

UNIVERSIDADE DO AMAZONAS – UA  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

GERMINAÇÃO E ADAPTAÇÕES METABÓLICAS E MORFO-ANATÔMICAS EM  
PLÂNTULAS DE *HIMANTHUS SUCUUBA* (SPRUCE) WOOD., DE  
AMBIENTES DE VÁRZEA E TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

CRISTIANE DA SILVA FERREIRA

VEDADO  
EMPRESÍMIO

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

MANAUS - AM  
2002

T  
583.72045  
F383g  
Reg. 02-0598

BIBLIOTECA DO INPA

UNIVERSIDADE DO AMAZONAS – UA  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

GERMINAÇÃO E ADAPTAÇÕES METABÓLICAS E MORFO-ANATÔMICAS EM  
PLÂNTULAS DE *HIMANTHUS SUCUUBA* (SPRUCE) WOOD., DE  
AMBIENTES DE VÁRZEA E TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

CRISTIANE DA SILVA FERREIRA

ORIENTADORA: MARIA TERESA FERNANDEZ PIEDADE

VEDADO  
EMPRESTIMO

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

MANAUS - AM  
2002

T  
583.72045  
F383

BIBLIOTECA DO INPA

Ferreira, Cristiane da Silva

Germinação e adaptações metabólicas e morfo-anatômicas em plântulas de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood., de ambientes de várzea e terra firme na Amazônia Central / Ferreira, Cristiane da Silva– Manaus, 2002.

68p.

Dissertação de Mestrado – INPA/UA.

1. Ecofisiologia de plântulas 2. Estresse de inundação 3. Adaptações ao alagamento 4. Anoxia 5. ADH

CDD19. ed. 583.72045

**Sinopse:**

*Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood., é uma espécie arbórea que habita ambientes de várzea e terra firme na Amazônia Central. Plântulas obtidas de sementes oriundas dos dois ambientes foram submetidas experimentalmente a diferentes regimes de inundação por um período de 120 dias, durante o qual foi feito o acompanhamento de respostas morfo-anatômicas e atividade da enzima ADH.

**Palavras-chave:** estresse de inundação, anoxia, ADH, várzea, floresta de terra firme, Amazônia Central, plântulas, adaptações ao alagamento.

*A minha avó*

*Maria Furtunata Miranda*

*Dedico*

*A Deus*

*e a minha família*

*Ofereço*

*Viajar nessa procura toda  
de me lapidar.*

*Neste momento agora  
de meu recriar,  
de me gratificar,  
de buscar....*

*Casa aberta  
onde mora um mestre,  
o mago da luz.*

*Onde se encontra o templo  
que inventa a cor...*

*Buscando além de tudo  
o que o nosso mundo  
ousa perceber.*

*Milton Nascimento*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por ter conseguido concluir mais uma etapa da minha vida profissional, e a Nossa Senhora, que me iluminou em toda essa caminhada.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais INPA/UA e a Coordenação do Curso de Botânica pela oportunidade concedida na realização desse curso.

Agradeço a CAPES pela concessão de minha bolsa de estudos.

Ao Projeto Inpa/Max-Planck, PPD nº 11611/99, PPI nº 13150 e Shift que financiaram essa pesquisa.

Agradeço de forma singular a Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade pelo apoio, compreensão e a amizade demonstrada durante a orientação deste trabalho e de todo o curso.

Agradeço especialmente ao Dr. José Francisco Carvalho Gonçalves e ao MsC. Carlos Bonates, pela paciência e atenção dispensada.

Ao Dr. Junk pelo apoio, a confiança e os preciosos comentários apresentados na elaboração deste trabalho.

Agradeço ao Dr. Olinto Rocha Neto e Dr. Francisco José Câmara Figueirêdo, pesquisadores da Embrapa Amazônia Oriental que sempre me incentivaram e orientaram na busca científica.

À Embrapa de Milho e Sorgo, em especial ao Dr. Frederico Ozanan Durães, Dra. Isabel Prazeres Sousa e ao Dr. Paulo César Magalhães, pela atenção e carinho com que me receberam.

Ao Dr. Luis Rubens Piedade pelo auxílio fornecido para execução das análises bioquímicas.

À Dra. Danielle Waldhoff e Dra. Pia Parolin, sempre dispostas a discutir comigo as dúvidas levantadas durante as finalizações deste estudo.

Agradeço aos pesquisadores, técnicos e estagiários do Projeto INPA/Max-Planck, em especial a Maristela Farias, Wallace Rabelo e ao Valdeney Azevedo pela ajuda prestada durante as várias fases deste trabalho.

Agradeço especialmente a Suzana Ketelhut e ao Carlos Costa pelo carinho, a amizade e apoio que demonstraram nos momentos mais necessários.

Ao companheirismo e amizade dos colegas do Mestrado em Botânica: Keillah N-Barbosa, Socorro Lira, Josephina Veiga, Jussara Benarrós, Marcicleide Silva, Valdely Kinupp, Dayson Jardim-Lima, Helenires Queirós, Elen Góes, Afonso Rabelo, Cleonice Moura e Valéria Brito, aos alunos de Doutorado, Tânia Brito, Jane Franco, Francisco Plácido, Wanders Chávez, Danilo Fernandes da Silva e aos colegas de Instituto, Antônio Machado Leitão, Rodrigo Martins, Carlos Rittl, Márcio Barbosa, Keid Nolan e Tony Braga.

Ao Alexandre Colleto pela execução das fotos macroscópicas.

Ao Cid Ferreira, Curador do herbário do INPA, pela prestativa ajuda nas informações botânicas da espécie estudada.

Aos colegas do Laboratório de fisiologia de sementes e de plantas-CPST e do Laboratório de anatomia-CPBO, do INPA.

Agradeço também aos meus amigos Luis Carneiro e Patrícia Cordeiro, meus primos Ednaldo Nelson e Lucinéia Sousa, meus irmãos Vera, Cleisiane, Carlos Junio e Rodrigo, e ao meu tio Dornélio pela segurança e estímulos nos momentos mais difíceis.

A minha mãe Dalva Maria da Silva Ferreira pelo amor que me dedicou e que não mediu esforços para que eu concluísse este curso.

Ao meu pai Carlos Alberto Santos Ferreira, *in memoriam*, por ter me ensinado a amar, a lutar e a ter esperanças.

Ao amigo e companheiro Ronilson Magno Moda Nunes, pelo apoio e compreensão com que me acompanhou durante toda essa fase.

E a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
<b>Figura 1.</b> <i>H. sucuuba</i> : A) ramo com botões florais; B) fruto fóliculo geminado; C) deiscência ventral; D) sementes aladas	25
<b>Figura 2.</b> Mapa mostrando a localização das áreas de coletas. Imagem Landsat TM; 05/12/1999. Fonte: INPE	30
<b>Figura 3A.</b> Média do crescimento acumulativo, das plântulas de <i>H. sucuuba</i> aos 90 dias, antes de submeter aos tratamentos de inundação. I = erro padrão da média	44
<b>Figura 3B.</b> Plântulas de <i>H. sucuuba</i> , oriundas de ambientes de várzea (A) e terra firme (B), com idade de 90 dias, antes de submeter aos tratamentos de inundação.	44
<b>Figura 4.</b> Crescimento médio acumulativo das plântulas de <i>H. sucuuba</i> , oriundas de sementes da várzea, durante os 120 dias de experimentação. n = 20, I = erro padrão da média.	45
<b>Figura 5.</b> Crescimento médio acumulativo das plântulas de <i>H. sucuuba</i> , oriundas de sementes da terra firme, durante os 120 dias de experimentação. n = 20, I = erro padrão da média	46
<b>Figura 6.</b> Atividade da ADH em raízes de plântulas de <i>H. sucuuba</i> , submetidas ao tratamento VZPA. Média de três repetições. I, erro padrão da média	51
<b>Figura 7.</b> Atividade da ADH em raízes de plântulas de <i>H. sucuuba</i> , submetidas ao tratamento TFPA. Média de três repetições. I, erro padrão da média	52
<b>Figura 8.</b> Atividade da ADH em raízes de plântulas de <i>H. sucuuba</i> , submetidas ao tratamento VZTA. Média de três repetições. I, erro padrão da média	52
<b>Figura 9.</b> Atividade da ADH em raízes de plântulas de <i>H. sucuuba</i> , submetidas ao tratamento TFTA. Média de três repetições. I, erro padrão da	53



- média
- Figura 10.** Vista frontal das epidermes adaxial (A) e abaxial (B) de folhas das plântulas de *H. succuba*. pc) parede celulósica; ct) cutícula; e) estômato; cg) células guardas; cs) células subsidiárias 54
- Figura 11.** A) epiderme abaxial com estômatos geminados (eg). B) detalhe da epiderme abaxial mostrando estômatos 54
- Figura 12.** Vista frontal das epidermes adaxial (A) e abaxial (B) de folhas das plântulas de *H. succuba*, submetidas ao tratamento de alagamento total. ct) cutícula; e) estômato 55
- Figura 13.** Cortes anatômicos das raízes de plântulas de *H. succuba*, submetidas a diferentes regimes hidrológicos. A e B) raízes das plântulas dos tratamentos TFC e VZC, respectivamente; co = córtex; ed = endoderme; pe = periciclo; fl = floema; x = xilema. C) detalhe do pelo absorvente (pl) na epiderme de plântulas do controle; ep = epiderme; D) grãos de amido (ga) no interior das células do floema; E e F) raízes das plântulas dos tratamentos VZPA e TFPA, respectivamente; G e H) raízes das plântulas dos tratamentos VZTA e TFTA, respectivamente. cs = células suberizadas; al = aerênquima lisógeno; ae = aerênquima esquizógeno 58
- Figura 14.** Detalhes das raízes de plântulas de *H. succuba*, submetidas ao alagamento parcial. A) tratamento VZPA; B) tratamento TFPA. L = lenticelas e RA = raízes adventícias 59
- Figura 15.** Raízes de plântulas de *H. succuba*, submetidas ao tratamento de inundação total. A = várzea e B = terra firme 60

## LISTA DE TABELAS

	Pág.
<b>Tabela 1.</b> Valores médios de peso de matéria fresca, taxa de germinação e formação de plântulas de <i>H. succuba</i> , oriundas de sementes provenientes da várzea e terra firme	43
<b>Tabela 2.</b> Média da taxa de mortalidade entre as plântulas, 120 dias após o início do experimento de inundação. n = 20	47
<b>Tabela 3.</b> Média dos valores de área foliar (af) e número de folhas (n° f) relacionados entre si e com o peso de matéria seca das folhas (fps) de <i>H. succuba</i> . n = 5	49
<b>Tabela 4.</b> Valores médios da biomassa (g) de plântulas de <i>H. succuba</i> , após 120 dias sob diferentes regimes de inundação	50
<b>Tabela 5.</b> Número médio de estômatos nas folhas de plântulas de <i>H. succuba</i> , submetidas experimentalmente a diferentes níveis de alagamento	56

## RESUMO

---

*Himatanthus sucuuba* é uma espécie arbórea, de reputado valor fitoterápico, que ocorre tanto em ecossistemas de várzea (VZ) como em terra firme (TF) na Amazônia Central. Este trabalho objetivou determinar a presença de adaptações dessa espécie a inundação periódica. Para tanto, realizaram-se testes de germinação, e formação de plântulas que foram posteriormente submetidas a inundação experimental, por um período de 120 dias. Durante este período foram verificadas alterações na anatomia, morfologia e atividade da enzima desidrogenase alcoólica (ADH). As taxas de germinação foram determinadas, colocando as sementes para germinar em diferentes substratos: a) areia+serragem, cujas taxas de germinação foram 94% (VZ) e 91% (TF) respectivamente. Das sementes germinadas provenientes das duas áreas 100% produziram plântulas; b) água, cujas taxas de germinação foram 98% (VZ) e 64% (TF) respectivamente. Das sementes provenientes da várzea 84% formaram plântulas, enquanto que as da terra firme apresentaram deterioração da radícula, antes de originarem plântulas. Após 90 dias da germinação as plântulas oriundas de sementes dos dois ambientes foram submetidas ao experimento de inundação com os seguintes tratamentos: controle (C); submersão parcial (PA) e submersão total (TA). As análises anatômicas não mostraram diferenças na organização da estrutura básica dos tecidos de folhas e raízes entre as plântulas oriundas da VZ e TF. O aumento do número de estômatos e a formação de aerênquimas foram observados após o início do experimento, independente do ambiente de origem e do tratamento de alagamento. Sob submersão parcial, as plântulas apresentaram aumento na atividade da ADH no 15º dia de imposição aos tratamentos. O alagamento parcial induziu a formação de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas. Neste tratamento o comportamento da atividade da ADH foi semelhante nas plântulas dos dois ambientes (VZ ou TF), apresentando um decréscimo a partir do 60º dia. As plântulas sob submersão total não evidenciaram a formação dos caracteres morfológicos, entretanto, verificou-se a presença de grandes aerênquimas. Neste tratamento, as plântulas oriundas de ambientes de terra firme não toleraram o longo período de submersão, apresentando acentuado decréscimo na atividade da ADH a partir do 30º dia de experimentação e taxa de mortalidade de 100% ao final dos 120 dias. Neste mesmo tratamento foram verificados, para as plântulas de sementes oriundas da várzea, os maiores valores na atividade da ADH, os quais permaneceram altos até o término do experimento. Sugere-se uma maior adaptação das sementes oriundas da várzea ao prolongado estresse de inundação, que pode ir além de caracteres apenas ligados à plasticidade fenotípica.

