

# Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central

Daniel MAURENZA<sup>1</sup>, Ricardo Antonio MARENCO<sup>2</sup>, Maria Teresa Fernandez PIEDADE<sup>3</sup>

## RESUMO

Para entender a ocorrência de *P. glomerata* na várzea amazônica, investigamos as respostas morfo-fisiológicas a longo período de inundação. Durante seis meses, plântulas de *P. glomerata* foram submetidas a dois tratamentos de inundação (parcial e total) para análise da assimilação fotossintética líquida (A), eficiência quântica do fotossistema II (referido como Fv/Fm), altura, número de folhas, diâmetro do colo do caule (DCC), área foliar e biomassa da planta. Encontramos um decréscimo da atividade de trocas gasosas, das taxas de crescimento e danos foliares com o aumento do nível de inundação. Após seis meses de experimento, a área foliar, a biomassa dos órgãos vegetativos (raiz, caule e folha) e a biomassa total das plântulas inundadas foram menores que das plântulas controle, plântulas não-inundadas. De acordo com o aumento do nível de inundação, a biomassa fotoassimilada foi alocada principalmente para o caule. Somente área foliar específica, razão raiz / parte aérea e massa seca de raiz não apresentaram diferenças entre os tratamentos. As plântulas totalmente inundadas foram fortemente comprometidas, demonstrando ser esta à condição mais crítica para a manutenção do metabolismo fisiológico. *P. glomerata* foi afetada pelo longo período de inundação, no entanto a espécie revela adaptações morfo-fisiológica que justifica a sua ocorrência em florestas de várzea.

**PALAVRAS-CHAVE:** Assimilação fotossintética, eficiência quântica do fotossistema II, biomassa, tolerância e plasticidade fenotípica.

## Growth of *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), a tree species from the Central Amazonian floodplain, under long-term flooding

### ABSTRACT

To understand the occurrence of *P. glomerata* in the Amazonian várzea we investigated the morpho-physiological responses to long-term flooding. Seedlings of *P. glomerata* were subjected to two flooding treatments (partial and total) for six months. Following flooding treatments, we examined light-saturated photosynthesis (A), the potential quantum yield of photosystem II (inferred as the Fv/Fm ratio), height, number of leaves (NF), stem diameter at the base of the plant (DCC), leaf area and plant biomass. We found a decrease in gas exchange parameters and growth rates, whereas leaf damage increased with flooding. After six months of flooding, leaf area, and the total plant biomass as well as the biomass of the vegetative organs (leaf, stem and root) were lower in flooded seedlings than in control, non-flooded plants. As flooding level increased assimilated carbon was mainly allocated to stems. However, flooding treatments had no significant effect on specific leaf area, the root/shoot ratio and dry mass of roots. Totally submerged roots of flooded seedlings were strongly affected, showing to be the most critical condition for maintenance of physiological metabolism. *P. glomerata* was affected by long-term flooding. Thus, *P. glomerata* exhibited adjusts morfo-fisiological which makes it possible for this species to occur in the Amazon floodplain forest.

**KEY WORDS:** Photosynthetic assimilation, quantum efficiency of photosystem II, biomass, and phenotypic plasticity

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Max - Planck, Manaus, AM, CEP 69060-001-Brasil. E-mail: dmaurenza@yahoo.com.br

<sup>2</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Pesquisas em Ciências em Silvicultura Tropical, Manaus, AM, CEP 69060-001-Brasil. E-mail: rmarenco@inpa.gov.br

<sup>3</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Pesquisa em Biologia Aquática, Max - Planck, Manaus, AM, CEP 69060-001-Brasil. E-mail: maitepp@inpa.gov.br

## INTRODUÇ O

No norte da Am rica do Sul, o clima tropical com  ndice pluviom trico elevado e sazonal, submete os rios da bacia amaz nica a um pulso de inundaç o regular (Junk *et al.*, 1989). Devido   flutuaç o do n vel da  gua, os rios transbordam para as margens adjacentes durante o per odo de cheia e leva   saturaç o do solo por cerca de 210 dias (Junk, 1989) por ano. Diante disso, as florestas s o periodicamente alagadas e passam por altern ncia entre uma fase terrestre e uma fase aqu tica durante um ano (Junk, 1997). Nestes ambientes com inundaç es extremas, somente plantas que possuem eficientes adaptaç es para tolerar a fase aqu tica est o presentes. Devido   exist ncia de poucas esp cies altamente tolerantes a inundaç o, observa-se elevado grau de endemismo nas  reas alag veis por rios de alta fertilidade e sedimentos em suspens o, as chamadas v rzeas (Prance, 1979; Junk *et al.*, 1989; Wittmann *et al.*, 2006).

