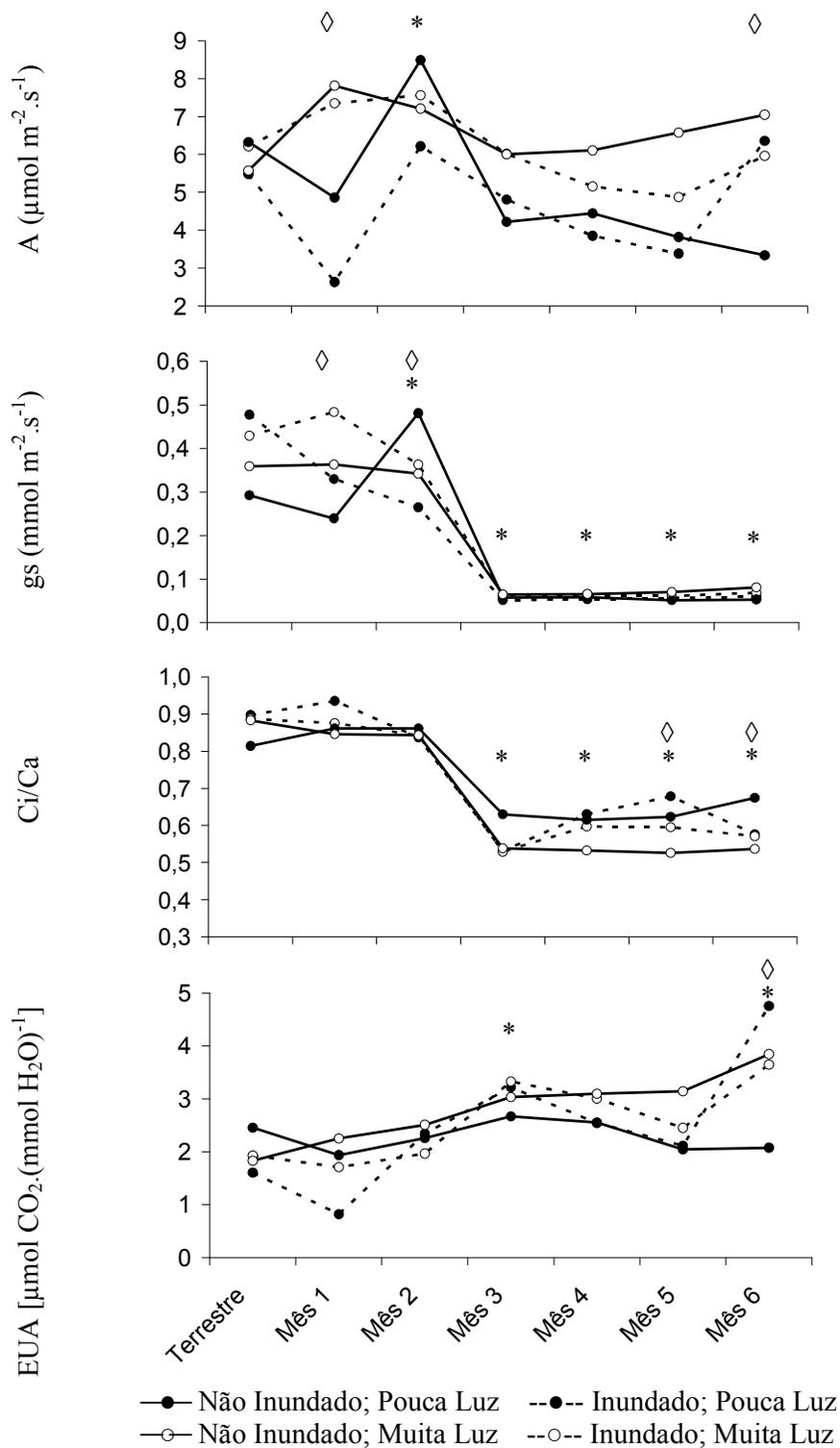
Entre as duas espécies, uma grande diferenciação foi evidenciada pelos parâmetros gs, razão Ci/Ca e EUA. Contudo, a ausência de significância dos valores de A pode ser justificada pela grande amplitude das resposta aos tratamentos aplicados.

## 5.2. Curva de Luz

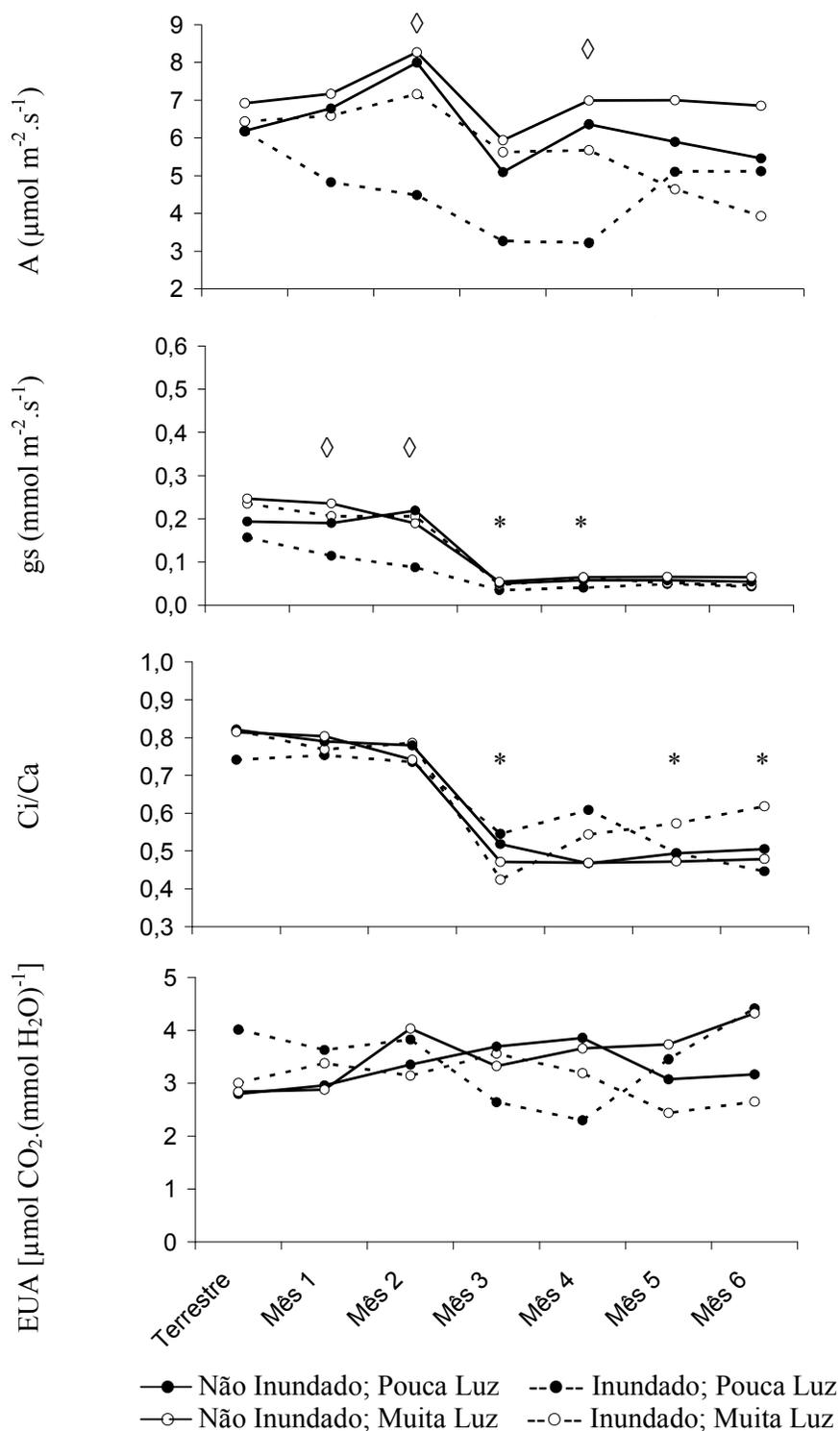
As curvas de luz demonstram que, para *C. latiloba*, o potencial máximo de assimilação foi alcançado nos dois primeiros meses, tendo as plântulas atingindo as maiores assimilações máximas (Amax) sob o tratamento de alta luminosidade (figura 5 e 6). Entretanto, as diferenças entre os tratamentos foram diminuindo ao longo do experimento. De modo geral, nota-se que as plântulas sob pouca luz tiveram piores desempenhos, e que as conseqüências da inundação não comprometeram a assimilação de CO<sub>2</sub> para esta espécie.

Similarmente ao verificado no tópico anteriormente apresentado, os baixos valores de Amax em *P. glomerata* também ocorreram nas plântulas inundadas na maior parte do experimento, com o tratamento de pouca luz destacando-se nos 5 primeiros meses de tratamento. Ao contrário de *C. latiloba*, para *P. glomerata*, a baixa disponibilidade de luz promoveu efeitos menos negativos na assimilação de CO<sub>2</sub> do que a inundação (Figura 5).