## ABSTRACT

---

*Himatanthus sucuuba* is an arboreal plant species containing phytotherapeutic properties, occurring both at the várzea (VZ) and terra firme (TF) ecosystems in the Central Amazonia. The aim of this work is to determinate the presence of morphological and anatomical adaptations of the species to the seasonal flooding. Germination tests and seedling formation were examined over a tree month period, followed by the inundation of the seedlings over a 120 days period. During this interval, anatomical and morphological parameters were measured, including the ADH activity. Germination rates were determined through seed plantation in two different substrates: a) sand + sawdust, giving germination rates of 94% (VZ) and 91% (TF) respectively and b) water, with germination rates of 98% (VZ) and 64% (TF), respectively. For the first substrate all the germinated seeds belonging to the várzea and terra firme, (100%) produced seedlings and for the second substrate 84% of the seedlings from the várzea produced seedlings while those from the terra firme deteriorated the root systems before forming seedlings. Ninety days after germination the seedlings formed was induced to the inundation experiments following the parameters: Control (C) Partial submersion (PA) and total submersion (TA). Anatomical analyses don't showed differences on basic structures from leave tissue and root system from varzea and terra firme seedlings. The increases of stomata number and aerenchyma formation was observed after beginning the experiments and was not dependent from the site were the seed was taken and the inundation experiments. Under partial submersion the seedlings increased the ADH activity after the 15<sup>th</sup> day of inundation. This activity was similar for both varzea and terra firme seedlings, but decreasing its activity after the 60<sup>th</sup> day of inundation. The partial flooding also induced the formation of adventitious roots and hypertrophied lenticels. Seedlings under total submersion don't show the formation of these morphological characters, however large aerenchyma occurred. The seedlings from terra firme were not tolerant to the submersion over long time, showing decrease on ADH activity after the 30<sup>th</sup> day of submersion. After 120 days period they showed 100% of mortality rate, however the seedlings from varzea showed the higher ADH activity values, which remained high until the end of the experiment. It is suggested that varzea seeds are more adapted to long stress period caused during inundation that can be related to other characters than those from phenotypic plasticity.

## SUMÁRIO

	Página
Agradecimentos	i
Lista de figuras	iii
Lista de tabelas	v
Resumo	vi
Abstract	vii
1. Introdução	1
2. Revisão Bibliográfica	3
2.1. Características gerais da Amazônia brasileira	3
2.1.1. Área total e as áreas inundáveis	3
2.1.2. Características das florestas de terra firme	3
2.1.3. A flora e a fenologia das florestas de terra firme	4
2.1.4. Características das florestas inundáveis: diferenças entre várzea e igapó	5
2.1.5. Origem das várzeas amazônicas	6
2.1.6. A flora e a fenologia das áreas de várzeas	7
2.1.7. Florestas de várzea x florestas de terra firme	7
2.2. Respostas das plantas ao alagamento	8
2.2.1. Efeitos e injúrias causadas pelo alagamento	8
2.2.2. Adaptações das plantas a ambientes alagados	9
2.2.2.1. Resposta bioquímica: desvio da via metabólica	11
2.2.2.2. Adaptações morfo-anatômicas das plantas ao alagamento	12
2.2.2.3. Raízes adventícias	12
2.2.2.4. Lenticelas hipertrofiadas	13
2.2.2.5. Aerênquimas	14
2.2.2.6. Estômatos	15
2.2.3. Germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas sob alagamento	15
2.3. Informações botânicas e econômicas da espécie estudada	16

2.3.1. Morfologia e ecologia	16
2.3.2. Distribuição geográfica	17
2.3.3. Importância econômica	17
<b>3. Objetivos</b>	19
<b>4. Metodologia</b>	20
4.1. Áreas de estudo	20
4.2 . Escolha da planta para o estudo	22
4.3 . Fases da planta em estudo	22
4.4 . Condução do experimento	23
4.5. Germinação das sementes e obtenção de plântulas	23
4.6. Experimentos de inundação	24
4.7. Características de crescimento	25
4.8. Taxa de mortalidade das plântulas	25
4.9. Número de folhas e área foliar	26
4.10. Determinação de biomassa	26
4.11. Determinação da atividade da enzima desidrogenase alcóolica (ADH)	27
4.12. Descrições anatômicas	27
4.12.1. Material estudado	28
4.12.2. Procedimentos anatômicos	28
4.13. Avaliações morfológicas	29
4.14. Delineamento experimental e análises estatísticas	29
<b>5. Resultados</b>	30
5.1. Germinação	30
5.2. Características de crescimento das plântulas	31
5.2.1. Crescimento pré alagamento	31
5.2.2. Crescimento pós-alagamento	32
5.3. Taxa de mortalidade durante os experimentos de inundação	33
5.4. Número de folhas e área foliar	34
5.5. Biomassa parcial e total	35
5.6. Atividade da enzima desidrogenase alcóolica (ADH)	36
5.7. Anatomia	39

5.7.1. Características da epiderme	39
5.7.2. Características das raízes	41
5.7.3. Formação de aerênquimas	41
5.8. Morfologia	44
<b>6. Discussão</b>	46
6.1. Germinação e formação de plântulas de <i>H. succuba</i> .	46
6.2. Respostas das plântulas de <i>H. succuba</i> ao alagamento: crescimento, biomassa, número de folhas e área foliar	49
6.3. Mortalidade	52
6.4. Características bioquímicas	53
6.5. Características anatômicas das plântulas	58
6.6. Alterações na morfologia como resposta ao alagamento	59
<b>7. Conclusões</b>	61
<b>8. Referências bibliográficas</b>	62
<b>Anexos</b>	

## 1. INTRODUÇÃO

---

Na Amazônia Central, os dois principais ecossistemas que compõem a região apresentam características contrastantes. As florestas de terra firme têm solos de baixa fertilidade, grande diversidade florística e a fenologia das plantas fortemente influenciada pela pluviosidade (Sioli & Klinge, 1962; Araújo, 1970; Sioli, 1985; Worbes, 1997). Já nas florestas de áreas alagáveis, a principal força regulando a biota é o pulso de inundação monomodal, cuja amplitude média anual pode chegar a aproximadamente 10 m (Junk, 1993).

Em áreas de várzea, a inundação das áreas marginais aos rios de águas brancas resulta em solos de alta fertilidade, enquanto que nos igapós a pobreza nutricional das águas e solo é grande. Tanto na várzea quanto no igapó, o pulso de inundação é um fator limitante ao estabelecimento de muitas espécies de plantas sendo, portanto de grande influência sobre a composição florística dessas áreas (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1993; Piedade *et al.*, 2000).

Várias espécies de plantas são capazes de crescer em áreas alagáveis, como os vales planos glaciais dos rios de regiões temperadas, ou as áreas marginais dos grandes rios tropicais, onde seus sistemas radiculares são submetidos a períodos de inundação, que exige das espécies o desenvolvimento de adaptações que garantam a manutenção de suas funções fisiológicas (Junk, 1989).

Na verdade, em muitos casos, particularmente nos vales dos rios tropicais como as várzeas da Amazônia Central, algumas espécies de plantas herbáceas e arbóreas podem permanecer mais de seis meses com seus sistemas radiculares, as porções inferiores dos caules ou troncos, ou até a planta inteira sob condições de submersão, enquanto que nos seis meses restantes do ano, as condições são de ambientes terrestres com regimes de seca variáveis (Junk, 1993; Parolin, 2000; Piedade *et al.*, 2000). Sob tais circunstâncias, essas espécies devem regularmente readaptar seu metabolismo e ciclo de vida para essa alternância anual das condições ambientais caracterizadas por inundação e seca periódicas.

As plantas tolerantes à inundação devem modificar a via respiratória de forma a sobreviver às alterações entre condições aeróbicas e hipóxicas ou até mesmo anóxicas.



impostas pelo alagamento (Crawford & Braendle, 1996; Kozlowski, 1997). Geralmente a planta desvia a via metabólica para a fermentação alcóolica, que tem como produto final o etanol. Entretanto, para que isso aconteça, a planta deve possuir a capacidade de formar ou aumentar a concentração de alguns polipeptídeos, como é o caso da enzima desidrogenase alcóolica (ADH), considerada uma das enzimas chave nesse processo (Ito *et al.*, 1999).

Entretanto, se por um lado a via metabólica fermentativa decorrente da inundação pode temporariamente resolver os problemas de hipoxia ou anoxia, por meio da respiração anaeróbica, um grande problema para a planta refere-se ao acúmulo dos produtos finais desse metabolismo, como o etanol, que se for acumulado em qualquer quantidade é altamente tóxico para as células das plantas. Dependendo da espécie e do tempo de alagamento esse acúmulo poderá ser letal (Crawford & Braendle, 1996; Kozlowski, 1997; Dennis *et al.*, 2000).

Uma vasta gama de literatura cita que em condições de déficit de oxigênio em decorrência do alagamento, a planta dispõe de interações entre adaptações metabólicas e morfo-anatômicas, como a formação de raízes adventícias, lenticelas e aerênquimas, com finalidade de desintoxicação e/ou captação de oxigênio (Crawford & Braendle, 1996; Pimenta *et al.*, 1996; Kozlowski, 1997; Medri *et al.*, 1998; Waldhoff *et al.*, 1998; Dennis *et al.*, 2000).

Na Amazônia Central, algumas poucas espécies de plantas habitam simultaneamente ecossistemas inundáveis e de terra firme (Campbell *et al.*, 1986; Klinge *et al.*, 1995; Piedade *et al.*, 2000). Entre estas, encontra-se a *Himatanthus sukuuba*. Essa espécie, que na terra firme ocorre em áreas de terras altas sem nenhum estresse por excesso de água, nos ambientes alagados habita regiões de várzea baixa, onde o alagamento ininterrupto chega a durar cerca de cinco meses (Wittimam *et al.*, no prelo).

Compreender os mecanismos adaptativos das plantas em habitats inundados ou secos é importante para estabelecer os limites de tolerância das mesmas a fatores ambientais, particularmente quando a mesma espécie habita os dois ambientes. Dadas as propriedades econômicas e medicinais reputadas a *H. sukuuba*, e a gradual destruição das florestas de terra firme e várzea, a escolha da espécie se reveste de grande importância já que as informações obtidas podem, entre outros, orientar o manejo e recolonização para reflorestamento, desses importantes ecossistemas.

## 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

---

### 2.1. Características gerais da Amazônia brasileira

#### 2.1.1. Área total e as áreas inundáveis

A Amazônia brasileira ocupa uma área de aproximadamente 6.000.000 km<sup>2</sup>, compreendendo pouco mais da metade do território brasileiro (Pires & Prance, 1985). Apesar de aparentar uniformidade, a observação detalhada da região mostra que a composição de espécies varia grandemente entre as diversas áreas, sendo muito evidente a correlação entre tipos similares de florestas e a bacia hidrográfica associada. Com base nesse padrão, Pires & Prance (1985) dividiram a vegetação amazônica em dois grupos principais: a vegetação de terra firme e a vegetação inundável, esta última subdividida em diversos grupos.

As florestas de terra firme ocupam cerca de 80% da área total da Amazônia brasileira (Pires, 1973; Prance, 1978). A área remanescente de 20% corresponde a outros oito tipos de biomas (Braga, 1978), dos quais os mais importantes são as florestas inundáveis, classificadas genericamente como várzeas e igapós. Juntas essas áreas alagáveis perfazem 6% da área total da Amazônia brasileira, ou cerca de 300.000 km<sup>2</sup>, sendo 100.000 km<sup>2</sup> áreas de igapó e 200.000 km<sup>2</sup> áreas de várzea, o que corresponde a maior porção de florestas inundáveis do mundo (Junk, 1993).

#### 2.1.2. Características das florestas de terra firme

O termo terra firme se aplica a todas as florestas que não são sazonalmente inundadas pelas cheias dos rios, diferenciadas assim das florestas de várzea e igapó (Ribeiro *et al.*, 1999).