Na fase aqu tica, os espaços entre os sedimentos do solo s o ocupados pela  gua, causando diversas alteraç es f sico-qu micas ed ficas (Joly e Crawford, 1982). Dentre elas, a reduç o de oxig nio destaca-se por limitar os processos respirat rios das ra zes e por tornar o meio hip xico ou at  mesmo an xico (Pezeshki, 2001). Para as esp cies arb reas tolerarem os efeitos do alagamento, Lobo e Joly (1998) descrevem dois tipos de mecanismos biol gicos que podem ser ativados. Um deles representa as adaptaç es para evitar a perda de oxig nio, tais como formaç o de lenticelas hipertrofiadas e aer nquima que permitem a entrada de oxig nio. Por outro lado, outros mecanismos como o desvio do metabolismo aer bio para anaer bio, reduç o da taxa metab lica, produç o de aç cres, antioxidantes e horm nios s o adaptaç es para tolerar o d ficit de oxig nio. Maiores detalhes podem ser encontrados em Joly e Crawford (1982), Worbes *et al.* (1992), Crawford e Br ndle (1996), Vartapetian e Jackson (1997), Pimenta *et al.* (1998), Waldhoff *et al.* (1998), De Simone *et al.* (2003), Rengifo *et al.* (2005), Oliveira-Wittmann (2007), Ferreira *et al.* (2007 e 2009) e Parolin (2009).

Algumas esp cies apresentam mudanç as morfol gicas e fisiol gicas como estrat gia adaptativa a inundaç o. Sob condiç es naturais e controladas, estudos relatam uma diminuiç o da assimilaç o fotossint tica l quida em plantas alagadas (Waldhoff *et al.*, 1998, 2002; Piedade *et al.*, 2000; Parolin *et al.*, 2001; Armbr ster *et al.*, 2004; Fernandez *et al.*, 1999). Os ajustes fisiol gicos resultam em consider vel impacto sobre a alocaç o de biomassa para  rg os vegetais como folhas, caules e ra zes. Investigando esp cies da v rzea da Amaz nia central, Parolin (2002) reporta o r pido crescimento caulinar na fase inicial da vida como maneira de aumentar a altura e escapar dos efeitos da submers o. Em termos de fenologia, algumas esp cies dec duas como *Albizia multiflora* e *Crataeva benthamii* e semi-dec duas *Alchornea castaneifolia*

e *Luehea cymulosa* apresentam a queda foliar total ou parcial em sincronia com o pulso de inundaç o (Junk *et al.*, 1989; Sch ngart *et al.*, 2002). E ainda, o crescimento de ra zes advent cias   comumente observado em pl ntulas inundadas (Joly e Crawford 1982, Waldhoff *et al.*, 1998; Lopez e Kursar 2003; Parolin 2009), uma adaptaç o importante para absorç o de oxig nio dispon vel na  gua. Em n vel foliar, a an lise da fluoresc ncia da clorofila *a*   outro meio para interpretar o desenvolvimento foliar e diagnosticar a sa de foliar. Durante a fotoss ntese, a folha dissipa parte da energia solar excedente em forma de luz como estrat gia de defesa. Assim,   poss vel identificar o n vel do dano ao aparato fotossint tico (Krause e Weis, 1991).

Os ajustes morfofisiol gicos adaptativos dos indiv duos  s mudanç as ambientais, as chamadas respostas pl sticas fenot picas naturais (Schlichting, 1986), auxiliam o indiv duo ocupar seu atual ambiente de ocorr ncia (Shao *et al.*, 2007). Assim, este estudo buscou avaliar o grau de plasticidade fenot pica de *Pouteria glomerata*, uma esp cie arb rea comumente encontrada na v rzea da Amaz nia Central. Poucos estudos investigaram o efeito da inundaç o de longa duraç o, variando entre dois a quatro meses de experimentaç o (Pimenta *et al.*, 1998; Waldhoff *et al.*, 1998; Lopez e Kursar, 1999; Parolin, 2001; Ferreira *et al.*, 2009). Por meio de par metros morfofisiol gicos investigamos as adaptaç es que a esp cie expressa frente ao alagamento artificial que justifiquem a sua ocorr ncia nas v rzeas. Assumindo que a fase aqu tica   um per odo cr tico para as  rvores, aceitamos como hip tese que a inundaç o diminui o metabolismo de *P. glomerata*. Se a hip tese estiver correta, esperamos que as respostas morfofisiol gicas, em termos de trocas gasosas, fluoresc ncia da clorofila *a*, crescimento e biomassa, revelem as adaptaç es de *P. glomerata*   inundaç o de longa duraç o que justifica a sua ocorr ncia na v rzea.