Os cálculos feitos a partir da curva de luz revelaram que enquanto *C. latiloba* aumentou os valores de PC e diminuiu os de RN, *P. glomerata* manteve esses parâmetros com menor variação (figura 6). Entretanto, *C. latiloba* apresenta maiores valores de PC e menores de RN que *P. glomerata*. O máximo rendimento quântico aparente apresenta-se com alta variação dos valores, o que resultou na inexistência de significância estatística deste parâmetro.



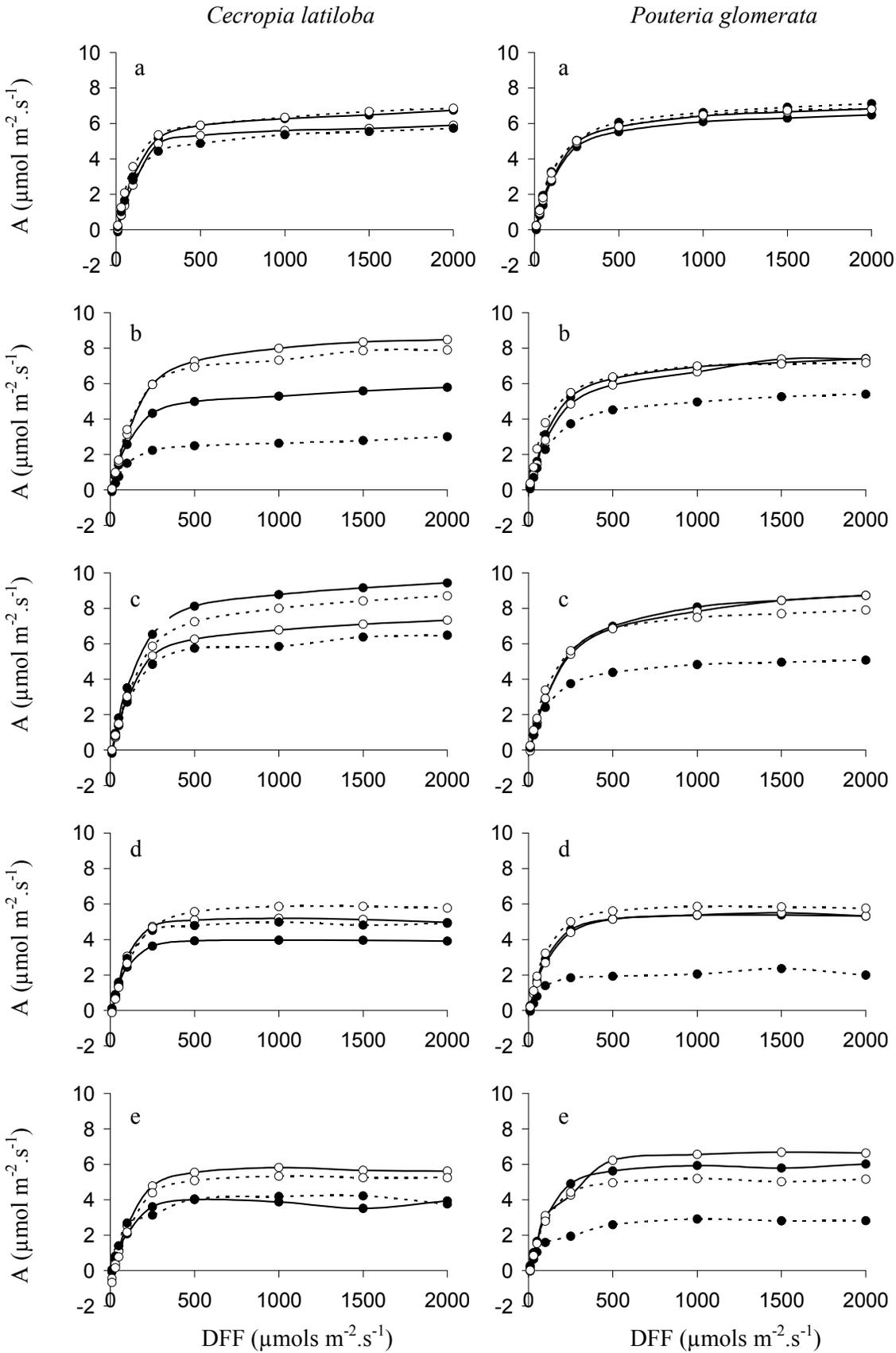
**Figura 3.** Assimilação Fotossintética (A), Condutância Estomática (gs), razão Concentração de  $\text{CO}_2$  interna / Concentração de  $\text{CO}_2$  externa (Ci/Ca) e Eficiência do Uso da Água (EUA) em *Cecropia latiloba*, na fase pré-tratamentos (terrestre) e durante 6 meses de experimentação (4 tratamentos). ◇ indica diferença entre os tratamentos. \* indica diferença entre fase terrestre e o mês.

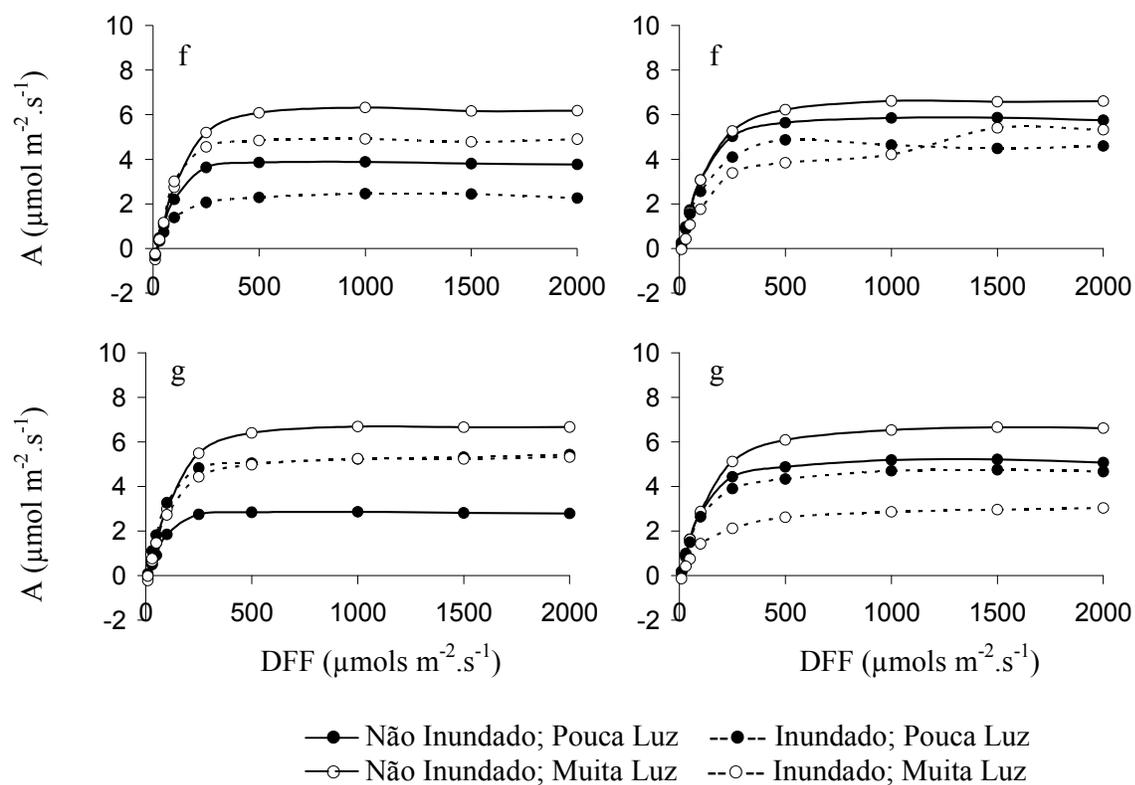


**Figura 4.** Assimilação Fotossintética (A), Condutância Estomática (gs), razão Concentração de  $\text{CO}_2$  interna / Concentração de  $\text{CO}_2$  externa (Ci/Ca) e Eficiência do Uso da Água (EUA) em *Pouteria glomerata*, na fase pré-tratamentos (terrestre) e durante 6 meses de experimentação (4 tratamentos).  $\diamond$  indica diferença entre os tratamentos. \* indica diferença entre fase terrestre e o mês.