A maioria dos solos que compõem esse tipo de formação têm um baixo potencial para suprir nutrientes como o cálcio e o potássio para as plantas, o que está relacionado a fatores abióticos como altas temperaturas e pesadas chuvas, bem como a história

geológica da região. A exposição a intensas lixiviações durante milhões de anos, removeu os nutrientes dos minerais que formam o solo. Os nutrientes perdidos pela lixiviação ou erosão geralmente não podem ser substituídos com a exposição do subsolo (Sioli & Klinge, 1964; Jordan, 1985).

Os solos das áreas de terra firme na Amazônia possuem também uma baixa capacidade para reter os nutrientes formados pela decomposição da matéria orgânica. Isso se deve, em parte, às concentrações elevadas de alumínio e hidrogênio que ocupam os locais onde os nutrientes poderiam ser retidos. O alumínio compreende uma percentagem elevada dos minerais que formam os solos, enquanto que o hidrogênio vem dos ácidos orgânicos formados na liteira acima do solo (Jordan, 1985).

A despeito da pobreza nutricional dos solos, as florestas de terra firme caracterizam-se por apresentar uma alta diversidade e elevada biomassa (Pires & Prance, 1985). Isso é o resultado de uma circulação fechada de nutrientes ou a permanente reciclagem dos mesmos, promovida pelos microorganismos do solo do ecossistema da hiléia amazônica, tornando-a independente da pobreza de nutrientes no substrato (Santos & Crisi, 1981; Sioli, 1985).

### **2.1.3. A flora e a fenologia das florestas de terra firme**

A floresta de terra firme da Amazônia, embora seja em geral menos conhecida e menos utilizada que a floresta de várzea, apresenta maior diversidade de espécies e é muito mais extensa (Ribeiro *et al.*, 1999). Apesar de parecer fisionomicamente única em imagens espaciais, a floresta tropical úmida não é florística nem estruturalmente homogênea (Pires & Prance, 1985; Ribeiro *et al.*, 1999). Devido a menor pluviosidade, estação seca bem definida e por possuir solos menos férteis, proporcionando a formação de vários biomas, as florestas da Amazônia Ocidental são consideradas mais ricas em espécies que as da Amazônia Oriental (Ribeiro *et al.*, 1999). Por outro lado, nas regiões próximas a Manaus verifica-se um endemismo muito grande, explicado pela teoria dos refúgios (Prance, 1985; Haffer & Prance, 2001).

Richards (1952), postula que o principal fator externo controlador da periodicidade rítmica da vegetação tropical, é a estação seca, de forma mais eficiente do que a temperatura nos climas temperados. De acordo com Wright (1996), durante essa estação ocorrem mudanças na disponibilidade da umidade com a elevação da radiação

solar e a redução na atividade de insetos polinizadores. A integração desses três efeitos pode, potencialmente, definir a fenologia das plantas de florestas tropicais.

Estudando árvores da floresta de terra firme na Amazônia, Araújo (1970) e Alencar *et al.* (1979) apontam a pluviosidade como principal fator influenciando a fenodinâmica das espécies arbóreas nesses ambientes. Essa afirmação é corroborada por Reich & Bordechert (1984), que citam a distribuição de chuvas como o fator abiótico que sempre se sobressai das outras mudanças sazonais, na determinação da fenologia de árvores da floresta tropical de terra firme. Por outro lado, a sucessão e a duração dos períodos de crescimento das flores e mudança foliar podem variar consideravelmente, de acordo com a espécie avaliada (Alencar *et al.*, 1979).

#### **2.1.4. Características das florestas inundáveis: diferenças entre várzea e igapó**

As florestas de planícies alagadas despertam um interesse especial para pesquisas botânicas devido a sua fisionomia e condições excepcionais de desenvolvimento (Worbes, 1997). O ciclo hidrológico da bacia amazônica assume importância em nível de escalas mundiais, quando se verifica que o rio Amazonas lança no Oceano Atlântico entre 15 a 20% de toda água doce que chega aos mares e oceanos do planeta. Por outro lado, a cobertura vegetal da bacia amazônica, incluindo as florestas alagáveis, é responsável pela produção de 50% do vapor de água que chega à atmosfera, produzindo as chuvas da região (Salati *et al.*, 2001). Além de contribuírem para a regulação do ciclo hidrológico da região, as florestas alagáveis são importantes por minimizarem os perigos da erosão e enchentes (Yuyama, 1993).

Pires & Prance (1985), classificaram os principais tipos de florestas inundáveis na Amazônia como várzea e igapó. As várzeas são definidas como áreas alagadas por águas brancas ou lamacentas, enquanto que os igapós, associam-se às áreas alagadas por águas pretas ou claras. Embora esses termos sejam oriundos da terminologia popular, e tenham sido frequentemente no passado motivo de confusões, após as revisões de Sioli (1950) e Prance (1979), eles passaram a ser amplamente aceitos pela comunidade científica.

Os rios de águas pretas drenam regiões de solos arenosos, pobres em nutrientes, intercalados com praias arenosas e pH da água ácido, variando de 4 a 5, enquanto os rios de águas brancas são nutricionalmente ricos, carregando muitos sedimentos, frequentemente originados dos Andes e encostas pré-Andinas, e apresentam pH próximo

da neutralidade (Klinge & Ohly, 1964; Prance, 1978; Junk & Fürch, 1980; Fürch, 1984; Junk, 1984).

Devido a movimentos de deposição e ressurgimento de sedimentos ou mesmo o represamento de lagos e canais ao longo do ciclo hidrológico, mudanças na coloração das águas podem ocorrer, sem que estas sejam necessariamente relacionadas a fisico-química do sistema (Ayres, 1993). Por esse motivo, uma diferenciação mais precisa entre os ambientes de várzea e igapó, deve considerar além da cor das águas, sua relação com os solos e as formações geológicas das áreas de captação, que vão influenciar as condições químicas e fisico-químicas da água (Sioli & Klinge, 1962; Klinge & Ohly, 1964; Junk & Fürch, 1980), como também a florística desses ambientes (Worbes, 1997).

### 2.1.5. Origem das várzeas amazônicas

A fragilidade e outras características dos ecossistemas de várzea, particularmente a previsibilidade dos ciclos de inundação e seca anuais, decorrente da repetição desses eventos em tempo geológico, são responsáveis pela presença de organismos altamente adaptados a esses ambientes (Junk *et al.*, 1989). Essas peculiaridades têm sido relacionadas à história geológica de sua formação, que data da época do Pleistoceno, quando ocorreram flutuações no nível do mar, resultando em mudanças climáticas globais (Irion *et al.*, 1983). O nível do mar desceu cerca de 100 m abaixo do seu nível atual e o rio Amazonas e seus tributários formaram largos e profundos vales; os rios fluíam mais rapidamente. Depois do período glacial, os vales dos rios de águas brancas encheram-se de sedimentos, devido às reduções na correnteza, e formaram a paisagem plana, hoje existente (Irion, 1976; Junk, 1980; Junk, 1984).

De maneira geral, pode-se dizer que as várzeas amazônicas são submetidas basicamente a dois regimes de inundação, que são as enchentes periódicas dos rios, e as enchentes diárias resultantes das marés (Arima & Uhl, 1996; Lima & Tourinho, 1996). Na Amazônia Central, as planícies de várzea são submetidas todos os anos a períodos regulares de inundação ou completa submersão por aproximadamente sete meses (Junk *et al.*, 1989). Durante esse período, as águas que invadem as planícies carregam apreciáveis quantidades de sedimentos, que são depositados na superfície dos terrenos marginais. Esse fenômeno promove uma renovação cíclica desses solos, responsável por sua alta fertilidade (Sioli, 1951; Irion *et al.*, 1983).

### 2.1.6. A flora e fenologia das áreas de várzeas

As florestas situadas ao longo do rio Amazonas, nas proximidades de Manaus, estão sujeitas a pulsos de inundação anuais de até 10 m (Junk, 1989), que resultam na existência de uma fase aquática e uma fase terrestre durante o ano (Junk *et al.*, 1989). Devido à inundação, e por serem sésseis, as plântulas e a maioria das árvores, particularmente aquelas nas porções mais baixas do relevo, podem permanecer completamente alagadas durante vários meses (Parolin, 2000; Piedade *et al.*, 2000).

A mudança periódica entre a fase terrestre e a fase aquática é o fator mais importante para as espécies de plantas de áreas alagáveis, sendo normalmente uma dessas fases desfavorável ou até mesmo catastrófica para elas. Assim, espécies adaptadas a esses ambientes precisam recuperar na fase favorável, as perdas sofridas pela população durante a fase desfavorável do ciclo hidrológico (Piedade & Junk, 2000), tendo ainda que garantir a sobrevivência de uma parte da população durante a próxima fase desfavorável (Junk & Piedade, 1997). Nesses ambientes as plantas precisam desenvolver adaptações na morfologia, anatomia e fisiologia como estratégias de sobrevivência ao estresse causado pelo alagamento e seca anuais (Waldhoff *et al.*, 1998; Parolin, 2001a).

Essa periodicidade do pulso de inundação o transforma em um fator de grande importância na determinação dos fenômenos fenológicos das plantas que habitam as áreas de várzea. Estudos indicam que nesses ambientes as plantas tendem a ajustar a dinâmica dos eventos, tais como a queda e o lançamento de folhas, floração e frutificação, ao hidroperíodo (Junk *et al.*, 1989; Waldhoff *et al.*, 1998; Wittmann & Parolin, 1999; Parolin, 2000; Piedade *et al.*, 2000).

O estresse por alagamento reduz a diversidade de espécies na várzea (Junk, 1993). Dessa forma, a composição florística nessas áreas depende do regime de inundação, teor de sedimentos e intensidade da inundação (Junk, 1980).

### 2.1.7. Florestas de várzea x florestas de terra firme

De acordo com Klinge *et al.* (1995), na Amazônia, o alagamento anual pelas águas brancas do rio Solimões tem duas conseqüências maiores que diferenciam este biótopo daquele da floresta não alagada ou de terra firme. O primeiro aspecto é o pulso monomodal de inundação, que exige das plantas a capacidade de se adaptarem e

suportarem anualmente inundações prolongadas, intercaladas por períodos secos. O segundo fator diz respeito a riqueza nutricional das águas brancas que, ao invadirem as planícies inundáveis, promovem o acúmulo de camadas de sedimentos e a fertilização natural que gera solos de alta fertilidade.

Assim, enquanto que nas várzeas as características ambientais mais marcantes são o pulso de inundação e uma elevada fertilidade do solo, nas áreas de terra firme esses fatores são a precipitação e a acentuada pobreza nutricional dos solos. Com base nessas diferenças marcantes, é de se supor a existência de diferenças na flora dos dois sistemas. De fato, os estudos disponíveis até o momento, mostram que no máximo cerca de 18% de coincidências são encontradas no nível de espécie na Amazônia Central, particularmente em áreas alagáveis adjacentes às terras altas de maior fertilidade (Piedade *et al.*, 2000). Similaridades maiores, de até 45%, são relatadas para as áreas de extremos de bacia, especialmente nos flancos andinos (Campbell *et al.*, 1986).

Devido ao estresse imposto pela inundação, em contraste com os condicionantes ao crescimento na terra firme, a existência de algumas espécies arbóreas ocorrendo naturalmente nos dois ambientes é peculiar e deve ser investigada. Por um lado, essa distribuição pode refletir uma grande plasticidade fenotípica das espécies, o que lhes confere a capacidade de adaptarem-se temporariamente ao estresse de inundação. Por outro lado, embora estejam sendo classificadas como a mesma espécie, as populações dos dois ambientes podem estar adaptadas aos seus locais de ocorrência de tal forma que as populações da terra firme não toleram ou apresentam respostas bioquímicas e morfo-anatômicas à inundação, diferentes daquelas das populações da várzea, podendo, neste caso, ser possível a existência de um certo grau de separação genética entre elas.

## **2.2. Respostas das plantas ao alagamento**

### **2.2.1. Efeitos e injúrias causadas pelo alagamento**

A maioria das plantas suporta períodos de anoxia que variam de algumas horas a alguns dias. Entretanto, quando períodos mais longos de inundação são impostos, injúrias e morte de raízes têm sido observadas, sendo as mesmas atribuídas ao acúmulo de produtos finais tóxicos do metabolismo anaeróbico, a queda na energia metabólica ou a falta de substrato para a respiração (Drew, 1997). Por outro lado, algumas espécies

consideradas bem adaptadas ao estresse de ambientes alagados previnem-se dos danos decorrentes das baixas concentrações de oxigênio, acumulando em suas raízes ou em outros tecidos grandes quantidades de açúcar, para utilizar como substratos metabólicos durante a fase de anoxia (Harborne, 1988; Junk, 1989; Piedade, 1998).