## MATERIAL E M TODOS

###  REA DE COLETA

O material vegetal foi coletado nas margens do lago Camale o, Ilha da Marchantaria (3 15'S, 60 00'W), localizada pr ximo   conflu ncia dos rios Solim es e Negro, 20 km ao sudoeste de Manaus, Amaz nia Central. A altitude m dia do local das coletas   de 23 m acima do n vel do mar. A precipitaç o anual na regi o   de aproximadamente 2100 mm, com marcada sazonalidade da estaç o seca (junho/setembro) e chuvosa (dezembro/maio) (Parolin *et al.*, 2001). O somat rio da  rea de captaç o h drica leva a flutuaç o do n vel da  gua do local em m dia de 10m, permitindo distinguir anualmente uma fase aqu tica, com pico de inundaç o em junho/julho, e uma fase terrestre, com pico de seca em novembro/dezembro (Piedade *et al.*, 1991, Junk *et al.*, 1989).

## OBTENÇ O DAS PL NTULAS E DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Pl ntulas de *P. glomerata* selecionadas pela similaridade em altura ( $30 \pm 10$  cm) foram transplantadas para vasos (13 cm de di metro na base, 16 cm na abertura e 15 cm de altura) contendo 2,5 L de solo do pr prio local, de forma a maximizar a manutenç o das condiç es ed ficas originais. Posteriormente os vasos foram transportados at  as depend ncias do Instituto Nacional de Pesquisas da Amaz nia (INPA), para tr s meses de aclimataç o. Durante este per odo, todas as pl ntulas permaneceram sem inundaç o e sob sombreamento que permitiu a entrada de radiaç o similar   encontrada na  rea de coleta, cerca de 50% da radiaç o solar total incidente.

Na busca de melhor representatividade do ambiente natural, neste estudo as pl ntulas foram submetidas a um per odo de seis meses de inundaç o artificial, utilizando tanques (104 cm x 161 cm) com capacidade para 1000 L. Na base dos tanques foi inserido um tubo de 40 mm de di metro que permitiu controlar o n vel da  gua. Os indiv duos foram submetidos a dois tratamentos quanto ao n vel de inundaç o: (1) inundaç o parcial (IP), onde o n vel de inundaç o foi de 2 a 3 cm a cima da superf cie do solo; e (2) inundaç o total (IT), onde o n vel da  gua permaneceu acima da gema apical da pl ntula e no escuro. Com o uso de placas de isopor, foi poss vel cobrir totalmente a abertura do tanque impedindo a entrada direta de luz. A condiç o de escuro foi aplicada a fim de reproduzir as condiç es naturais durante o pico da fase aqu tica. Um terceiro grupo de pl ntulas, (3) controle (n o inundado), foi irrigado diariamente.

## FOTOSS NTESE

Medidas das taxa de assimilaç o fotossint tica l quida (A) foram tomadas mensalmente, utilizando um sistema port til de an lise de gases por infravermelho (IRGA LI-6400, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, EUA). O protocolo para coleta de dados foi: temperatura de 30 C; RFA (radiaç o fotossinteticamente ativa) dentro da c mara de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; umidade relativa do ar entre 70 e 80 %; concentraç o de  $\text{CO}_2$  atmosf rico de  $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$  e fluxo de ar de  $400 \mu\text{mol s}^{-1}$ . Todas as medidas foram feitas em c mara foliar com  $6 \text{ cm}^2$  de  rea foliar, entre 09:00 e 14:00 h. Foi utilizada uma folha por indiv duo localizada entre as 4 primeiras do  pice para a base. Nove indiv duos foram utilizados para cada tratamento.

## FLUORESC NCIA DA CLOROFILA A

Com o uso de um fluor metro (PEA, MK2, 9600, Hansatech, Norfolk, UK), foram tomadas mensalmente medidas de efici ncia qu ntica do photosistema II (Fv/Fm) de nove indiv duos. Fv/Fm foi calculado a partir dos valores de fluoresc ncia inicial ( $F_0$ ), fluoresc ncia m xima ( $F_m$ ) e fluoresc ncia vari vel ( $F_v = F_0 - F_m$ ). Antes de cada mediç o, a superf cie foliar foi submetida   condiç o de aus ncia de luz durante 1 hora para adaptaç o ao escuro.