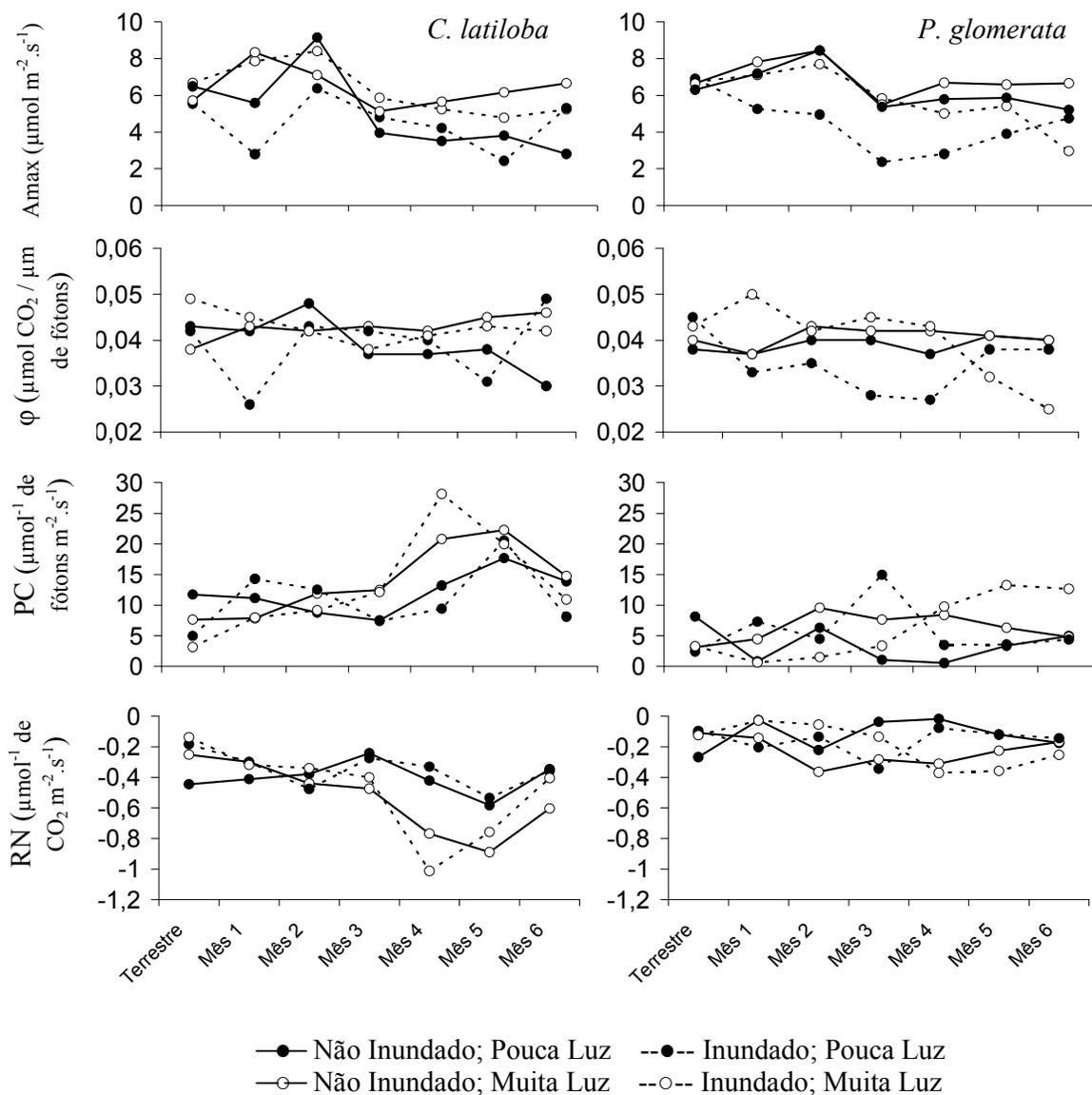
**Tabela 2.** Resultado da ANOVA de Medidas Repetidas (valores F) das variáveis Inundação, Luz e Tempo e suas interações para os seguintes parâmetros: Assimilação Fotossintética (A), Condutância Estomática (gs), razão Concentração de CO<sub>2</sub> interna / Concentração de CO<sub>2</sub> externa (Ci/Ca) e Eficiência do Uso da Água (EUA). GL = Graus de Liberdade. O efeito significativo é indicado com: \* p<0,05; \*\* p<0,01; \*\*\* p<0,001.

Efeito	GL (efeito)	GL (erro)	A	gs	Ci/Ca	EUA
<i>C. latiloba</i>						
Inundação (I)	1	14	1,821	0,562	0,377	0,103
Luz (L)	1	14	28,440***	1,908	8,706*	8,263*
Tempo (T)	6	84	7,539***	80,702***	111,442***	19,026***
Interação I x L	1	14	0,561	0,132	4,299	4,779*
Interação I x T	6	84	1,688	5,460***	3,425**	4,370***
Interação L x T	6	84	5,635***	2,705*	1,877	1,506
<i>P. glomerata</i>						
Inundação (I)	1	15	20,375***	3,954	2,638	1,274
Luz (L)	1	15	10,348***	10,780**	0,517	0,398
Tempo (T)	6	90	5,515***	50,210***	70,568***	1,123
Interação I x L	1	15	0,594	3,905	5,016	6,074*
Interação I x T	6	90	1,636	0,768	2,032	2,129
Interação L x T	6	90	0,974	2,694*	2,206*	0,669
Espécies	1	35	0,767	46,402***	52,080***	46,981***





**Figura 5.** Resposta da Assimilação Fotossintética (A) ao longo gradiente de luz (DFF – Densidade de Fluxo de Fótons) das duas espécies estudadas. (a) fase pré-tratamento (terrestre); (b) primeiro mês; (c) segundo mês; (d) terceiro mês; (e) quarto mês; (f) quinto mês; (g) sexto mês.



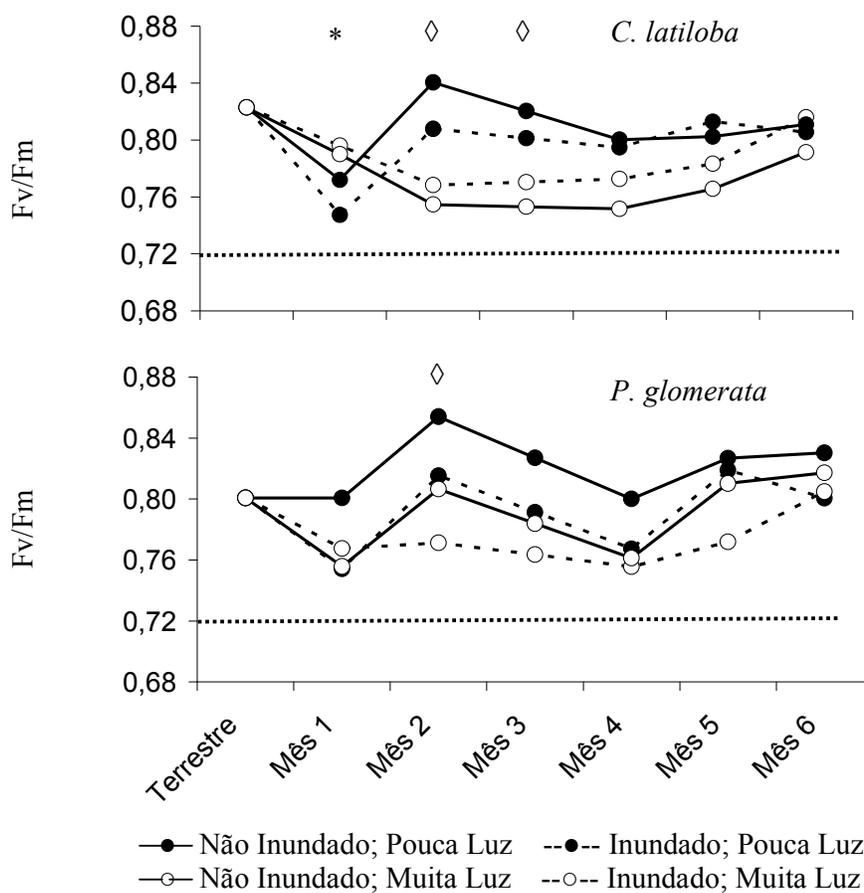
**Figura 6.** Assimilação fotossintética máxima (Amax), obtidos sob  $\text{DFF} = 1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , Máximo rendimento quântico aparente ( $\phi$ ), Ponto de Compensação (PC) e Respiração Noturna (RN) de *Cecropia latiloba* e *Pouteria glomerata* na fase terrestre e durante 6 meses de experimentação. As regressões lineares apresentaram  $R^2$  mínimo de 0,98

### 5.3. Fluorescência da clorofila *a*

Para *C. latiloba* a eficiência quântica (Fv/Fm) média na fase terrestre foi de 0,82, com valores variando de 0,74 a 0,84 durante todo o período experimental (Figura 7). No primeiro mês houve uma grande redução, com os dados ao longo dos seis meses mantendo-se abaixo dos registrados na fase terrestre. Já para *P. glomerata*, que mostrou variação entre 0,75 e 0,85, os valores médios foram em torno dos registrados na fase terrestre (0,80), com diferença significativa no segundo mês, no qual foi medido o maior valor do experimento no tratamento de pouca luz não inundado. Apesar das diferentes tendências apresentadas, não foi identificada significância entre as espécies (GL efeito = 6. GL erro = 38. F = 0,062. p = 0,803)

Os tratamentos de muita luz resultaram nas menores eficiências quânticas para ambas as espécies, com diferenças significativas nos meses 2 e 3, para *C. latiloba* (Figura 7 e Tabela 3). Nesta espécie, não foi encontrada relação dos dados de fluorescência com o fator inundação, e as tendências ao longo do tempo não foram claras. Entretanto, em *P. glomerata* todas as variáveis, isoladamente, influenciaram as medidas de Fv/Fm, com menores valores nas plântulas que permaneciam sob inundação e muita luz.