O déficit de oxigênio induz em várias espécies de plantas, a diminuição das taxas metabólicas, mecanismos de remoção de produtos tóxicos, oxidações endógenas e síntese de enzimas adaptativas para, entre outros, preservar a integridade das membranas dos efeitos dos produtos finais do metabolismo anaeróbico. São ainda citados mecanismos que envolvem a mudança ou desvio das vias metabólicas aeróbicas. Dentre estes mecanismos, destaca-se a intensificação da utilização da via pentose-fosfato, com a reversão das fases finais da via fermentativa, inibição do ciclo de Krebs e aumento da via glicolítica para manutenção dos níveis de ATP (Crawford, 1978; Crawford & Braendle, 1996).

O acúmulo de etanol durante a fase de anoxia é tóxico para a planta, e a desintoxicação posterior dos tecidos pode ser efetuada pela sua difusão para a solução do solo através das raízes, ou por sua eliminação pelas partes aéreas por meio da transpiração (Hook & Crawford, 1978; Kozlowski, 1997).

Os mecanismos pelos quais as plantas toleram ambientes alagados são complexos, envolvendo interações entre adaptações metabólicas, anatômicas e morfológicas (Kozlowski, 1997). A capacidade diferencial de espécies em utilizar esses mecanismos adaptativos com maior ou menor eficiência, colonizando com maior ou menor sucesso áreas alagáveis, levou à postulação dos conceitos de plantas tolerantes e não tolerantes à inundação (Crawford, 1978; Kozlowski, 1984; Dennis *et al.*, 2000).

### **2.2.2. Adaptações das plantas a ambientes alagados**

Sob condições anaeróbicas ocorre o desvio do ciclo de Krebs e da cadeia transportadora de elétrons, o que resulta em um baixo rendimento energético, compensado pela aceleração da via glicolítica que, no entanto, leva ao acúmulo de produtos finais de metabolismo que são tóxicos para a planta, como o etanol e o lactato (Jackson & Drew, 1984; Drew *et al.*, 1994). Estes, por sua vez, devido a sua toxidez, devem ser eliminados da planta para o meio (Kozlowski, 1997).



Assim, pode-se dizer que, sob condições de alagamento, a primeira resposta apresentada pelas plantas é fisiológica, detectável pelo aumento no nível de etileno e outros hormônios, alteração na permeabilidade das membranas e desvio da via de respiração aeróbica para anaeróbica (Crawford, 1978; Harborne, 1988). Em um segundo momento, o acúmulo de produtos finais tóxicos da respiração pode induzir o aparecimento de adaptações anatômicas, como é o caso dos aerênquimas, resultantes da dissolução das membranas das células, que formam grandes espaços intercelulares e favorecem a eliminação de produtos tóxicos acumulados para o meio externo, entre outros, através de adaptações morfológicas como é o caso das lenticelas hipertróficas (Hook, 1984; Jackson & Drew, 1984; Kozlowski & Pallardy, 1984; Pimenta *et al.*, 1994).

Devido a redução da disponibilidade de oxigênio para a planta causada pelo alagamento, o crescimento de raízes, assim como da parte aérea diminuem (Kozlowski; 1997; Pezeshki, 2001). Muitas espécies, quando submetidas ao alagamento, podem manter a respiração aeróbica produzindo modificações morfo-anatômicas para permitir a difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes. Algumas dessas modificações incluem tanto os já citados aerênquimas e lenticelas hipertróficas, como ainda raízes adventícias (Medri & Correa, 1985; Tsukahara & Kozlowski, 1985; Pimenta *et al.*, 1996; Medri *et al.*, 1998).

Dessa forma, as plantas que toleram o alagamento conseguem combinar eficientemente modificações morfo-anatômicas e metabólicas (Joly, 1994). Embora possuam uma ampla gama de adaptações, as respostas das plantas ao alagamento variam com a espécie, o genótipo, a idade da planta e o tempo de exposição ao alagamento (Drew & Lynch, 1980; Kozlowski, 1984; Kozlowski, 1997).

Uma possibilidade é que essas adaptações resultem da origem das espécies. Nas áreas alagáveis da Amazônia Central a colonização parece haver ocorrido com espécies da terra firme, que invadiram as planícies fluviais durante eventos geológicos de descida do nível do mar e dos rios, especialmente durante o Pleistoceno (Haffer & Prance, 2001). O grau de adaptação seria então dependente do tempo em que essa colonização ocorreu, como também do potencial de adaptabilidade das diferentes espécies (Kubitzki, 1989; Parolin, 2001a).

### 2.2.2.1. Resposta bioquímica: desvio da via metabólica

A manutenção da via glicolítica para manter a produção de ATP na ausência de oxigênio, defendida por vários autores como resposta das plantas à inundação (Crawford, 1978; Kozlowski, 1997; Drew, 1997; Denis *et al.*, 2000), apresenta como maior problema o baixo rendimento energético, calculado como sendo de apenas dois moles de ATP por mol de glicose, enquanto que no metabolismo oxidativo 36 moles de ATP são formados. Então, devido a necessidade de acelerar a glicólise para compensar a baixa produção de ATP na fermentação alcoólica, é induzida a produção de enzimas glicolíticas comumente observadas em estudos com plantas sob condições de hipoxia e/ou anoxia (Crawford, 1978; Ito *et al.*, 1999).

O aumento da taxa de fermentação alcoólica envolve a desidrogenase alcoólica (ADH) como uma das enzimas chave nesse processo (Ito *et al.* 1999). Além da ADH, outras enzimas da via glicolítica são estimuladas, entre elas a descarboxilase piruvica (PDC), desidrogenase láctica (LDH), além das enzimas mobilizadoras de sacarose, sacarose sintase e de amido,  $\alpha$ -amilase, necessárias à manutenção da energia sob anaerobiose (Fox *et al.*, 1994; Rivoal & Hanson, 1994; Ellis *et al.*, 1999; Dennis *et al.*, 2000).

Estudos têm demonstrado que o pH do citosol acidifica-se durante o alagamento, o que leva a ativação da ADH, proporcionando alta produção de etanol (Drew *et al.*, 1994; Fox *et al.*, 1994; Dennis *et al.*, 2000). Durante a fermentação alcoólica ocorre a produção do NAD<sup>+</sup> para consumo na conversão da glicose em piruvato, assegurando, dessa forma, a continuidade da glicólise (Ito *et al.*, 1999).

O aspecto danoso do acúmulo de etanol deve-se ao fato que este pode levar à destruição de membranas celulares pela solubilização de lipídeos, alterando sua fluidez, permeabilidade e transporte. O vazamento do conteúdo celular pode ocorrer, com a exudação de açúcares solúveis, o que facilita o desenvolvimento de patógenos no solo, aumentando os danos para as raízes, podendo levá-las, inclusive, à morte (Crawford, 1978; Kozlowski, 1984). Entretanto a fitotoxicidade do etanol não está bem clara, uma vez que as plantas conseguem eliminá-lo ou transportá-lo de regiões pouco aeradas para regiões bastante aeradas onde ele pode ser metabolizado (Kennedy *et al.*, 1992; Kozlowski, 1997; Dennis *et al.*, 2000). Alguns autores concluem que muitos dos efeitos danosos relacionados ao etanol são, na verdade, causados pelo acetaldeído (Perata & Alpi, 1991; Kozlowski, 1997).

#### **2.2.2.2. Adaptações morfo-anatômicas das plantas ao alagamento**

As modificações morfo-anatômicas mais evidentes apresentadas pela planta são o retardamento da expansão de folhas e entrenós, clorose, epinastia, indução da abscisão foliar, senescência, decréscimo na taxa de crescimento das folhas, hastes e raízes, redução do incremento da matéria seca de hastes, folhas e raízes, hipertrofia de lenticelas e caules, formação de raízes adventícias e aerênquimas (Drew & Lynch, 1980; Kawase, 1981; Kozlowski, 1984; 1997; Waldhoff *et al.*, 1998)

A inibição do crescimento, senescência e epinastia prematura das folhas nas plantas jovens sob alagamento, podem ser atribuídas à mudança no balanço de fitohormônios tais como citocininas e giberelinas, ácido abscísico e etileno, produzidos pelas folhas e raízes. Nas folhas, o amarelecimento seguido de necrose é o sintoma visual mais comum. A senescência também pode ocorrer pela deficiência mineral, em consequência da diminuição do transporte de íons dependentes de energia (Wolffe *et al.*, 1988 apud Ramos, 1999).

A hipertrofia do caule é observada em algumas espécies herbáceas e várias árvores em áreas alagadas, porém, sua relação com a adaptação à inundação ainda não é clara (Hook, 1984). A expansão caulinar é o resultado do alargamento das células do córtex, muitas vezes acompanhado do colapso de algumas células para formar espaços para troca de gases (Kawase, 1981). Hipertrofiamento de lenticelas e a emergência de raízes adventícias são geralmente observadas em caules hipertrofiados (Jackson & Drew, 1984; Waldhoff *et al.*, 1998).

#### **2.2.2.3. Raízes adventícias**

Existem várias formas de regeneração de raízes em plantas crescendo em áreas alagadas, sendo mais comum o desenvolvimento de raízes adventícias, que são iniciadas a partir do caule dessas plantas (Hook, 1984). Essas estruturas podem desempenhar papel importante na absorção de nutrientes minerais. Também a síntese de hormônios por raízes adventícias, é uma adaptação importante ao alagamento (Gill, 1970).

Raízes adventícias induzidas pelo alagamento diferem morfologicamente das raízes que crescem em solos aerados, pois são geralmente brancas, densas, pouco ramificadas, sem pelos absorventes, menos fibrosas, esponjosas, contém grandes espaços

intercelulares e flutuam livremente na superfície da água (Hook, 1984; Kozlowski, 1984; Angeles *et al.*, 1986).

Em um estudo sobre tolerância ao estresse, com plântulas de seis espécies que habitam naturalmente as várzeas amazônicas, todas apresentaram a capacidade de desenvolver raízes adventícias quando alagadas (Parolin, 2001a). A aeração adicional propiciada por essas formações diminui a deficiência do oxigênio, permitindo a manutenção e até mesmo o aumento da atividade fotossintética (Crawford, 1992; Piedade *et al.*, 2000; Waldhoff *et al.*, 1998). Parolin (2001a) sugere que a capacidade da espécie pioneira de áreas de várzea, *Senna reticulata*, em aumentar a atividade fotossintética durante o período de alagamento, provavelmente está ligada a sua capacidade de produzir grandes quantidades de raízes adventícias durante essa fase.

#### **2.2.2.4. Lenticelas hipertrofiadas**

As lenticelas são estruturas comuns na periderme de caules e raízes, sendo formadas por células com disposição relativamente aberta, apresentando numerosos espaços intercelulares (Esau, 1974). Sob condições de alagamento, muitas espécies de árvores respondem ao estresse hídrico, produzindo lenticelas hipertrofiadas que facilitam a troca de gases dissolvidos na água. Essas estruturas são conectadas por uma continuidade de espaços intercelulares no tecido cortical e floemático. Lenticelas hipertrofiadas aparentemente são induzidas pelo acúmulo de etileno, como resposta ao alagamento (Kozlowski, 1982, 1984).

Pimenta *et al.* (1994), verificaram que plântulas submetidas à inundação conseguiam recuperar-se do estado de murcha após o surgimento de lenticelas hipertrofiadas. Segundo Reid & Bradford (1984), essas estruturas propiciam às raízes recém-formadas uma maior oxigenação, podendo com isso restabelecer a permeabilidade da membrana e, conseqüentemente, a absorção de água. Além disso elas podem auxiliar na liberação de compostos tóxicos como o etileno e o etanol, o que contribui para diminuir as injúrias causadas pelo alagamento (Kozlowski, 1984; Pimenta *et al.*, 1994).

### 2.2.2.5. Aerênquimas

Anatomicamente, raízes não aeradas possuem grandes espaços intercelulares. Esses espaços, chamados aerênquimas, podem ser formados por processos de afastamento das células corticais durante o desenvolvimento (esquizógenos) ou por morte e dissolução dessas células (lisógenos) (Hook, 1984; Lomb & Dixon, 1987; Drew *et al.*, 2000). Em algumas espécies como *Sagittaria lancifolia*, ambos os processos ocorrem, com aerênquimas lisógenos nas raízes e aerênquimas esquizógenos no pecíolo das folhas (Drew *et al.*, 2000).