## MORFOLOGIA E CRESCIMENTO

Medidas de altura da pl ntula, n mero de folhas e di metro do colo caulinar (DCC) foram feitas mensalmente em nove indiv duos por tratamento. Ao final de seis meses as pl ntulas foram retiradas dos vasos, lavadas cuidadosamente e fracionadas em folhas, caule e raiz. Com as folhas ainda frescas, foi calculada a  rea foliar de cada pl ntula com um medidor de  rea foliar (modelo AM1, Delta-T Device, Cambridge, Reino Unido). O material vegetal foi seco a 95 C em estufa de circulaç o forçada (Heraeus e Memmert) at  atingir peso constante e pesado em balança an tica (modelo Belmarq 210 A). A partir dos dados de massa seca e  rea foliar, os seguintes par metros foram calculados para avaliar o crescimento da pl ntula: raz o massa foliar (RMF = massa de folha / massa total), raz o  rea foliar (RAF =  rea foliar / massa total),  rea foliar espec fica (AFE =  rea foliar / massa foliar), raz o massa da raiz (RMR = massa de raiz / massa total) e raz o raiz parte a rea (R/PA = massa de raiz / (massa de folha + massa de caule)).

## AN LISE ESTAT STICA

Os par metros utilizados foram submetidos   an lise de vari ncia (ANOVA) de medidas repetidas, onde foram considerados 7 n veis dentro do fator tempo (tempo inicial + 6 meses). Quando houve diferença significativa foi aplicado o teste Tukey *a posteriori* para discriminar a diferença entre os tratamentos em cada m s de coleta. As an lises foram conduzidas no software SYSTAT 10.2 (Wilkinson, 1998), considerando 95% de confiabilidade ( $p < 0,05$ ).

## RESULTADOS

Em todas as medidas, as pl ntulas sob tratamentos de inundaç o (parcial e total) apresentaram valores de A menores que das pl ntulas controle (Figura 1a). Sob IP, a assimilaç o fotossint tica acompanhou a tend ncia das pl ntulas controles, mantendo os valores em m dia  $1,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  menores. A assimilaç o de  $\text{CO}_2$  das pl ntulas sob IT decresceu significativamente ao redor de 67% ap s 30 dias, sendo que ao final do experimento os valores foram pr ximos de  $0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

A partir de 120 dias, os valores de Fv/Fm apresentaram duas respostas bem definidas: (1) pl ntulas fotossinteticamente danificadas, com os valores significativamente menores, ao redor de 0,70, representadas pelo tratamento IT; e (2) pl ntulas sem dano ao sistema fotossint tico, com os valores variando entre 0,78 e 0,80, representadas pelos tratamentos de IP e controle, respectivamente (Figura 1b)

O incremento em altura foi maior nas pl ntulas controles, que diferiram das demais ap s 90 dias (Figura 1c). Um acr scimo de 52% em 6 meses foi registrado. As pl ntulas sob IP e IT apresentaram alturas 24% e 38% menores que

as plântulas controle, respectivamente. Com tendência semelhante, as plântulas controle aumentaram 122% do número de folhas, com valores significativos aos 120 dias. Após 6 meses, as plântulas sob IP e IT apresentaram 45% e 83% menos folhas que as plântulas controle (Figura 1d). Diante disto, os valores da razão A/NF das plântulas sob inundação total aumentaram significativamente aos 90 dias, sendo ao final do experimento quatro vezes maior que das plântulas controle (Figura 1e). Devido ao crescimento lento, o aumento de DCC das plântulas controles foi significativo somente aos 150 dias (Figura 1f). Quando os parâmetros foram analisados continuamente, somente DCC não foi afetado pela inundação (Tabela 1). Todos os demais parâmetros indicam tanto efeito da inundação e tempo, quanto da interação desses fatores (Tabela 1).