Com exceção de *P. glomerata* sob tratamento de pouca luz e sem inundação, todas as medidas feitas no primeiro mês foram abaixo das coletadas na fase terrestre, mas, em nenhuma ocasião os valores apresentaram-se abaixo de 0,72, valor proposto por Bolhàr-Nordenkampf & Öquist (1993) para caracterizar uma planta sob fotoinibição (Figura 7).



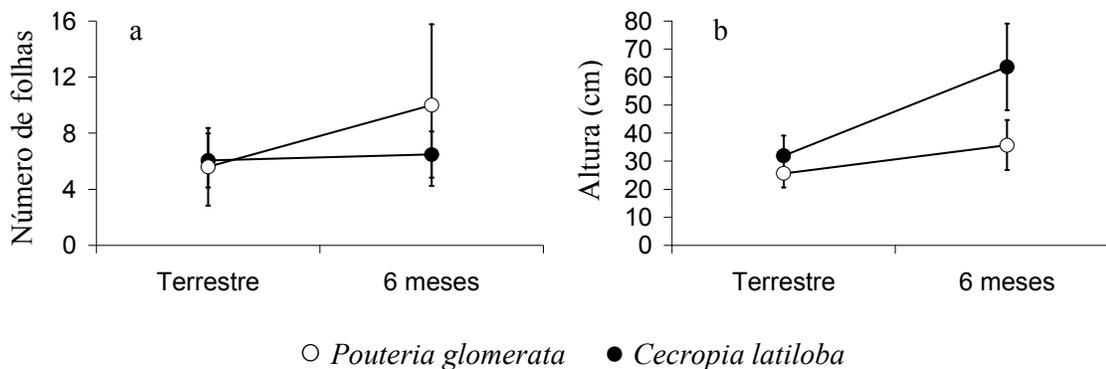
**Figura 7.** Eficiência quântica (Fv/Fm) nos quatro tratamentos, antes e durante 6 meses de experimento. Valores abaixo da linha pontilhada indicação fotoinibição (de acordo com Bolhàr-Nordenkampf & Oq̄ist, 1993)

**Tabela 3.** Resultado da ANOVA de Medidas Repetidas (valores F) das variáveis Inundação, Luz e Tempo e suas interação para eficiência quântica (Fv/Fm). GL = Graus de Liberdade. O efeito significativo é indicado com: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Efeito	GL (efeito)	GL (erro)	<i>Cecropia latiloba</i>	<i>Pouteria glomerata</i>
Inundação (I)	1	16	0,193	13,445**
Luz (L)	1	16	31,727***	15,886**
Tempo (T)	6	96	12,065***	9,709***
Interação I x L	1	16	10,803**	1,314
Interação I x T	6	96	0,993	0,924
Interação L x T	6	96	12,693***	2,025

#### 5.4. Crescimento e biomassa

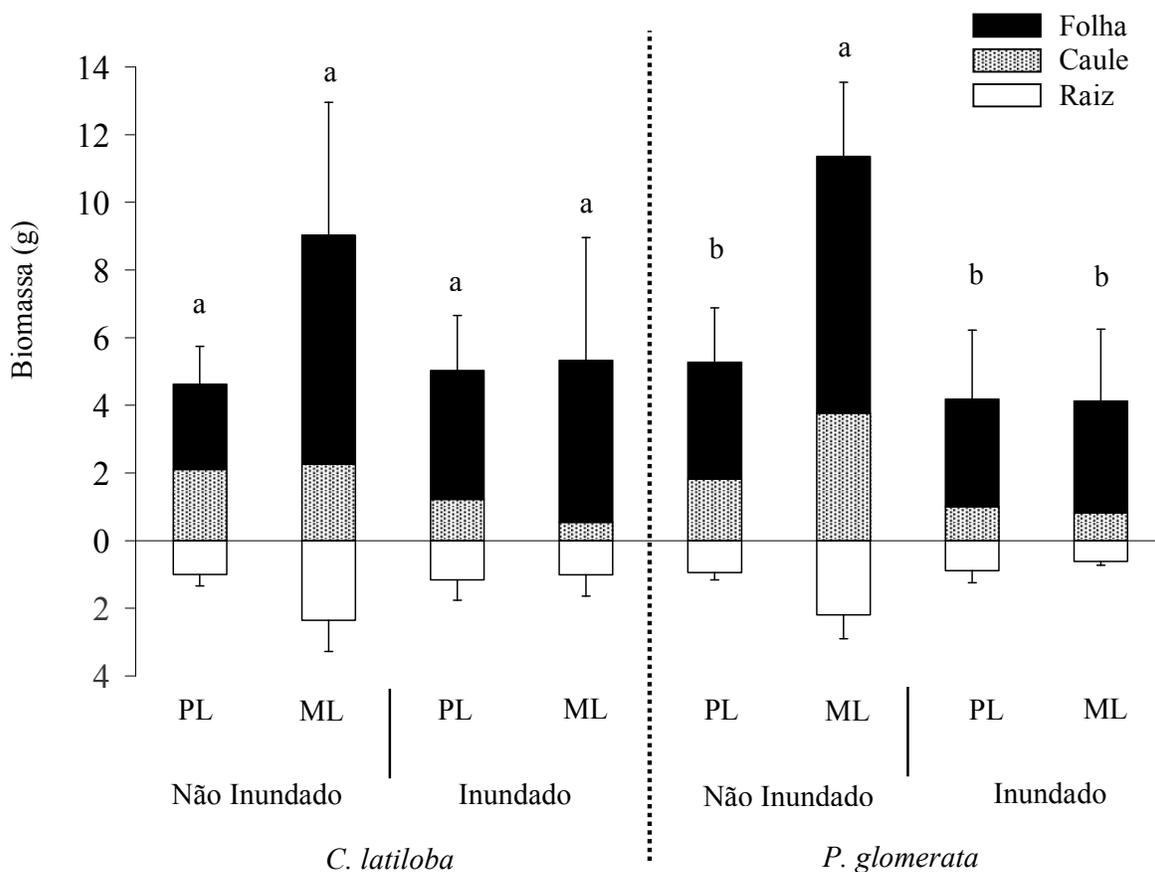
Os dados de crescimento revelaram diferenças existentes entre as espécies quanto ao investimento energético. Após 180 dias, notou-se que, enquanto *C. latiloba* apenas substituiu a quantidade de folhas e aumentou a altura em 99% ( $0,17 \text{ cm.dia}^{-1}$ ), *P. glomerata* não perdeu e produziu novas folhas, crescendo apenas 39,2% ( $0,05 \text{ cm.dia}^{-1}$ ), (Figura 8).



**Figura 8.** Número de folhas (a) e altura (b) durante a fase terrestre e após 6 meses de experimento (n = 20).

Quanto a incorporação de biomassa das plântulas em relação aos fatores ambientais, observou-se que independente da espécie, a ausência de inundação e a alta incidência de luz favoreceram um maior acúmulo de material (Figura 9). A biomassa total entre as espécies foi semelhante em todos os tratamentos, entretanto, os dados de altura após 6 meses mostram que *C. latiloba* cresceu mais que *P. glomerata*, com a diferença variando entre 23,6 e 32,0 cm para os tratamentos Inundado / Pouca Luz e Não Inundado / Muita Luz, respectivamente.

Não foram observadas diferenças estatísticas na produção de biomassa total para *C.* (Figura 9 e tabela 4), mas ao analisar as frações separadamente, observa-se que tanto a inundação como a luz, promoveram grande efeito sobre a produção de biomassa foliar. A interação dos dois fatores foi significativa para a produção de raiz, resultado da grande produção de raízes adventícias nas plântulas submetidas à inundação, com maiores valores no tratamento de alta luminosidade.