A imposição de excesso de água ao redor da raiz afeta seu desenvolvimento devido ao esgotamento progressivo de O<sub>2</sub> dentro dos tecidos (Jackson & Drew, 1984). As raízes com aerênquimas podem gerar estreitas zonas oxigenadas em sua rizosfera, em decorrência da difusão do O<sub>2</sub> dos espaços internos de aerênquimas, para a superfície externa da raiz (Kozlowski, 1997).

Os espaços que formam os aerênquimas se interconectam longitudinalmente e facilitam a difusão de oxigênio da parte aérea até as raízes. Um aerênquima bem desenvolvido é característica de espécies aquáticas e de regiões alagadas (Armstrong, 1979; Ito *et al.*, 1999)

Em espécies comumente encontradas em regiões alagadas, como o arroz, os aerênquimas desenvolvem-se independentemente do estímulo ambiental (Jackson *et al.*, 1985). Entretanto, em espécies de milho, cevada, trigo e outras plantas típicas da terra firme, a formação de aerênquimas nas raízes é induzida pela deficiência de oxigênio (Taiz & Zeiger, 1998).

Os aerênquimas ocorrem principalmente na região basal do caule e no córtex das raízes, estando sua formação associada ao aumento da concentração de etileno nos tecidos. No entanto, o mecanismo pelo qual o etileno pode levar ao aparecimento de mudanças da estrutura de raízes é um aspecto bastante discutido e pouco conhecido. Tem sido mostrado que o etileno estimula a síntese de enzimas hidrolíticas, tais como a celulase, que, hidrolisando a celulose, proporciona o afrouxamento das paredes celulares e, como consequência, leva à destruição dos tecidos do córtex da raiz, formando espaços intercelulares vazios ou aerênquimas. Sob condições de hipoxia, o precursor do etileno, 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC), é transportado das raízes para os tecidos mais maduros e aerados, quando então, é convertido em etileno (Kawase, 1981; Drew *et al.*, 2000; Pezeshki, 2001).

Aerênquimas são comumente desenvolvidos em caules (hastes) e raízes de plantas que sofrem alagamento, sendo efetivos para oxigenação a grandes distâncias e aumentando dessa forma, a tolerância das espécies a esses ambientes (Drew *et al.*, 1979; Waldhoff *et al.*, 1998; Gunawardena *et al.*, 2001)

#### **2.2.2.6. Estômatos**

Os poros estomáticos na epiderme são responsáveis pelas trocas gasosas da planta com o meio (Esau, 1974). A frequência ou densidade, definida como o número de estômatos por unidade de área de uma superfície da folha, pode variar significativamente dentro da mesma folha, entre folhas de uma mesma planta, ou entre indivíduos de uma mesma espécie, dentro de uma comunidade. O número de estômatos pode ser modificado ainda como resposta a fatores ambientais, a morfologia da folha e a composição genética da planta (Esau, 1974; Willmer & Fricker, 1996).

O alagamento induz o rápido fechamento dos estômatos nas epidermes abaxial e adaxial de folhas em várias espécies de plantas, diminuindo a atividade fotossintética das mesmas. Entretanto, esse comportamento não é verificado em espécies como *Salix nigra*, que fecha apenas os estômatos da epiderme adaxial, durante a inundação. Após a descida das águas, os estômatos reabrem lentamente, aumentando a taxa fotossintética. A capacidade do estômato reabrir varia com a espécie e a duração do alagamento (Kozlowski, 1997).

#### **2.2.3. Germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas sob alagamento**

É conhecido que a maioria das sementes de plantas terrestres não germinam na água já que elas perdem rapidamente a vitalidade sob tais condições (Hook, 1984). Por outro lado, a inundação do solo tem um profundo efeito na germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas, principalmente porque a ativação dos processos fisiológicos necessários para a germinação de sementes requer um suprimento adequado de oxigênio. No entanto, a inundação do solo restringe a disponibilidade de oxigênio para o embrião, impedindo a germinação ou impondo dormência nas sementes de muitas espécies (Kozlowski, 1997; Kozlowski & Pallardy, 1997).

A capacidade de sementes que habitam áreas alagadas de germinar em água é variável (Kozłowski, 1997). Dependendo principalmente da profundidade e duração da inundação, como também da espécie considerada, a germinação de sementes embaixo da água pode ser benéfica ou arriscada (Hook, 1984).

Depois da germinação, flutuações de diferentes magnitudes no nível da água podem determinar a sobrevivência das plântulas. A princípio, a sobrevivência depende da capacidade da plântula em alongar-se rapidamente, de forma a se projetar acima do nível de água, evitando a alagação total das folhas (Kozłowski, 1997; Parolin, 2001a).

As plântulas são mais sensíveis às injúrias por alagamento que as plantas mais velhas, sendo, portanto mais dependentes do desenvolvimento de estratégias eficientes de sobrevivência durante essa fase crítica. A interação entre essa habilidade espécie-específica das plântulas em tolerar a inundação, associada a periodicidade do alagamento, duração da saturação de água no solo, velocidade e qualidade da água, além da taxa de sedimentação, é que irão determinar a composição e o padrão de zonação de espécies, nas planícies alagáveis ao longo dos rios (Junk & Piedade, 1997; Kozłowski, 1997). Por outro lado, em áreas de terra firme, microhabitats e a dinâmica de regeneração florestal decorrente de perturbações naturais ou de origem antrópica, são de fundamental importância na definição do sucesso de estabelecimento e, conseqüentemente, do padrão de colonização (Harper, 1977; Whitmore, 1975).

### **2.3. Informações botânicas e econômicas da espécie estudada**

#### **2.3.1. Morfologia e ecologia**

A planta escolhida para a realização deste estudo é a *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood., de nome popular, sucuúba ou sucuúba verdadeira.

*H. sucuuba* é uma planta arbórea, lactescente de 8 a 20 m de altura. Possui um tronco ereto e mais ou menos cilíndrico, com casca rugosa. As folhas são simples, alternas espiraladas, totalmente glabras em ambas as faces, de margens inteiras, coriáceas, apresentando de 20 a 25 cm de comprimento e 5 a 7 cm de largura. As inflorescências são em cimeiras terminais (Fig. 1 A), com poucas flores brancas, muito perfumadas e vistosas. O fruto é folículo geminado, curvado como um chifre, glabro e angulado, de 20 a 26 cm de comprimento (Fig. 1 B), com deiscência ventral (Fig. 1 C), e numerosas

sementes elipsóides aladas (Fig. 1 D), (van Den Berg, 1984; Albuquerque, 1989; Lorenzzi, 1998).

A espécie é perenifólia, heliófita e sua floração ocorre durante um longo período do ano, sendo predominante entre os meses de agosto a outubro. A dispersão é descontínua e irregular, sendo realizada por meio do vento, o que a caracteriza como anemocórica (Plumel, 1991; Lorenzzi, 1998).

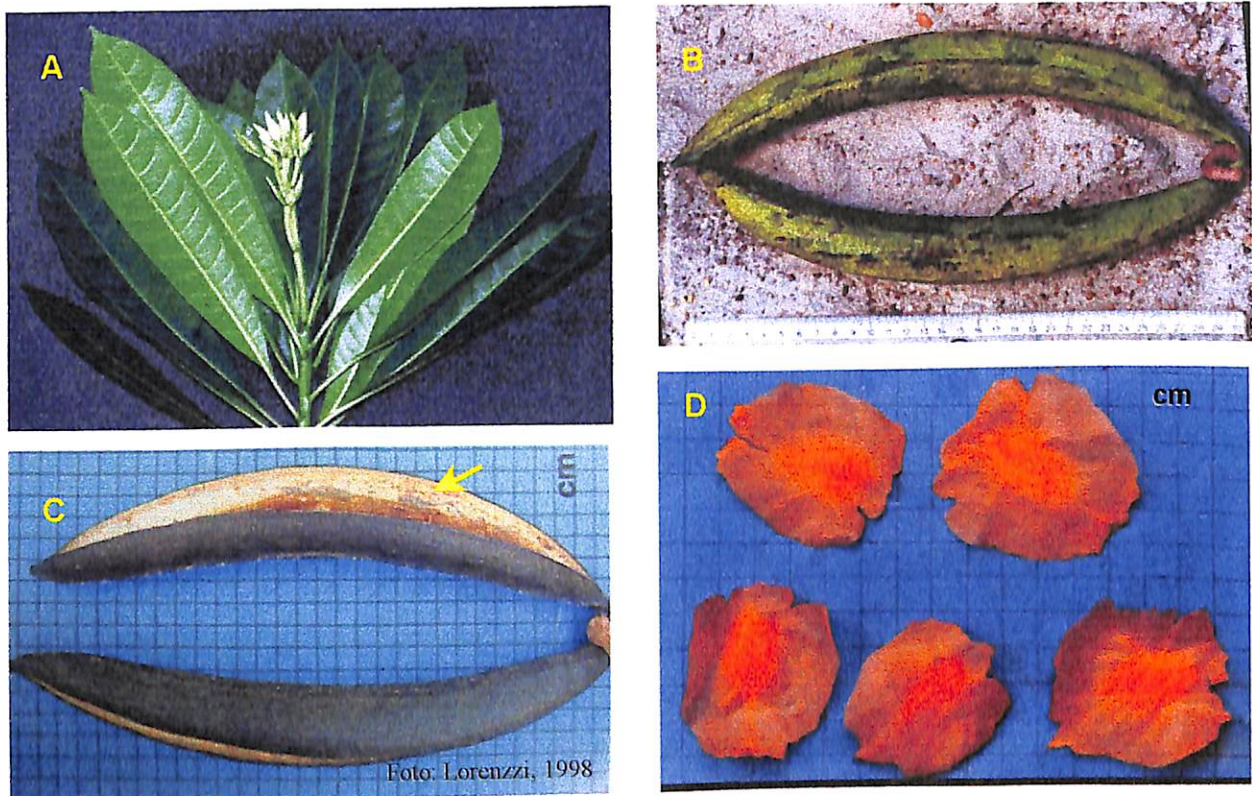


Figura 1 – *H. sucuuba*: A) ramo com botões florais; B) fruto folículo geminado; C) fruto com deiscência ventral; D) sementes aladas

### 2.3.2. Distribuição geográfica

A espécie pertence à família Apocynaceae, cuja distribuição é pantropical, ocorrendo principalmente em florestas tropicais do velho e novo mundo. A família é constituída de 180 gêneros com cerca de 1500 espécies (Heywood, 1993).

O gênero *Himatanthus* possui treze espécies e ocorre no continente sul-americano, predominantemente na bacia amazônica (Plumel, 1991). A espécie *H. sucuuba* distribui-se nas regiões próximas a Manaus, onde é encontrada freqüentemente nas regiões de



várzea baixa, podendo permanecer até cinco meses sob inundaç o ininterrupta (Wittmann *et al.*, no prelo), e na terra firme em  reas de baixios, vertentes e capoeiras da regi o amaz nica. Na Reserva Florestal Adolpho Ducke,  rea escolhida para estudo na terra firme, a esp cie   encontrada em floresta de vertente. Esse tipo de floresta   considerado de transi o, apresentando aspecto inclinado que corresponde a um gradiente, onde nas partes mais baixas a vegeta o possui caracter sticas fision micas mais parecidas a campinarana sem, no entanto, apresentar as esp cies que a caracterizam (Ribeiro *et al.*, 1999).

### 2.3.3. Import ncia econ mica

A madeira de *H.sucuuba*   leve e indicada para obras internas em constru o civil, para confec o de embalagens, brinquedos e para cabos de ferramentas e instrumentos agr colas, bem como lenha para carv o (Lorenzzi, 1998). A  rvore possui qualidades ornamentais que a recomendam para arboriza o paisag stica (Lorenzzi, 1998, Ribeiro *et al.*, 1999).

*Himatanthus sucuuba*   uma esp cie de reputado valor terap utico e tem recebido aten o na medicina popular para o tratamento de v rias mol stias (Villegas *et al.*, 1997; Ribeiro *et al.*, 1999). O lat x da esp cie   usado principalmente em emplastos, no tratamento de fraturas (Ribeiro *et al.*, 1999), al m de ser indicado como antireum tico, anticancer geno e contra gastrites (van Den Berg, 1984; Albuquerque, 1989).

### 3. OBJETIVOS

---

Este estudo visa determinar a presença de adaptações ao alagamento em plântulas de *H. succuba* oriundas de populações da várzea e da terra firme, experimentalmente submetidas a um período de 120 dias de inundação parcial e total. Os indicadores utilizados são caracteres morfo-anatômicos e a atividade da enzima da via de fermentação alcoólica (ADH), associada a anoxia ou hipoxia do sistema radicular.