As análises feitas com os dados coletados ao final do experimento também demonstram mudanças no crescimento de *P. glomerata*. Nas plântulas controle a biomassa de folha correspondeu a 64% da biomassa total, enquanto a biomassa de caule 20% e a biomassa de raiz 16% (Figura 2). De acordo com o aumento do nível de inundação, a alocação de biomassa para a folha diminuiu, enquanto para o caule aumentou. Sob inundação parcial, foi observado o crescimento de uma pequena quantidade de raízes adventícias próximo à superfície

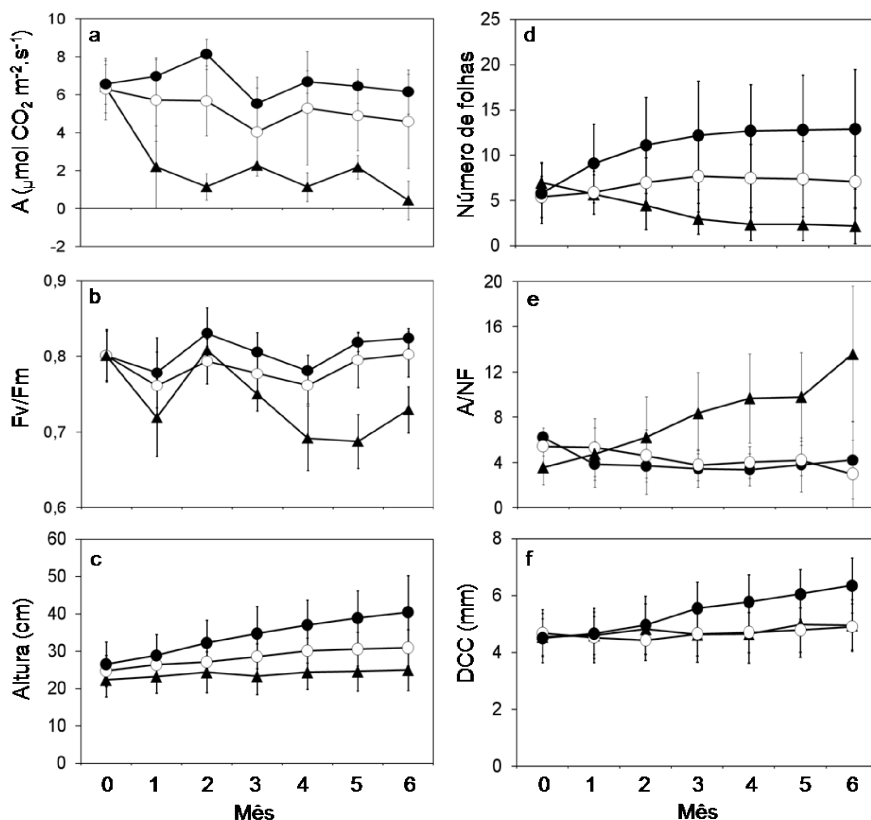
da água. Tanto os valores de biomassa como de área foliar foram significativamente menores nas plântulas inundadas (Tabela 2). Apenas os parâmetros RMF e RAF das plântulas parcialmente inundadas diferiram das plântulas controle. Por outro lado, os parâmetros AFE, RMR e R/AP não apresentam efeito significativo da inundação.

## DISCUSSÃO

As plântulas de *P. glomerata* se desenvolveram melhor nas condições não inundadas. Nos indivíduos controles foram encontrados os maiores valores de altura e número de folhas, com maior incorporação de biomassa que nas plântulas sob tratamentos de inundação. A saúde foliar foi mantida, permitindo elevado índice de eficiência quântica do FSII. Os demais parâmetros de crescimento apresentaram os maiores valores para as plântulas controle. Diante das respostas apresentadas para o período experimental avaliado, a ausência da inundação representou a melhor condição ambiental para *P. glomerata*. Os resultados são corroborados pelos obtidos por Worbes *et al.* (1992), Schluter *et al.* (1993) Fernandez *et al.*, (1999) e Parolin *et al.*, (2001) em ambiente natural, que verificaram maior produtividade na fase terrestre que durante a fase aquática, bem como os maiores valores de assimilação fotossintética das plântulas controle em outros estudos com

inundação artificial (Pimenta *et al.*, 1998; Waldhoff *et al.*, 1998; Parolin, 2001; Lopez e Kursar, 2003; Armbrüster *et al.*, 2004)

As plântulas que permaneceram sob inundação parcial apresentaram desenvolvimento ligeiramente menor que às plântulas controle. Sob este tratamento a espécie não produziu novas folhas, mas as manteve desde o início do experimento em bom estado fisiológico. Somente as plântulas parcialmente inundadas apresentam valores de RMF e RAF menores que as plântulas controle, isto é, pouco foi investido para o desenvolvimento foliar, mas as folhas presentes mantiveram-se saudáveis



**Figura 1** - Média com desvio padrão de assimilação fotossintética líquida (a), eficiência quântica do fotosistema II (b), altura (c), número de folhas (d), razão altura número de folhas (e) e diâmetro do colo caulinar (f) durante seis meses de experimentação. Tratamentos são indicados por ● controle, ○ inundação parcial e ▲ inundação total.