**Figura 9.** Biomassa total e de suas frações após 6 meses de experimento (n = 5). Pouca Luz (PL) e Muita Luz (ML). Barras com letras diferentes em cada espécie, representam diferença estatística significativa da biomassa total (p < 0,05)

**Tabela 4.** Resultado da ANOVA (valores F) das variáveis Inundação, Luz e Tempo e suas interações para a biomassa total e suas frações folha, caule e raiz. GL = Graus de Liberdade. O efeito significativo é indicado com: \* p<0,05; \*\* p<0,01; \*\*\* p<0,001.

Efeito	GL	Folha	Caule	Raiz	Total
<i>C. latiloba</i>					
Inundação (I)	1	31,37***	0,08	3,64	1,84
Luz (L)	1	1,25***	4,62*	3,70	3,20
Interação I x L	1	3,24	1,80	5,99*	2,91
<i>P. glomerata</i>					
Inundação (I)	1	26,31***	13,04**	19,29***	27,08***
Luz (L)	1	5,66*	11,51**	6,80*	13,60*
Interação I x L	1	8,44*	10,09**	16,73***	14,62*
Espécie	1	1,06	0,05	0,89	0,00

Tanto os fatores isolados como a interação, resultaram em biomassa total significativamente diferenciada entre os tratamentos para *P. glomerata*, com plântulas não inundadas e sob muita luz se diferenciando das demais, bem como com a maior biomassa do experimento (Figura 9 e Tabela 4). Para esta espécie, percebe-se que a inundação, compromete bastante a produtividade da planta, o que foi comprovado pela elevada significância desse fator. O mesmo padrão foi obtido para todas as frações, as quais relacionaram-se com a inundação, luz e com a interação das duas variáveis.

Mesmo com as duas espécies apresentando diferentes comportamentos frente as variáveis analisadas, não foi encontrada distinção entre ambas, tanto em termos de biomassa total assimilada como da partição dos produtos fotoassimilados (Tabela 4).

Com os dados de altura, área foliar e biomassa, foram calculados os parâmetros: taxa de crescimento relativo (TCR), razão massa foliar (RMF), área foliar específica (AFE) e razão raiz/parte aérea (R/PA) (Tabela 5). Para *C. latiloba*, todos os parâmetros de crescimento calculados relacionaram-se com a luz, com exceção da razão raiz/parte aérea. A área foliar específica (AFE), chamou a atenção por apresentar um aumento de 29,97 % sob baixa intensidade de luz. A inundação reduziu significativamente os parâmetros área foliar (AF) e razão massa foliar (RMF), que se mostraram mais elevados na ausência de inundação, tanto para *C. latiloba* (52,95 e 48,27 %, respectivamente), como para *P. glomerata* (76,14 e 42,86 %, respectivamente).

*C. latiloba* cresceu mais sob alta intensidade de luz, com taxa de crescimento relativo (TCR) 25,68% menor no tratamento de pouca luz, em contraste, *P. glomerata*, que teve o crescimento limitado pela inundação, o que resultou em TCR 45,39 % menor sob alagamento. A interação dos dois fatores afetou somente o crescimento de *P. glomerata*, com menores valores nos tratamentos inundado, com muita luz, e não inundado, com pouca luz. (Tabela 5).

Apesar das análises das frações demonstrarem forte relação com as variáveis estudadas, para ambas as espécies, o parâmetro R/PA não apresentou significância (Tabela 5). Em contraste, os valores de TCR e AFE mostram grande diferenciação entre as mesmas.

**Tabela 5.** Resultado da ANOVA (valores F) da variáveis Inundação, Luz e Tempo e suas interações para: Área foliar (AF); taxa de crescimento relativo (TCR); razão massa foliar (RMF); área foliar específica (AFE) e; razão raiz / parte aérea (R/PA). GL = Graus de Liberdade. O efeito significativo é indicado com: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Efeito	GL	AF	TCR	RMF	AFE	R/PA
<i>C. latiloba</i>						
Inundação (I)	1	26,43 ***	0,96	22,32 ***	0,48	0,38
Luz (L)	1	9,48 **	5,15 *	18,02 ***	34,97 ***	0,66
Interação I x L	1	4,63 *	0,56	1,07	7,43 *	0,62
<i>P. glomerata</i>						
Inundação (I)	1	23,26 ***	5,72 *	8,65 *	3,97	0,22
Luz (L)	1	0,85	1,60	0,07	2,74	0,88
Interação I x L	1	2,06	13,34 **	0,02	1,67	1,40
Espécie	1	2,924	23,512***	0,114	47,453***	1,795

## 6. Discussão

### 6.1. Considerações sobre as condições experimentais.

Os valores de físico-química da água revelaram que o experimento semi-controlado apresentou condições comparáveis àquelas encontrados no ambiente natural. Embora pequenas variações tenham sido observadas, como pH mais básico e temperatura nos tanques cerca de dois graus mais baixa do que aquela medida no campo, as concentrações de oxigênio na água dos tanques foram superiores às medidas no campo. Estas últimas, por sua vez, sofreram um aumento gradual com o aumento da cota mensal de inundação do rio, conforme padrão esperado (Furch, 1984).

Contudo, é importante ressaltar que melhores condições hídricas não necessariamente representam melhor ambiente para o desenvolvimento das plântulas, visto que as propriedades do solo têm grande relevância. Possíveis problemas com este aspecto foram minimizados com a manutenção das condições edáficas originais, já que o experimento foi realizado com solos provenientes da área de estudo. Entretanto, estudos incluindo medidas do Potencial Redox do solo e nutrientes disponíveis seriam interessantes no futuro, de forma a conferir maior suporte à interpretação dos resultados obtidos.

### 6.2. Aspectos ecofisiológicos das espécies

No ecossistema de áreas alagáveis, a distribuição das espécies está principalmente condicionada a disponibilidade de luz e tolerância à inundação, variáveis que co-atuam de acordo com o gradiente de elevação. A baixa densidade de indivíduos encontrada nas várzeas baixas disponibiliza maior entrada de luz às espécies tolerantes a inundação, enquanto que na várzea alta, as espécies menos tolerantes a inundação estão mais sombreadas (Wittmann & Junk, 2003). Os resultados aqui apresentados demonstram que, tanto inundação como a radiação incidente, afetam diferentemente os aspectos fisiológicos e morfológicos das espécies estudadas.

Observa-se claramente que *C. latiloba* é uma espécie bastante tolerante à inundação, e com alto requerimento por luz, que é confirmado pelos maiores valores de PC e menores de RN. Ao longo do período de duração do experimento, o tratamento com muita luz resultou em maior assimilação de CO<sub>2</sub>, que, somado à menor perda de água por transpiração, aumentou a eficiência no uso da água (EUA – razão de mol de CO<sub>2</sub> absorvido por mol de água transpirada) da espécie. A baixa razão Ci/Ca e a grande incorporação de CO<sub>2</sub> encontrada nos

tratamentos com muita luz, indicam que o aparato fotossintético teve melhor eficiência em transformar o CO<sub>2</sub> intercelular disponível em biomassa estocada.

A acentuada redução de *g<sub>s</sub>*, para a espécie *C. latiloba*, a partir do terceiro mês, afetou a assimilação de CO<sub>2</sub> nos tratamentos de pouca luz, mas, sob muita luz, os valores de *A* mantiveram-se elevados. Esta tendência foi detectada pela análise de variância da interação luz e tempo. Esse comportamento distinto é ressaltado quando se observa a significância registrada no primeiro e sexto mês de experimento.

Assim, sugere-se que sob grande intensidade de luz, a espécie pioneira apresentou melhor desempenho fisiológico, mesmo sob inundação, que se deve possivelmente, ao aumento da produção de Rubisco (Ribulose-1,5-biofosfato – enzima utilizada durante a carboxilação) e/ou a capacidade de regeneração de RuBP (ribulose-1,5 biofosfato – substrato para a carboxilação) (Long & Hällgren, 1993)

As conseqüências da variável inundação sob as trocas gasosas em *C. latiloba* foram atenuadas por respostas morfológicas estratégicas, dentre elas a produção de raízes adventícias. Segundo De Simone *et al.* (2003), essas raízes são capazes de assegurar a absorção de água e nutrientes durante a fase de inundação, podendo muitas vezes dar suporte e/ou substituir as funções das raízes primárias. Esta estratégia, entretanto, não é exclusiva desta espécie. Experimentos feitos com diversas espécies de áreas inundáveis (Waldhoff *et al.*, 1998; Chen *et al.*, 2002; Lopez & Kursar, 2003; Armbrüster *et al.*, 2004) demonstram a grande importância fisiológica das raízes adventícias, com *Senna reticulata* chegando a registrar raízes de 150 cm de comprimento em 4 semanas de inundação parcial (Parolin, 2001).