Mediante a análise desses indicadores em plântulas submetidas aos diferentes tratamentos, pretende-se encontrar respostas para as seguintes perguntas:

- 1) Que adaptações podem ser observadas para assegurar a sobrevivência de plântulas das populações de *H. succuba* habitando no ambiente de várzea, onde as condições de crescimento para as plantas são consideradas extremas?
- 2) As plântulas da população de *H. succuba* habitando o ambiente de terra firme, quando submetidas ao mesmo regime de inundação imposto àquelas oriundas da várzea, apresentam as mesmas adaptações à inundação?

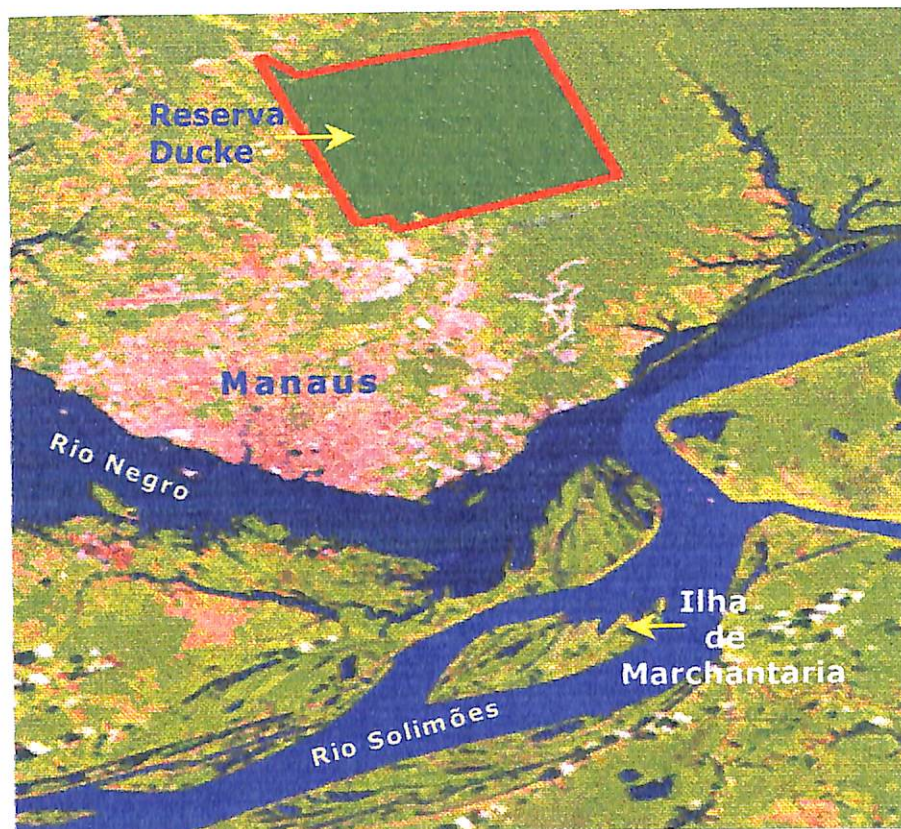
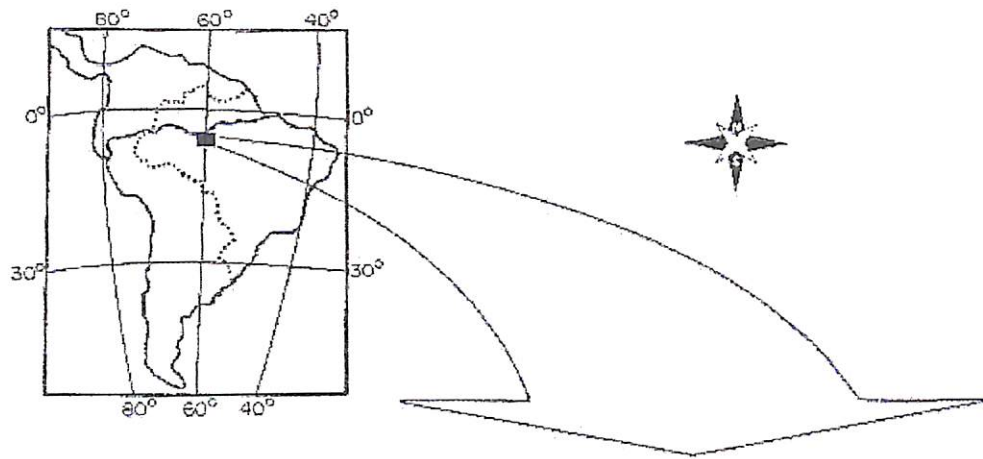
## 4. METODOLOGIA

---

### 4.1. Áreas de estudo

As áreas escolhidas para as coletas de sementes situaram-se em dois ecossistemas com condições ambientais contrastantes, ambos localizados nas proximidades de Manaus (Fig. 2). A área de várzea localizou-se na Ilha de Marchantaria e cercanias ( $03^{\circ} 15' S$ ,  $60^{\circ} 00' W$ ), enquanto que a de terra firme situou-se na Reserva Florestal Adolpho Ducke ( $02^{\circ} 53' S$ ,  $59^{\circ} 58' W$ ), uma área de cerca de 10.000 ha localizada a Noroeste da periferia de Manaus, no Km 26 da Rodovia Manaus-Itacoatiara (AM-010).

A escolha dos sítios amostrais acima citados foi feita mediante a realização de várias excursões, durante quatro meses, a partir de julho de 2000, que correspondeu ao período do pico das cheias na várzea e final do período chuvoso na terra firme, fases nas quais a probabilidade de encontrar plantas frutificando nos dois ambientes era maior.



*Figura 2 – Mapa mostrando a localização das áreas de coletas. Imagem Landsat TM; 05/12/1999. Fonte: INPE.*

## 4.2. Escolha da planta para o estudo

Dos critérios para a escolha da espécie, o mais importante foi o ambiente natural de ocorrência, com base no objetivo maior do estudo, que foi verificar a existência de diferenças na fisiologia, anatomia e morfologia da espécie, como resposta a diferentes estímulos ambientais. Outro fator levado em consideração foi a importância econômica da espécie, juntamente com seu porte arbóreo.

Foi elaborada inicialmente uma listagem das espécies ocorrendo nos dois ecossistemas, com base nas informações contidas no livro *Flora da Reserva Ducke* (Ribeiro *et al.*, 1999), e de inventários florísticos realizados em áreas de várzea na Amazônia (Worbes *et al.*, 1992; Ayres, 1993; Piedade *et al.*, 2001).

Durante quatro meses foram realizadas excursões às áreas de várzea e terra firme para identificar, quando possível, as espécies no campo e/ou coletar material vegetal para identificação posterior, o que foi feito com auxílio da equipe do Dr. Michael Hopkins (PPI 1-3150, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA), e por meio de comparação com exsicatas do herbário no próprio Instituto.

Dentre as espécies eleitas, apenas quatro foram encontradas ocorrendo nas duas áreas de estudo e destas, somente a sucuúba [*Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood.] produziu frutos sincronicamente em ambos os ambientes. Dez plantas adultas dessa espécie foram marcadas, tanto na várzea quanto na terra firme, para utilização neste estudo. O material fértil dessas plantas foi depositado no herbário do INPA, sob o registro 210133.

## 4.3. Fases da planta em estudo

Neste trabalho foram utilizadas sementes e plântulas de *H. sucuuba*. As sementes foram obtidas por meio de coleta dos frutos feita diretamente das árvores, em seus ambientes naturais de ocorrência, com auxílio de um podão, quando os mesmos iniciaram a abertura espontânea, durante os meses de agosto e setembro de 2000. A metodologia empregada para a obtenção das plântulas encontra-se descrita no tópico 5 deste capítulo.

A definição de plântula é bastante discutida entre os pesquisadores da área. No sentido fisiológico exato, a planta desenvolvida da semente é uma plântula enquanto depende das reservas desta (Fenner, 1987). No entanto o tempo de duração dessa fase é

bastante questionável (Kitajima, 1996; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996). Kitajima (1996) sugere que uma planta jovem deve ser chamada de plântula até que uma proporção significativa de sua biomassa seja construída.

Alguns autores consideram plântulas as plantas jovens que se encontram no período mais susceptível às mudanças ambientais, o que pode variar com o meio e a espécie considerada (Kozłowski, 1997). Algumas vezes, essa fase pode corresponder ao primeiro ano de desenvolvimento da planta, após a germinação (Fuchs *et al.*, 2000). Neste estudo, será adotada esta última definição considerando-se, portanto plântula a fase de um ano, a partir da germinação das sementes, o que incluiu todo o período dos experimentos de inundação (tópico 6 deste capítulo).

#### **4.4. Condução do experimento**

Foi feito o transporte dos frutos coletados nos dois ambientes, para as instalações do INPA, em Manaus, onde os mesmos foram deixados ao sol para completar a abertura e liberação das sementes. Estas foram colocadas para germinar em casa de vegetação, a fim de estabelecer, inicialmente, as taxas de germinação da espécie por ambiente.

As análises bioquímicas foram realizadas nos laboratórios do Projeto INPA/Max-Planck e Laboratório de Fisiologia de Sementes e de Plantas-CPST, enquanto que os estudos anatômicos foram executados no Laboratório de Anatomia Vegetal-CPBO, no INPA, Manaus. O trabalho experimental foi desenvolvido por um período total de dez meses.

#### **4.5. Germinação das sementes e obtenção de plântulas**

Após sua obtenção, um lote de 100 sementes de cada ambiente (várzea e terra firme) foi separado em quatro repetições de vinte e cinco. Para a obtenção do peso de matéria fresca, as sementes foram pesadas em balança analítica Modelo Belmarq 210 A, com capacidade para 210 g e precisão de 0,0001 g. As taxas de germinação foram determinadas colocando as sementes para germinar em caixa germinadora de 20 cm x 60 cm à temperatura ambiente (cerca de 28° C), utilizando dois tipos de substratos sendo, A) serragem + areia lavada, na proporção de 1:1 e B) água, coluna de 5 cm.

As sementes foram colocadas para germinar com o revestimento alado e sem ele, para verificar se a remoção do mesmo poderia acelerar a germinação. A retirada do revestimento alado foi feita manualmente. A seguir, as sementes foram desinfetadas com hipoclorito de sódio a 10% da solução comercial durante quinze minutos, sendo posteriormente lavadas em água corrente. Cada caixa germinadora foi considerada uma amostra. As sementes foram distribuídas em quatro repetições de vinte e cinco sementes cada. Considerou-se como germinadas as sementes que emitiram radícula e parte do caulículo ( $\geq 1,5$  cm). O período de germinação foi de quinze dias. As observações continuaram até a formação de plântulas com cerca de 7cm, que foram transferidas para vasos plásticos (19x16 cm), sendo colocada uma plântula por vaso.

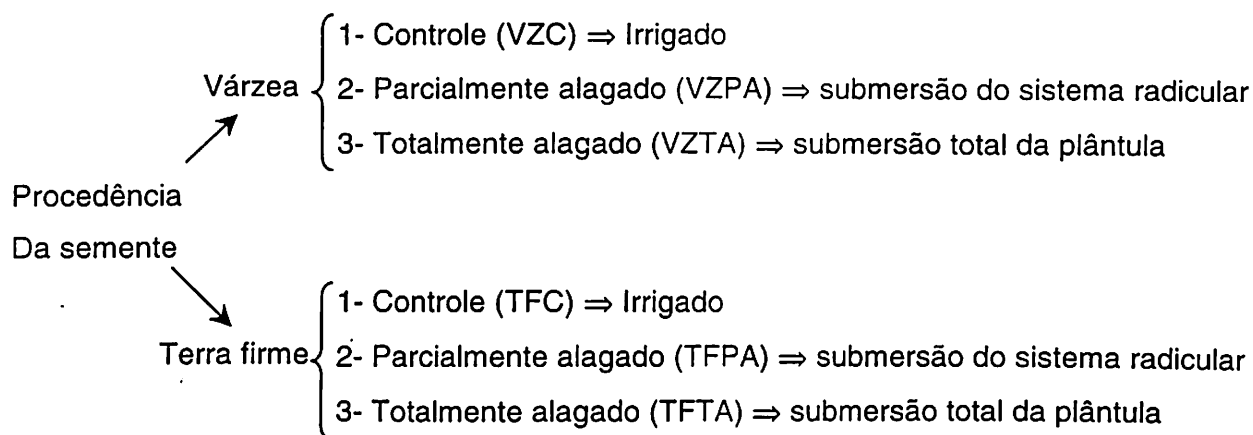
Os vasos foram dispostos em casa de vegetação com cobertura sombrite 50% e acompanhamento de luminosidade, temperatura e umidade relativa do ar. Para simular as condições naturais da espécie no campo, as plântulas permaneceram em casa de vegetação, apenas com irrigação diária, durante 90 dias, tempo aproximado de duração da fase terrestre na várzea. O solo utilizado no plantio foi oriundo das áreas de coleta das sementes.