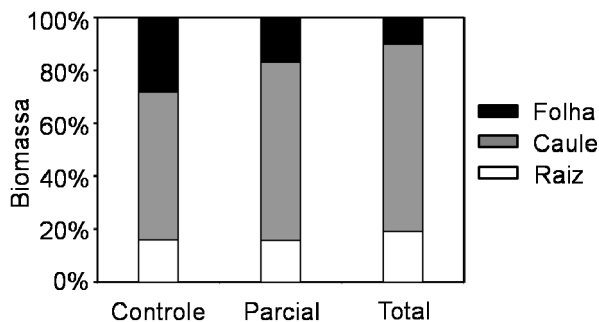


**Tabela 1** - Resultados da ANOVA de medidas repetidas (valores F) para os principais efeitos e interações dos parâmetros: Assimilação fotossintética líquida de CO<sub>2</sub> (A), eficiência quântica do fotosistema II (Fv/Fm), altura, número de folhas (NF), razão altura / número de folhas (A/NF) e diâmetro do colo caulinar (DCC). A análise usou nove indivíduos por tratamento (n = 9). Graus de liberdade (GL). Os efeitos significativos são indicados com \* = P<0,05, \*\* = P<0,01, \*\*\* = P< 0,001.

Efeito	GL	A	Fv/Fm	Altura	NF	A/NF	DCC
Inundação (I)	2	43,12***	23,04***	7,56**	7,99**	5,85**	2,43
Tempo (T)	6	6,81***	19,65***	18,56***	3,32**	4,12***	18,83***
Interação I x T	12	3,04***	4,09***	4,79***	6,47***	5,01***	7,22***

**Tabela 2** - Média ± desvio padrão e resultados da ANOVA dos parâmetros de crescimento após 6 meses de experimento. Área foliar (AF em cm), biomassa total (BT em g), biomassa da folha (BF em g), biomassa do caule (BC em g), biomassa de raiz (BR em g), razão peso foliar (RPF em g/g), razão área foliar (RAF em cm/g), área foliar específica (AFE em cm/g), razão peso raiz (RPR em g/g) e razão raiz / parte aérea (R/PA em g/g). A análise utilizou nove indivíduos por tratamento (n = 9). Graus de liberdade (GL); Efeito não significativo (NS). Diferença significativa, indicada pelas letras diferentes, foram detectados pelo teste Tukey considerando 95 % de confiabilidade (p < 0,05).

Parâmetros	GL	Controle	Parcial	Total	F	P
AF	2	5,28 ± 2,46 a	1,34 ± 0,76 b	0,60 ± 0,56 b	18,73	<0,001
BT	2	9,88 ± 4,33 a	4,8 ± 2,16 b	3,42 ± 1,10 b	8,83	<0,01
BF	2	2,79 ± 1,34 a	0,81 ± 0,63 b	0,35 ± 0,31 b	13,99	<0,001
BC	2	5,52 ± 2,50 a	3,24 ± 1,43 b	2,42 ± 0,73 b	5,32	<0,05
BR	2	1,56 ± 0,82 a	0,75 ± 0,29 b	0,65 ± 0,43 b	5,95	<0,01
RPF	2	0,280 ± 0,083 a	0,165 ± 0,077 b	0,142 ± 0,029 ab	7,04	<0,01
RAF	2	0,574 ± 0,340 a	0,239 ± 0,102 b	0,246 ± 0,058 ab	5,08	<0,05
AFE	2	1,99 ± 0,670 a	1,54 ± 0,28 a	1,72 ± 0,06 a	1,98	NS
RPR	2	0,160 ± 0,046 a	0,170 ± 0,050 a	0,180 ± 0,075 a	0,21	NS
R/PA	2	0,194 ± 0,066 a	0,209 ± 0,073 a	0,228 ± 0,121 a	0,27	NS



**Figura 2** - Porcentagem de biomassa (em g) alocada para as frações da planta nos tratamentos de inundação após seis meses.

e garantiram a entrada de energia para a planta. A maioria dos parâmetros utilizados indica valores intermediários das plântulas sob IP em relação aos demais tratamentos, porém, a assimilação fotossintética líquida e a eficiência quântica do FSII foram elevados. Assim, a inundação parcial conduziu a pequeno decréscimo do metabolismo de *P. glomerata*, com a manutenção da integridade do aparato fotossintético.