Entretanto, alguns mecanismos fisiológicos de defesa à inundação também podem ter se manifestado em *C. latiloba*. Para fins de manutenção de O<sub>2</sub> interno, Drew (1997) relata que espécies de áreas alagáveis podem apresentar raízes com células secundárias, de parede lignificadas e suberizadas, que por sua vez, auxiliam na conservação de O<sub>2</sub>. Da mesma forma, a produção de lenticelas hipertróficas também se mostra como um eficiente mecanismo de defesa, o qual possibilita uma melhor aeração interna, viabilizando a chegada de oxigênio até as raízes primárias, e, a eliminação de possíveis fitotoxinas produzidas devido à redução de oxigênio no solo (De Simone, 2003). Contudo, essas duas estratégias podem diferir quanto ao grau de eficiência, visto que a difusão de gases no ar é cerca de 10.000 vezes maior que na água (Armstrong, 1979).

As análises de crescimento mostraram que a inundação parcial não afetou negativamente a produção de biomassa total de *C. latiloba*, comprovando o seu alto potencial

em colonizar baixas áreas alagáveis. Quanto às frações, esta espécie demonstra maior partição dos produtos fotoassimilados para as folhas quando submetida a ambiente sombreado, enquanto que sob muita luz, passa a investir mais biomassa para o desenvolvimento caulinar.

O melhor desempenho de *C. latiloba* na presença de muita luz, resultou em significância dos parâmetros AF, TCR, RMF e AFE, o que comprova o seu comportamento característico de rápido crescimento e expansão de área foliar no ambiente de várzea. Cerca de 30% a mais de AFE foi encontrado em ambiente sombreado, demonstrando que *C. latiloba*, sob tais condições, aumenta a área foliar específica e torna a folha mais fina, desta forma, ocorre um aumento da eficiência na captação da pouca luz disponível. Já quando a plântula se encontra em ambiente com muita luz, a folha apresenta-se mais espessa e com menor área foliar, captando assim menos luz e se protegendo da fotoinibição (Larcher, 1995).

A fotoinibição, conhecida como um estado de estresse para as planta e causada pelo excesso de luz ao aparato fotossintético, é resultado da baixa capacidade de dissipação de calor, sendo indicada com valores de eficiência quântica abaixo de 0,72 (Bolhàr-Nordenkampf & Oqüist, 1993). Apesar da redução de Fv/Fm após o início do tratamento, a espécie pioneira não alcançou valores tão críticos, descaracterizando, portanto, um estado de fotoinibição.

Os valores de eficiência quântica comprovam as tendências iniciais. *C. latiloba* apresentou baixos valores de Fv/Fm quando submetido a muita luz, com diferença entre os tratamentos nos meses 2 e 3. Este comportamento é justificado pela menor exposição do centro de reação do PSII quando a planta esta submetida a alta intensidade de luz (Dias & Marengo, 2006), assim, um ajuste das espécies pioneiras com alto requerimento por luz, como *C. latiloba*, é esperado como forma de fugir da fotoinibição. Ademais, a partir do quarto mês, não foi encontrada diferença entre os tratamentos, comprovando que *C. latiloba* foi capaz de aclimatar-se ao ambiente com muita luz, que foi confirmado pelo aumento dos valores de Fv/Fm após esse período.

A saturação de água do solo mostrou efeitos mais acentuados sobre plântulas de *P. glomerata*. Sob alagamento esta espécie reduziu seu metabolismo por meio do fechamento dos estômatos e redução da razão Ci/Ca, o que resultou em queda na taxa de assimilação fotossintética. Assim, menores valores de A foram encontrado nas plântulas inundadas de *P. glomerata* durante a maior parte do experimento, com decréscimo no tratamento com pouca luz até o 4º mês. Já nos meses 5 e 6 deste mesmo tratamento, observa-se que houve inversão das tendências do parâmetro A, demonstrando que sob condições de inundação, *P. glomerata* parece se aclimatar quando em baixa incidência de luz, mas sob alta incidência, a luz torna-se

um fator de redução da assimilação fotossintética. Esta relação é confirmada com os valores de  $C_i/C_a$  significativamente menores nos dois últimos meses.

A condutância estomática é um fator de resistência importante às trocas gasosas. Long & Hällgren (1993) apontam a abertura estomatal como um limitante dominante para difusão de  $CO_2$  na fase gasosa, pois menos fotossíntese líquida irá ocorrer sob menores valores de  $g_s$ . Contudo, um aumento de  $A$  e redução de  $g_s$  foi encontrado nas plântulas de *P. glomerata* não inundada. A existência desta relação poderia ser explicada por um elevado valor de  $C_i$ , o que implicaria em um aumento dos valores da razão  $C_i/C_a$ , e que, entretanto, não foi verificado. Assim, a redução de  $A$  nas plântulas inundadas de *P. glomerata*, pode não estar ligada somente ao fechamento estomático. A queda da assimilação, também pode ter ocorrido pelo efeito do alagamento sobre o aparato fotossintético, de forma a reduzir a capacidade de carboxilação do centro de reações, mesmo com saturação  $CO_2$  no mesófilo. Isto explicaria os menores valores de  $F_v/F_m$  com o tempo de tratamento, embora estes nunca tenham chegado a limites indicativos de danos irreparáveis.

Sabe-se que, a saturação por água no solo é responsável por algumas transformações, como mudanças químicas, consumo de oxigênio por raízes, por microorganismos e redutores do solo, e restrição de processos entre solo-atmosfera, o que, em última instância, diminui a oxigenação do solo e causa queda do potencial redox (Pezeshki, 2001). Relata-se também que a relação entre condutância estomática e condição de anóxia está ligada a questões hormonais (Lambers *et al.*, 1998). Sob esta situação, as raízes podem enviar um sinal através do Ácido Abscísico – ABA – que induz ao fechamento estomático, resultando em diminuição da concentração de  $CO_2$  nos cloroplastos e redução da taxa de carboxilação (Larcher, 1995;). Além disto, Baldocchi (2004) afirma que redução em  $C_i$  (concentração de  $CO_2$  no mesófilo) é esperada se fatores exógenos forcem o fechamento dos estômatos. Estes mecanismos associados podem, eventualmente, justificar a forte influência da inundação sobre as trocas gasosas de *P. glomerata*.

O efeito negativo do alagamento em *Pouteria glomerata*, evidenciado pelos resultados de trocas gasosas, foi reforçado pela análise dos dados de eficiência quântica da clorofila *a*. Os menores valores de  $F_v/F_m$  foram encontrados nas plântulas sob inundação, em seus respectivos tratamentos de luz. Embora os valores de  $F_v/F_m$  tenham sofrido redução, estes nunca se apresentaram abaixo dos valores que caracterizam danos irreversíveis no PSII, onde são encontrados os centros de reações para a fotossíntese.

Nos estudos feitos por Parolin (2001) e Waldhoff *et al.* (2002), resultados diferentes foram encontrados, demonstrando um efeito substancial da inundação nas espécies de áreas

alagáveis avaliadas. Valores de Fv/Fm abaixo de 0,6 foram encontradas em *Senna reticulata* quando parcialmente inundada (Parolin, 2001), e valores entre 0,10 e 0,45 foram medidos em *Symmeria paniculata* sob inundação total Waldhoff *et al.* (2002). Os baixos valores encontrados nesses experimentos de inundação, em oposição aos dados do presente estudo, indicam que a interpretação dos valores mínimos de Fv/Fm indicativos de fotoinibição para espécies de áreas alagáveis ainda necessita uma discussão futura.

Quanto ao crescimento das plântulas, *P. glomerata* não perdeu folhas, continuou a produzir novas folhas e diminuiu o crescimento vertical. Estes resultados podem ter ocorrido como consequência da queda da respiração aeróbica das raízes, e o início do processo de síntese de proteínas pela ativação do metabolismo anaeróbico (Crawford, 1992). Ferreira *et al.* (2006), em um estudo com *Himatanthus sucuuba*, relataram um aumento na produção de álcool desidrogenase (ADH) quando as plântulas foram inundadas. Adicionalmente, Fan *et al.* (1997) demonstraram que sob inundação, plântulas de *Oryza sativa* inibiram a fosforilação oxidativa da mitocôndria e o metabolismo foi desviado para a fermentação, com acúmulo de produtos como lactato, alanina, succinato e malato. Drew (1997) afirma que o piruvato descarboxilase (PDC) é produzido em plantas sob condição de anóxia. Assim, é possível que o início do metabolismo anaeróbico possa ter garantido a manutenção de *P. glomerata* durante uma fase de pouco oxigênio disponível no solo.

Contudo, estudos mais detalhados e de longa duração são necessários, já que, conforme salientado por De Simone *et al.* (2003), esta estratégia pode resultar em efeitos tóxicos para as raízes, especialmente se a alta quantidade de etanol produzida não for eficientemente eliminada na forma de compostos orgânicos voláteis (VOC's), provenientes das raízes para um meio mais aerado (folha – atmosfera), via xilema.