#### **4.6. Experimentos de inundação**

Para simulação do alagamento foram utilizados quinze tanques de amianto (104 cm x 161 cm), com capacidade para 1000 L. onde em uma das laterais estava inserido, próximo à base, um tubo de PVC com 40 mm de diâmetro, com a finalidade de controlar o nível da água (Anexo 1 A). Foram separados cinco tanques para o acompanhamento do crescimento e das taxas de mortalidade das plântulas.

Dentro de cada tanque foram colocadas oito plântulas de *H. sucuuba* com cerca de doze semanas de idade, sendo quatro provenientes da várzea e quatro da terra firme. O espaçamento entre as plântulas foi de aproximadamente 20 cm (Anexo 1B) e as mesmas foram submetidas à diferentes níveis de inundação por um período de 120 dias (Anexo 2).

Os tratamentos foram estabelecidos com base na procedência da semente, várzea (VZ), terra firme (TF) e combinações dos tratamentos: controle (C), parcialmente alagado (PA) e totalmente alagado (TA).



#### 4.7. Características de crescimento

Para as avaliações no crescimento acumulativo, foram utilizadas vinte plântulas originárias de cada um dos ambientes (várzea e terra firme). Foi feito o acompanhamento dessas plântulas desde a germinação até o final do experimento, ou seja, antes e depois de submeter as plântulas aos tratamentos de inundação.

Durante o tempo em que as plântulas permaneceram em casa de vegetação apenas uma medida foi tomada, 90 dias após o transplante das mesmas para os vasos. Depois de iniciados os tratamentos de inundação, as avaliações foram realizadas em intervalos quinzenais. Para determinar o alongamento do caule, as plântulas foram medidas desde a região do colo até o ápice caulinar.

#### 4.8. Taxa de mortalidade das plântulas

A sobrevivência da espécie por ambiente de origem foi avaliada com base na metodologia descrita por Carvalho *et al.* (2000), com modificações. Após o início do experimento de inundação, em cada tratamento VZC, VZPA, VZTA, TFC, TFPA e TFTA, foi feito o acompanhamento das plântulas durante 120 dias, com intervalos de



quinze dias entre as avaliações. O cálculo utilizado para determinação da taxa de mortalidade, por tratamento, foi o seguinte:

$$\text{Mortalidade} = \frac{\text{n}^\circ \text{ total de plantas marcadas (início do experimento)} - \text{n}^\circ \text{ total de plantas existentes} \times 100}{\text{n}^\circ \text{ total de plantas marcadas (início do experimento)}}$$

#### **4.9. Número de folhas e índice de área foliar**

Os dados do número de folhas e área foliar foram tomados ao final dos 120 dias dos experimentos de inundação. De cada tratamento foram escolhidas cinco plântulas, as quais tiveram o número de folhas anotado. O índice de área foliar (IAF), foi determinado utilizando um medidor de área foliar (LEAF AREA METER, DELTA-T DEVICES). Os valores obtidos foram relacionados entre os tratamentos e entre uma mesma planta (área foliar / n° de folhas / biomassa das folhas). Os resultados dos diferentes tratamentos de inundação foram comparados com os controles.

#### **4.10. Determinação de biomassa**

Para a determinação da biomassa (g) foi utilizado o método de coleta destrutiva, descrito por Piedade (1988) para herbáceas, com adaptações para arbóreas. Para tanto, foram utilizadas cinco plântulas de cada tratamento, ao final do experimento de inundação.

No laboratório, as plântulas foram retiradas cuidadosamente dos vasos, lavadas individualmente, deixadas para secar em temperatura ambiente por cerca de uma hora, e divididas nas seguintes categorias: raiz, caule, folhas e matéria morta. Foi considerado como matéria morta o material vegetativo em fase de degeneração e as folhas que apresentavam mais de 50% da lâmina foliar com sintomas de clorose. A biomassa total da plântula foi obtida por meio do somatório das médias dos valores das diferentes categorias de material.

Após a determinação do peso de matéria fresca, as plantas foram levadas para secar em estufa de circulação fechada (HERAEUS e MEMMERT) a 95° C, até peso constante. Cada parte da plântula foi pesada em balança analítica Modelo Belmarq 210 A, com capacidade para 210 g e precisão de 0,0001g.

#### 4.11. Ensaio da atividade da enzima desidrogenase alcoólica (ADH) em espectrofotômetro

A atividade da ADH (E.C. 1.1.1.1) foi determinada em raízes de plântulas de *H. succuba* submetidas aos tratamentos de inundação (VZC, VZPA, VZTA, TFC, TFPA e TFTA), nos seguintes intervalos de tempo: 0, 15, 30, 60, 90, 120 dias.

Os ensaios para a determinação da atividade enzimática foram realizados de acordo com metodologia descrita por Russell *et al.* (1990), com modificações. O meio de extração foi constituído de 0,75 mL de Tris-HCl 50 mM (pH 6,8), 1,0 mL de glicerol 15% (v/v), 0,5 mL de  $\beta$ -mercaptoetanol 5% (v/v) e 0,75 mL de água destilada para completar o volume final de 3,0 mL. Após a homogeneização, procedeu-se a centrifugação do material a 12.000 g a 4° C, durante dez minutos. Alíquotas de 0,040 mL foram adicionadas em meio de reação específico para a enzima, constituído de 0,320 mL de Tris-HCl 1 M (pH 8,0), 0,040 mL de NAD<sup>+</sup> 10mg/mL, 0,040 mL da enzima e água para completar o volume final de 1,96 mL. Após a adição de 0,040 mL de etanol 50%, a mistura de reação foi invertida uma vez e feita a leitura em espectrofotômetro (GENWAY INSTRUMENT 6105, ESSEX, ENGLAND) A<sub>340</sub> nm a 25° C, durante três minutos. A atividade da ADH foi determinada utilizando-se, para os cálculos, o coeficiente de absorvidade molar NADH a 340 nm ( $6,22 \times 10^3 \text{ mol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) (Holme & Peck, 1998).

#### 4.12. Descrições anatômicas

Nos estudos de anatomia procurou-se avaliar a estrutura da folha e das raízes, com ênfase nos caracteres que podem indicar respostas adaptativas ao ambiente, particularmente à inundação. As análises foram feitas por meio de observação em microscópio óptico, trinta dias após submeter as plântulas aos tratamentos de inundação. Foi feita a dissociação de epidermes das folhas para as análises histológicas de sua estrutura e para as raízes foram realizados cortes à mão livre.

#### 4.12.1. Material estudado

Foram selecionadas cinco plântulas de cada tratamento, das quais foi tomada a terceira folha a partir do ápice. Foram retiradas secções do ápice, nervura central e base da folha. Para as análises anatômicas das raízes, foram retiradas secções das raízes adventícias, por serem aquelas formadas após o início dos tratamentos de inundação.

#### 4.12.2. Procedimentos anatômicos

a) *Dissociação de epidermes*: foram feitas secções na região do ápice, nervura central e base da folha. Essas partes foram mergulhadas em solução de Jeffrey (Johansen, 1940), e mantidas em placas de petri, devidamente identificadas, por aproximadamente 24 horas, até a clarificação e separação das epidermes. Em seguida o material foi corado com azul de astra e fucsina básica, desidratado em série alcoólica crescente, e montado entre lâminas e lamínulas com gelatina glicerinada (Johansen, 1940).

b) *Cortes à mão livre*: secções de raízes secundárias foram cortadas transversalmente à mão livre, com o auxílio de uma lâmina de barbear. Os cortes foram colocados em uma solução de água e hipoclorito de sódio, na proporção 5:1, até a clarificação. A seguir o material foi corado com azul de astra e fucsina básica e submetido à série alcoólica crescente para desidratação. O material foi montado entre lâminas e lamínulas com gelatina glicerinada (Johansen, 1940).

c) *Número de estômatos*: Foram contados os estômatos presentes em 25 campos aleatoriamente escolhidos nas duas epidermes foliares, utilizando um microscópio Kyoa, nos aumentos 10x e 40x, com fator de correção de 0,46.

d) *Classificação das estruturas anatômicas*: Os estômatos foram classificados segundo Esau (1985), enquanto que os tecidos e as outras estruturas foram descritas conforme Metcalfe & Chalk (1950) e Fahn (1985).

e) *Fotomicrografias*: foram feitas com um microscópio Zeiss MC63 nos aumentos de 10x, 25x e 40x.

#### **4.13. Avaliações morfológicas**

Os estudos morfológicos foram não destrutivos. Por meio de observações visuais foram avaliados os seguintes caracteres: formação de raízes adventícias, clorose das folhas e presença de lenticelas nos caules. Essas avaliações foram realizadas em todos os tratamentos, durante 120 dias, com intervalos de quinze dias, a partir do estabelecimento dos experimentos de inundação. A presença de estruturas relevantes foi registrada por meio de fotografias.

#### **4.14. Delineamento experimental e análises estatísticas**

Os tratamentos foram dispostos no delineamento experimental inteiramente casualizado (DIC), com seis tratamentos (VZC, TFC, VZPA, TFP, VZTA, TFTA) e cinco repetições, sendo cada repetição constituída de um tanque. Foi feita análise de variância (ANOVA) e a comparação entre as médias dos fatores estudados foi realizada com base no teste de Tukey, a 5% de probabilidade. A análise de regressão polinomial avaliou a atividade da enzima desidrogenase alcoólica durante o período de duração dos tratamentos. Para execução das análises estatísticas foi usado o programa Systat, versão 8.0.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Germinação

O tipo de germinação apresentado pelas sementes de *H. succuba*, independente do ambiente de origem, se várzea ou terra firme, é epígea, criptocotiledonar.

A comparação do peso médio de matéria fresca entre as sementes oriundas dos dois diferentes ambientes não mostrou diferença estatística (Tab. 1).

Durante o período de quinze dias em que ocorreram os testes de germinação, nenhuma das sementes cujo envoltório foi mantido germinou, independente do ambiente e do substrato. Por outro lado, nos lotes de sementes em que os envoltórios foram retirados, observou-se variações nas taxas de germinação, relacionadas com o tipo de substrato e local de procedência das sementes (Tab. 1).

No substrato serragem+areia, 91% das sementes oriundas de locais da terra firme (TF) e 94% da várzea (VZ) germinaram, sendo que essa diferença não foi significativa. No substrato água, a germinação foi de 64% TF e 98% VZ, apresentando diferença estatística. Independentemente do ambiente de origem, todas as sementes que germinaram em substrato serragem+areia, formaram plântulas (100%), enquanto que das sementes dos dois ambientes que germinaram no substrato água, apenas as provenientes da várzea atingiram esse estágio (84%). As sementes da terra firme que germinaram na água, tiveram longevidade máxima de cinco dias, não chegando a formar plântulas devido ao apodrecimento das raízes.

Tabela 1 – Valores médios de peso de matéria fresca, taxa de germinação e formação de plântulas de *H. succuba*, oriundas de sementes provenientes da várzea e terra firme.

AMBIENTE	PF (mg.g <sup>-1</sup> )	GERMINAÇÃO		PLÂNTULAS (%)	
		serragem+areia	água	serragem+areia	Água
Várzea	3,19 A	94 A	98 A	94 A	84 A
Terra firme	3,02 A	91 A	64 B	91 A	0 B

Médias seguidas de letras iguais, nas colunas, não diferem estatisticamente (Tukey 5%), n = 100.

## 5.2. Características de crescimento das plântulas

Como a comparação de diferenças de crescimento entre os ambientes é dificultada pela ausência de análises químicas dos solos dos dois ambientes, será apresentada uma comparação percentual do crescimento das plântulas nos diversos tratamentos, e os resultados serão relacionados em nível dos respectivos ambientes de origem das sementes.

### 5.2.1. Crescimento pré-alagamento

Durante o período de três meses em que permaneceram em casa de vegetação, antes de serem submetidas aos tratamentos de alagamento, as plântulas geradas a partir de sementes oriundas da várzea apresentaram uma média de crescimento de 16,2 cm, e as da terra firme de 9,6 cm (Fig. 3A e 3B).