Os mecanismos evidenciados apresentaram-se como ajustes ao alagamento. Isto ocorre porque quando a água satura o solo, as folhas fecham os estômatos pela falta de oxigênio. Embora haja desacordos, este comportamento ocorre porque o alagamento pode estimular a produção de ácido abscísico

(Else *et al.*, 1996; Vartapetian e Jackson, 1997), um hormônio que reconhecidamente estimula o fechamento dos estômatos. Sob alagamento, os espaços entre os sedimentos que compõe o solo são ocupados o que bloqueia as trocas gasosas na interface raiz – atmosfera. Assim, o potencial redox do solo diminui e a capacidade de realizar trocas iônicas com as raízes torna-se insuficiente (Pezeshki, 2001), de modo que a oxigenação das raízes e de outros órgãos das plantas essencialmente aeróbios é interrompida (Crawford e Beaendle, 1996; Visser *et al.*, 2003). Para auxiliar na manutenção do metabolismo, outros mecanismos podem ter atuando conjuntamente, como a observada produção de raízes adventícias. Este comportamento também foi reportado para diversas espécies de áreas alagáveis, (Lobo e Joly, 1998; Pimenta *et al.*, 1998; Waldhoff *et al.*, 1998; Chen *et al.* 2002; Armbrüster *et al.*, 2004). Por exemplo, raízes adventícias de *Senna reticulata* alcançaram 150 cm em 4 meses sob inundação parcial (Parolin 2001). Embora a produção de massa de raízes adventícias foi pequena, possivelmente tiveram grande importância do ponto de vista funcional, pois essas raízes promovem a entrada de oxigênio e nutrientes necessários para as folhas e para a raiz primária durante a fase aquática (De Simone *et al.*, 2003).

Quando as plântulas foram submetidas à submersão, a espécie assimilou menos CO<sub>2</sub>, reduziu o número de folhas, o incremento em altura e DCC. Uma diminuição acentuada

da produtividade foi registrada aos 30 dias. Após seis meses, a área foliar e biomassa dos órgãos folha, caule e raiz das plantas sob submersão foram menores que as plantas sob controle e sob inundação parcial. Notadamente, *P. glomerata* diminuiu a produtividade como resposta a submersão, o que comprometeu o crescimento dos órgãos vegetativos. Em nível foliar, um decréscimo de Fv/Fm revelou danos foliares apenas a partir de 120 dias. Em estudo com *Symmeria paniculata*, uma espécie típica das áreas alagáveis amazônicas, Waldholff *et al.*, (2002) descartam o efeito do nível de inundação, mas corrobora com nossos resultado onde encontrou uma diminuição de Fv/Fm em folhas submersas por longo período (a cima de 1 m de profundidade, correspondente ao máximo de 163 dias de submersão). Para a sobrevivência da espécie, outros ajustes em nível molecular podem atuar juntamente com as alterações morfofisiológicas. Para a região amazônica, De Simone *et al.* (2003) reportam a produção de reservas de carboidratos durante a fase terrestre para as plantas garantirem estoque de energia suficiente para a fase aquática. Em estudos com *Himatanthus sucuuba* (Ferreira *et al.*, 2009) são relatadas dormência e o desvio do metabolismo aeróbio para anaeróbio em plantas submersas, com produção de álcool desidrogenase, uma enzima chave para a fermentação alcoólica, o que resulta em produção de energia e liberação de etanol. Outros mecanismos como produção de antioxidantes (Oliveira-Wittmann, 2007) pode estar envolvido e são sugeridos para futuras investigações.

Para *P. glomerata*, a inundação total mostra-se claramente como a situação mais crítica. Em condições naturais, um somatório de diversas alterações de natureza física atua durante a submersão, tais como: (1) a imediata interrupção na interface planta-atmosfera, e conseqüentemente, das condições para troca gasosa das folhas. Ou seja, a disponibilidade de oxigênio é extremamente baixa tanto para as raízes como para as outras partes da planta, conforme foi detectado no primeiro mês; (2) o decréscimo da disponibilidade de luz de acordo com o aumento da profundidade. Para os rios da Amazônia, em particular os de água branca, este efeito é acentuado. Usando como metodologia o disco de Secchi, Furch (1997) mediu a entrada de luz nas águas que inundam a mesma área de coleta do presente estudo até 30-50 cm de profundidade. Devido à alta quantidade de sedimentos em suspensão, que é característica dos rios de água branca, a luz, como um recurso essencial para a entrada de energia ao sistema fotossintético, é ausente para uma plântula que esta sob sete metros de coluna de água; (3) a coluna da água é profunda, principalmente nas cotas mais baixa de inundação. O peso da água exerce alta pressão sobre o tecido vegetal, causando alterações nas diferenças de pressão necessária para funcionamento fisiológico; e (4) a alta quantidade de sedimentos em suspensão na água e que se depositam na superfície foliar, criando outra barreira para as trocas gasosas.