Para *P. glomerata*, percebe-se que, na ausência de inundação, a luz tem forte influência sobre a biomassa total e suas frações, mas quando a planta é inundada, esse efeito é mascarado, como foi comprovado pelo menor valor F da variável luz. Esta tendência é corroborada pela TCR, a qual demonstra relação com a inundação, bem como com a combinação desta com o fator luz. Desta forma, o período de fase aquática das várzeas pode ser considerado desvantajoso e o excesso de luminosidade pode inibir o rendimento máximo fotossintético de *P. glomerata*.

### 6.3. Uma abordagem ecológica

Após estudos feitos em condições controladas e em ambiente natural, Parolin (2002) definiu duas principais estratégias para as plântulas de áreas alagáveis da Amazônia. Aquelas sujeitas a um maior tempo de inundação, adotam a estratégia de *tolerar* o efeito do alagamento, em oposição à estratégia das plântulas sujeitas a menor período de inundação, que apresentam rápido crescimento, cujo *escape* consiste na manutenção das folhas acima da superfície da água. Aparentemente, as duas espécies monitoradas no presente estudo não se enquadram nessa definição. Assim, *P. glomerata*, espécie que também é encontrada em locais sombreados mais elevados (Várzea Baixa Tardia), demonstrou baixa TCR quando alagada, enquanto que *C. latiloba*, espécie também de Várzea Baixa, mas que caracteriza o início da sucessão em baixas elevações, apresentou maior investimento em biomassa na extensão caulinar quando inundada.

Os dados de altura e biomassa evidenciaram forte relação de *C. latiloba* com a disponibilidade de luz, diferentemente do observado para *P. glomerata*. Contudo, houve similaridade das duas espécies quanto aos valores de biomassa total, nos tratamentos correspondentes, apesar de grande diferença de altura, com maiores valores para *C. latiloba*. Tem-se isto como resultado de um maior investimento de energia de *P. glomerata* na densidade da madeira, o que foi comprovado visualmente durante a execução do experimento. Por outro lado, Worbes *et al.* (1992) trabalhando com espécies de várzea, relatam que nas espécies de alto requerimento por luz, como *C. latiloba*, apresentam um maior incremento radial anual e menor densidade da madeira, do que nas espécies de sombra. Diante disso, aparentemente, não só a inundação, mas também a luminosidade devem ser consideradas como fatores de importância para o sucesso no estabelecimento de plântulas em áreas alagáveis.

A diferença de comportamento entre as duas espécies frente a variável luz também foi demonstrada pelos dados de curva de luz. Igualmente ao encontrado na literatura (Taiz & Zaiger, 2004; Marengo & Lopes, 2005), a espécie pioneira apresentou maior PC e menor RN que *P. glomerata*, confirmando que para espécies de luz, maior quantidade de mols de CO<sub>2</sub> é fixado por mol de fótons absorvido pela folha, apesar dos valores de  $\phi$  não demonstrar tal diferença. Esta relação se deve ao fato de que, maior investimento em energia para a produção de pigmentos ocorre em espécies de sombra, como forma de aproveitar o máximo de luz possível do ambiente sombreado, enquanto que espécies de luz investem mais na produção de Rubisco e regeneração da RubP, para um melhor aproveitamento da alta disponibilidade de luz (Long & Hällgren, 1993)

Apesar das condições experimentais terem proporcionado um ambiente comparável ao natural, os aspectos geomorfológicos existentes nas áreas alagáveis, também devem ser considerados. Por exemplo, a ausência de significância entre a razão raiz/parte aérea (R/PA) e as variáveis estudadas, para ambas as espécies, não era esperada. Lopez & Kursar (2003) verificaram forte relação da profundidade da raiz e R/PA com tratamento de inundação, seja em espécies de áreas alagáveis como de terra firme. Enquist & Leffler (2001) sugerem uma relação entre espécies decíduas e perenes de terra firme, com a profundidade da raiz, justificando que espécies perenes têm raízes mais profundas para manutenção do balanço hídrico durante a fase de seca. A ausência desta relação neste trabalho pode ser justificada pelo pulso de inundação ao quais estas espécies estão sujeitas. Em áreas alagáveis, a produção de raízes primárias e adventícias, como as encontradas em grande quantidade por *C. latiloba*, pode estar muito mais relacionada com processos de sedimentação e erosão do que com a disponibilidade de água no solo, de forma a criar melhores condições para manter-se em pé num solo altamente instável. Esta hipótese foi comprovada por Wittmann & Parolin (2005) que, trabalhando com *Salix martiana* e *Alchornea castaneifolia* espécies abundantes das várzeas amazônicas, encontraram elevada produção de raízes secundárias nas camadas mais próximas da superfície, justificando que este mecanismo primeiramente auxilia na aeração interna, mas que também atua no sentido de ancorar a planta ao solo.

Diversos estudos que abordaram as respostas ecofisiológicas em áreas passíveis de alagamento, relatam a duração do período de inundação como uma situação de estresse para as plantas (Crawford & Braendle, 1996; Pezeshki, 2001; Lüttge & Scarano, 2004; Jackson & Colmer, 2005). Em parte isso é suportado pela presença de espécies endêmicas a estes ambientes, com uma similaridade entre várzea e terra firme de apenas 31% (Wittmann *et al.*, 2006), bem como uma maior dissimilaridade entre várzea e terra firme, do que entre duas florestas de terra firme de uma mesma região geográfica (Terborgh & Andresen, 1998).

Se, por um lado a fase aquática é um período desvantajoso para as plantas da várzea, a ausência da inundação durante a fase terrestre é considerada como favorável ao melhor desenvolvimento das mesmas. Isto é confirmado pela presença de anéis de crescimento em espécies de áreas alagáveis como em *Macrobium acacifolium*, onde foi encontrada correlação entre a formação de anéis de crescimento e o nível de água diário do rio, indicando o período de fase terrestre como o responsável pela maior média de incremento radial anual (Schöngart *et al.*, 2005).

Por outro lado, Lopez & Kursar (2003) sugerem que muito da similaridade entre várzea e terra firme é explicada pelo período de seca na Amazônia, havendo espécies de terra

firme habitando as várzeas tanto pela alta capacidade adaptativa à inundação, como pela capacidade de tolerar o severo período de seca durante a fase terrestre (pós inundação). Desta forma, Lopez & Kursar (1999) concluem que a menor diversidade encontrada nas áreas alagáveis é explicada pela baixa quantidade de espécies tolerantes a inundação e a seca (fase aquática e terrestre), apesar desta hipótese não ter sido testada experimentalmente.

As diversas adaptações encontradas em plantas das áreas alagáveis, como as discutidas no presente estudo, baseiam a afirmativa de que o pulso de inundação é responsável por causar grandes alterações, tanto em nível celular como em nível de comunidade, entretanto muitas delas permanecem desconhecidas e algumas ainda não apresentam um padrão conclusivo. Em um trabalho com *H. sucuuba*, Ferreira (2006) verificou que existem diferenças genéticas entre populações de terra firme e várzea, sugerindo a ocorrência de especiação, mas esses padrões apresentaram-se muito complexos. Em um estudo com medidas de fluorescência da clorofila *a*, Oliveira-Wittmann (2006) revelou que *P. glomerata* apresentou menores valores de Fv/Fm sob condição de seca. Ademais, *Tabebuia rosea*, uma espécie comum de áreas não inundáveis e florestas secas, teve maior crescimento de área foliar e produção de biomassa total sob condições de inundação (Lopez & Kursar, 2003). E ainda, plântulas de terra firme desenvolveram lenticelas hipertróficas e não apresentaram sinais de clorose ou necrose quando inundadas, além da presença abundante de grandes lenticelas encontrada em *Prioria copaifera* (Griseb.) (espécie de floresta sazonalmente inundada) quando não foram inundadas (Lopez & Kursar, 1999).

Apesar dos resultados aqui apresentados demonstrarem os limites que a subida e descida do nível do rio impõe a vegetação do ecossistema de áreas alagáveis, algumas questões permanecem abertas. Sendo assim, experimentos de longa duração como o presente estudo se tornam de extrema relevância, e, se aplicados para outras espécies, podem auxiliar na interpretação de tais tendências.

## 7. Conclusões

- A espécie pioneira, *C. latiloba*, apresentou forte relação com a disponibilidade de luz, com melhor desempenho dos parâmetros fisiológicos avaliados sob alta luminosidade. Contudo, *P. glomerata* não foi afetada por esta variável, confirmando a sua característica de ser uma planta tolerante ao sombreamento.

- A inundação demonstrou maior efeito sob *P. glomerata*, que para tolerar este período desvantajoso, apresentou redução nos valores de trocas gasosas, crescimento e fluorescência da clorofila *a*. Entretanto, para *C. latiloba* esses parâmetros não foram afetados pela inundação.