Do total de 16 parâmetros utilizados neste estudo, 12 mostraram o efeito significativo negativo da inundação. Nenhuma morte foi registrada durante seis meses de experimentação, até mesmo das plântulas sob tratamento de IT. Assim aceitamos a hipótese de diminuição do metabolismo aeróbio de *P. glomerata* durante a fase aquática. Entretanto, neste estudo também tornaram-se evidentes as adaptações morfofisiológicas da espécie à inundação parcial e total, tais como redução das trocas gasosas do sistema fotossintético e alocação distinta dos produtos fotoassimilados. Em virtude dos resultados apresentados, *P. glomerata* demonstra alta plasticidade fenotípica que permite tolerar até mesmo seis meses de inundação total, o que justifica a sua ocorrência nas várzeas.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Armbrüster, N.; Müller, E.; Parolin, P. 2004. Constricting responses of two Amazonian floodplain trees to hidrological changes. *Ecotropica*, 10(2): 73-84.
- 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 Experimental Botany*, 47(295): 145-159.
- 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.
- Else, M.A.; Tiekstra, A.E.; Croker, S.J.; Davies, W.J.; Jackson, M.B. 1996. Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transpirant in xylem sap. *Plant Physiology*, 112(1): 239-247.
- 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.; Piedade, M.T.F.; Franco, A.C.; Gonçalves, J.F.C.; Junk, W.J. 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany*, 90: 246-252.
- Ferreira, C.S.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Parolin, P.; 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 477-483.
- Furch, K. 1997. Chemistry of várzea and igapó soils nutrient inventory of their floodplain forest. In: Junk, W.J. (Ed.). *The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing Systems*. Springer, Berlin. p. 47-67.
- Joly, C.A.; Crawford, R.M.M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 33(135): 799-809.

- Junk, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. *In: Holm-Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C. e Balslev, H. (Eds). Tropical Forest: botanical dynamics, speciation and diversity.* Academic Press, New York. P. 47-64.
- 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 Systems.* 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.
- Krause, G.H.; Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42: 313-349.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. 1998. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. *In: Scarano, F.R.; Franco, A.C. (Eds). Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics.* PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brazil. p. 137-156.
- Lopez, O.R.; Kursar, T.A. 1999. 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.
- Oliveira-Wittmann, A. 2007. *Conteúdo de tococromanóis em espécies arbóreas de várzea da Amazônia Central sob condições controladas.* Tese de doutorado, 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. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplain. *Annals of Botany*, 103: 359-376.
- 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. 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 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.
- Pimenta, J.A.; Bianchini, E.; Medri, M.E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. *In: Scarano, F.R.; Franco, A.C. (Eds). Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics.* PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brazil. p. 157-176.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia*, 31: 26-38.
- 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.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 667-693.
- Schlüter, U.B.; Furch, B.; Joly, C.A. 1993. Physiological and anatomical adaptations of young plants of *Astrocarium jauari* to periodic and long term inundation of the floodplain biotopes of Central Amazonia. *Biotropica*, 25(4): 384-396
- 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.
- Shao, H.B.; Guo, Q.J.; Chu, L.Y.; Zhao, X.N.; Su, Z.L.; Hu, Y.C.; Cheng, J.F. 2007. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 54: 37-45.
- Vartapetian, B.B.; Jackson, M.B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79 (supplement A): 3-20.
- Visser, E.J.W.; Voeselek, L.A.C.J.; Vartapetian, B.B.; Jackson, M.B. 2003. Flooding and plant growth. *Annals of Botany*, 91:107-109
- 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*, 24:2 37-252.
- Wilkinson, L. 1998. *Systat: the system for statistics.* Systat Inc. Evanston, Illinois, USA.
- 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*, 33: 1334-1347.
- 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 vegetable science*, 3: 553-564.

Recebido em 28/11/2008  
Aceite em 06/07/2009