- O fator tempo de duração demonstrou relação com os parâmetros analisados para ambas as espécies, entretanto, dependendo do tratamento imposto, as plântulas foram capazes de recuperar o bom estado fisiológico.

- Apesar dos parâmetros ecofisiológicos utilizados apresentarem redução do desempenho durante a fase aquática experimental, as espécies estudadas demonstram ótimo ajuste fisiológico frente às condições impostas pelo pulso de inundação, questionando a existência de estresse vegetativo.

## 8. Referências Bibliográficas.

- Armbrüster, N., Müller, E. & Parolin, P. Contrasting responses of two Amazonian floodplain trees to hidrological changes. *Ecotropica*, 10(2): 73-84.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Advance Botany, Research*, 7: 225-332.
- Ayres, J.M. 1995. As matas de várzea do Mamirauá. 2ª edição, Estudos de Mamirauá, vol. 1. CNPq: Brasília, 123pp.
- Baldocchi, D. 2004. *Lecture 35: Leaf photosynthesis and respiration, Concepts*. ESPM, University of California, Berkeley, CA, USA. 23pp.
- Blom, C.W.P.M. & Voesenek, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Tree*, 11: 290-295.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R. & Oquist, G. 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. & Long, S.P. (Eds.). *Photosynthesis and production in a changing environment – a field and laboratory manual*. Chapman & Hall, London – Glasgow – New York – Tokyo – Melbourne – Madras, p. 194-206.
- Chen, H. Qualls, R.G. & Miller, G.C. 2002. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. *Environmental and Experimental Botany*, 48: 119-128.
- Crawford, R.M.M & Braendle, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Eexperimental Botany*, 47(2): 145-159.
- Crawford, R.M.M. 1992. Oxygen availability as na ecological limit to plant distribution. In: Bergon, M.; Fitter, A.H. (Eds.). *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London. p. 93-185.
- Crawford, R.M.M., Walton, J.C. & Wollenweber-Ratzer, B. 1994. Similarities between post-ischæmic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 102b: 325-332.
- De Simone, O., Junk, W.J. & Schmidt, W. 2003. Central Amazon Floodplain Forest: Root Adaptations to Prolonged Flooding. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50(6): 943-951.
- Dias, D.P. & Marengo, R.A. 2006. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, 44(2): 235-240.

- Drew, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and Acclimation Under Hypoxia and Anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 18: 223-250.
- Enquist, B.J. & Leffler, A.J. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 41-60.
- Fan, T.W.M., Higashi, R.M., Frankiel, T.A. & Lane, A.N. 1997. Anaerobic nitrate and ammonium metabolism in flood-tolerance rice coleoptiles. *Journal of Experimental Botany*, 48(314): 1655-1666.
- Fernandez, M.D., Pieters, A., Donoso, C., Herrera, C. & Tezara, W. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapire River. *Tree Physiology*, 19: 79-85.
- Ferreira, C.S. 2006. Aspectos morfoanatômicos, bioquímicos e genéticos de *Himatanthus sucuuba*, em ambiente de várzea e terra firme da bacia Amazônica. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 90pp.
- Ferreira, C.S. Piedade, M.T.F. & Bonates, L.C. 2006. Germinação de sementes e sobrevivência de plântulas de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood. em resposta ao alagamento, nas várzeas da Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 36(4): 413-418.
- Ferreira, C.S., Piedade, M.T.F., Junk, W.J. & Parolin, P. 2007. Floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*: Effect of flooding on germination, growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany*, no prelo.
- Furch, K. 1984. Water chemistry of the Amazon basin: The distribution of chemical elements among freshwaters. In: Sioli, H. (Ed.) *The Amazon*. Dordrecht / Boston / Lancaster. p. 167 – 200.
- Gonçalves, J.F.C., Barreto, D.C.S., Santos-Jr, U.M., Fernandes, A.V., Sampaio, P.T.B. & Buckeridge, M.S. 2005. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke.) under different light intensities. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17(3): 325-334.
- Jackson, M.B. & Colmer, T.D. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*, 96: 501-505.

- Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. *In: Junk, W.J. (Ed.). The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System.* Springer: Berlin, p. 147-185.
- Junk, W.J. 1993. Wetlands of tropical South-América. *In: Whigham et al. (eds). Wetlands of the world.* Kluwer Academic publishers, Dordrecht. P.679-739.
- Junk, W.J. 1997. Structure and Function of the Large Central Amazonian River Floodplains: Synthesis and Discussion. *In: Junk, W.J. (Ed.). The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System.* Springer: Berlin, p.3-20.
- Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science*, 106: 110-127.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology.* Springer, New York. 540pp.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology.* 3ª edição, Springer, Berlin. 506pp.
- Long, S.P. & Hällgren, J.-E. 1993. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and laboratory. *In: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. & Long, S.P. (Eds.). Photosynthesis and production in a changing environment – a field and laboratory manual.* Chapman & Hall, London – Glasgow – New York – Tokyo – Melbourne – Madras, p. 129-167.
- Lopez, O.R. & Kursar, T.A. 1998. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology*, 19: 925-932.
- Lopez, O.R. & Kursar, T.A. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats?. *Oecologia*, 136: 193-204.
- Lüttge, U. & Scarano, F.R. 2004. Ecophysiology. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(1): 1-10
- Maia, L.A. & Piedade, M.T.F. 2002a. Influence of the flood pulse on leaf phenology and photosynthetic activity of tree in a flooded Forest in Central Amazonia/Brasil. *Amazoniana*, 1/2: 53-63.
- Maia, L.A. & Piedade, M.T.F. 2002b. Influencia do pulso de inundaç o na fenologia foliar e cont udo de clorofila em duas esp cies da floresta de igap  da Amaz nia Central, Brasil. *Acta Amaz nica* 32(1): 55-64.
- Marengo, R.A. & Lopes, N.F. 2005. *Fisiologia vegetal – Fotoss ntese, Respira o, Rela es h dricas e Nutri o mineral.* Universidade Federal de Vi osa, Vi osa, Brasil. 451pp.

- Oliveira-Wittmann, A. 2007. *Conteúdo de tococromanóis em espécies arbóreas de várzea da Amazônia Central sob condições controladas*. Doctor's Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 148pp.
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128: 326-335.
- Parolin, P. 2002. Life history and environmental of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains. *Revista de Biologia Tropical*, 50(2): 531-545.
- Parolin, P., Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. 2001. Gas exchange of six tree species from Central Amazonian floodplains. *Tropical Ecology*, 42: 15-24.
- Pezeshki, S.R. & DeLaune, R.D. 1998. Responses of seedlings of selected woods species to soil oxidation-reduction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 40: 123-133.
- Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46: 299-312.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J. & Long, S.P. 1991. The productivity of the C<sub>4</sub> grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Ecology*, 72(4): 1456-1463.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J. & Parolin, P. 2000. The flood pulse and photosynthetic response of trees in a white water floodplain (Várzea) of the Central Amazon, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol*, 27: 1734-1739.
- Rengifo, E., Tezara, W. & Herrera, A. 2005. Water relations, Chlorophyll *a* fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica*, 43(2): 203-210.
- Schöngart, J., Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Ayres, J.M., Hüttermann, A. & Worbes, M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El-Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology*, 10: 683-692.
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Ludwigshausen, S., Horna, V. & Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 581-597.
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Junk, W.J. & Worbes, M. 2005. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145: 454-461.

- Striker, G.G., Insausti, P., Grimoldi, A.A., Plouschuk, E.L. & Vasellati, V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil*, 276: 301-311.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2004. *Fisiologia Vegetal*. 3ª edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 719pp.
- Terborgh, J. & Andresen, E. 1998. The composition of Amazonian forests: Patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 645-664.
- Waldhoff, D., Furch, B. & Junk, W.J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Environmental and Experimental Botany*, 48: 225-235.
- Waldhoff, D., Junk, W.J. & Furch, B. 1998. Responses of three central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. *International Journal of Ecology and Environment Science*, 24: 237-252.
- Wittmann, F. & Junk, W.J. 2003. Sapling communities in the Amazonian White-water forest. *Journal of Biogeography*, 30: 1533-1544.
- Wittmann, F. & Parolin, P. 2005. Aboveground Roots in Amazonian Floodplain Trees. *Biotropica*, 37(4): 609-619.
- Wittmann, F., Anhuf, D. & Junk, W.J. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of tropical ecology*, 18(6): 805-820.
- Wittmann, F., Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. 2004. The várzea forest in Amazônia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecology and Management*, 196: 199-212.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J.C., Motzer, T. Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Queiroz H.L. & Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forest across the Amazon basin. *Journal of biogeography*, 1-14.
- Worbes, M. 1997. The forest Ecosystem of the floodplains. In: Junk, W.J. (Ed.). *The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer: Berlin, p. 223-265.
- Worbes, M., Klinge, H., Revilla, J.D. & Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forest in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 3: 553-564.