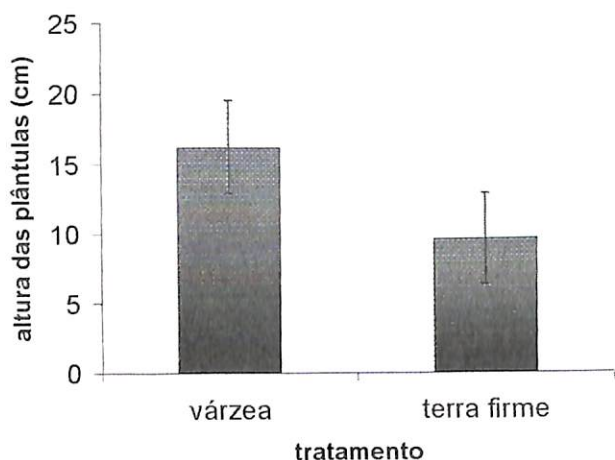


Figura 3A – Média do crescimento acumulativo, das plântulas de *H. sucuba* aos 90 dias, antes de submeter aos tratamentos de inundação. I = erro padrão da média.

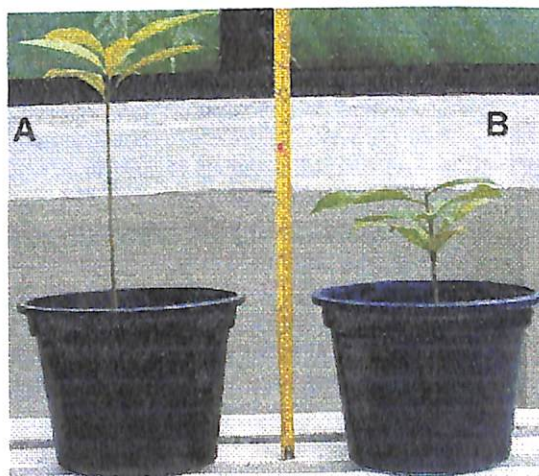


Figura 3B – Plântulas de *H. sucuba*, oriundas de ambientes de várzea (A) e terra firme (B), com idade de 90 dias, antes de submeter aos tratamentos de inundação.

### 5.2.2. Crescimento pós-alagamento

O crescimento médio acumulado das plântulas da várzea submetidas ao alagamento parcial (VZPA) não diferiu ( $p > 0,05$ ) em relação aos comprimentos das plântulas do controle (VZC), tendo atingido ao final dos 120 de tratamento, alturas de 47,8 cm e 45,7 cm, respectivamente. Porém, quando as plântulas foram submetidas à inundação total (VZTA), o crescimento praticamente parou, diferenciando significativamente este tratamento dos outros dois ( $p < 0,05$ ). Neste último caso, o crescimento médio ao final do experimento foi de apenas 17,3 cm (Fig. 4).

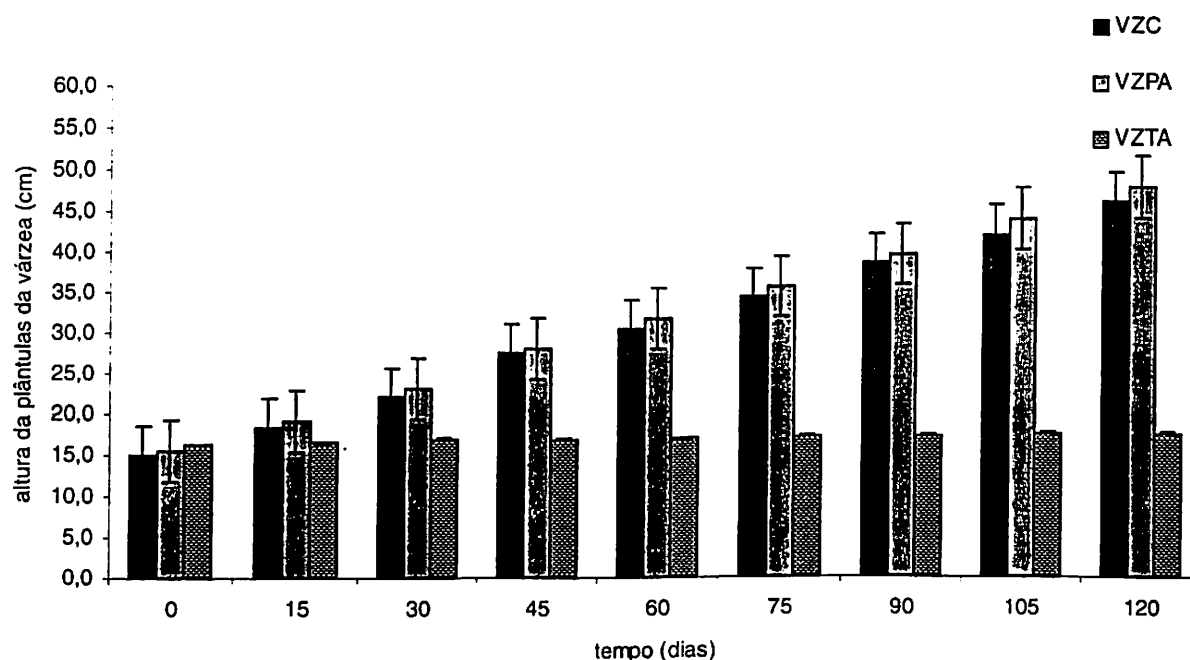


Figura 4 – Crescimento médio acumulado das plântulas de *H. sucuuba*, oriundas de sementes da várzea, durante os 120 dias de experimentação.  $n = 20$ , I = erro padrão da média.

O padrão de crescimento das plântulas da terra firme que foram submetidas ao alagamento parcial (TFPA) foi o mesmo daquele observado nas plântulas da várzea, já que as da terra firme tampouco mostraram uma diferença significativa ( $p > 0,05$ ) no crescimento com relação ao controle (TFC), embora ao final do experimento de 120 dias tenha apresentado uma dinâmica um pouco maior de incremento em altura, com valores finais de 16,9 cm e 18,5 cm, respectivamente (Fig. 5). Assim como observado para as plântulas da várzea, a alagação total das plântulas da terra firme (TFTA) também levou à

quase estagnação do crescimento durante o tempo de imposição do tratamento, tendo sido atingido ao final do experimento, que nesse caso ocorreu aos 90 dias, um comprimento final de apenas 10,3 cm, valor semelhante àquele obtido no início do tratamento de inundação (9,6 cm).

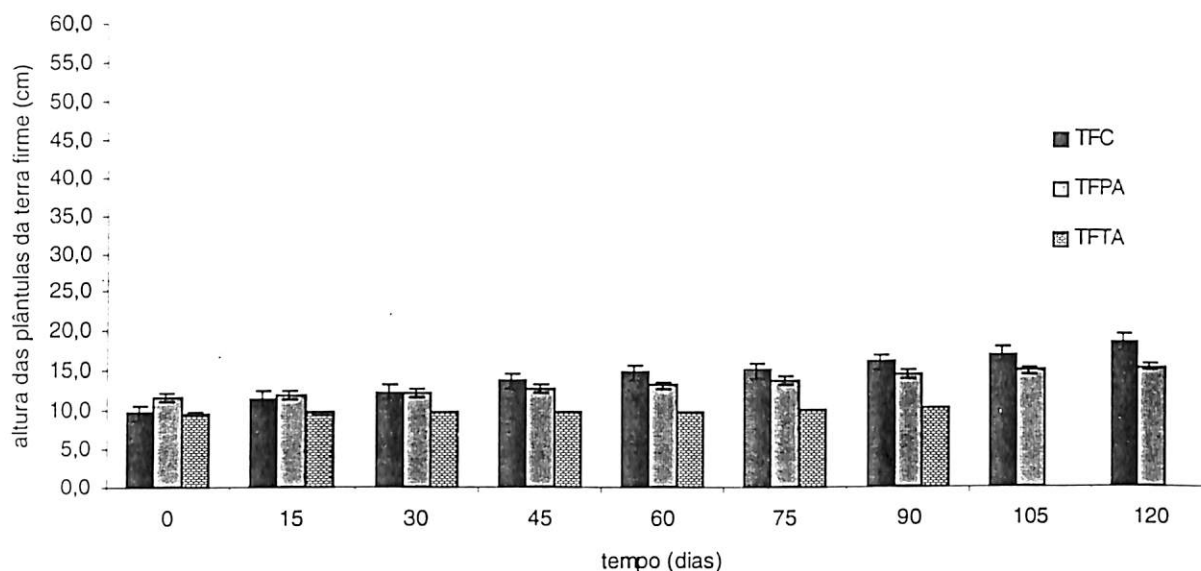


Figura 5 – Crescimento médio acumulativo das plântulas de *H. sucubus*, oriundas de sementes da terra firme, durante os 120 dias de experimentação.  $n = 20$ ,  $I =$  erro padrão da média.

Analisando os padrões dos resultados expressos nas Figuras 4 e 5, observa-se que, no período de 120 dias, o crescimento das plântulas oriundas da várzea, nos tratamentos controle e parcialmente alagado, foi cerca de três vezes maior em relação ao início dos experimentos, enquanto que nas da terra firme esse valor ficou em aproximadamente o dobro.

### 5.3. Taxa de mortalidade durante os experimentos de inundação

Ao final dos 120 dias de experimento de inundação, a taxa de mortalidade foi maior entre as plântulas da terra firme, que apresentaram um percentual de 30% quando submetidas ao alagamento parcial, chegando a 100% quando submetidas ao alagamento total (Tab. 2). Nas plântulas da várzea a taxa foi zero no tratamento de inundação parcial,



elevando-se para 30% no tratamento totalmente alagado. Por meio de observações visuais, foi verificado que a primeira parte da planta comprometida foram as raízes, que mostravam sinais de decomposição. Os tratamentos controles das plântulas dos dois ambientes não apresentaram perdas no número de indivíduos (Tab. 2).

Tabela 2 – Taxa média de mortalidade entre as plântulas, 120 dias após o início do experimento de inundação. n = 20.

Ambiente	Tratamentos		
	Controle	Alagamento parcial	Alagamento total
Várzea	0 %	0%	30%
Terra firme	0 %	30%	100%

#### 5.4. Número de folhas e área foliar

Sob alagação total, as plântulas de sementes oriundas dos dois ambientes perderam completamente as folhas no período máximo de cinco semanas. Assim, os resultados apresentados na Tabela 3 referem-se às plântulas dos tratamentos controles (VZC e TFC) e parcialmente alagado (VZPA e TFPA), que mantiveram as folhas, durante os 120 dias de experimentação.

Os valores médios do número de folhas nos tratamentos controle foram maiores nos dois ambientes (várzea e terra firme), quando comparados aos do tratamento parcialmente inundado, embora entre as plântulas da terra firme essa diferença não tenha sido significativa ( $p > 0,05$ ). Quando a comparação foi feita entre os ambientes de origem, as plântulas da várzea formaram aproximadamente duas vezes mais folhas que as da terra firme.

Da mesma forma, os índices de área foliar mostraram maiores valores para as plântulas dos controles, tendo estes sido estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ), quando comparados aos do tratamento parcialmente alagado, independente do ambiente de origem (Tab. 3). Nas plântulas do tratamento VZPA, foi obtido um índice de área foliar maior do que naquelas do tratamento TFPA. No entanto, quando foi feita a relação área

foliar / nº de folhas, verificou-se não haver diferenças estatísticas entre os ambientes, mas apenas entre os níveis de alagamento (Tab. 3).

Foi feita também a comparação da relação entre o número de folhas e o peso de matéria seca da folha (os dados de biomassa foliar encontram-se no tópico subsequente deste capítulo). Observa-se por meio desta relação que, apesar das plântulas do controle possuírem folhas com áreas semelhantes, o incremento de matéria seca das folhas foi significativamente ( $p < 0,05$ ) maior nas plântulas da terra firme.

Tabela 3 – Média dos valores de número de folhas (nº f) e área foliar (af) relacionados entre si e com o peso de matéria seca das folhas (fps) de *H. succuba*.

Tratamentos	nº de folhas	Área foliar	af / nº f	fps (g) / nº f
VZC	11 A	0,524 A	0,048 A	0,14 A
TFC	06 B	0,280 B	0,047 A	0,20 B
VZPA	07 B	0,110 a	0,016 a	0,06 a
TfPA	05 B	0,070 a	0,013 a	0,05 a

*Médias seguidas de letras maiúsculas e minúsculas, na mesma coluna, mostram diferenças significativas ao nível de 5% (Tukey). n=5.*

### 5.5. Biomassa parcial e total

Os resultados de biomassa total apresentados na Tabela 4, refletem um decréscimo no peso de matéria seca nas plântulas de *H. succuba* em função do alagamento, em todos os tratamentos. Quando comparadas ao controle, as plântulas da várzea apresentaram uma diferença significativa na diminuição do incremento de matéria seca em todas as categorias, com exceção da matéria morta. Já as plântulas oriundas de sementes da terra firme mostraram um comportamento diferenciado quando alagadas, com aumento na biomassa das raízes, e decréscimo na dos caules e das folhas. Por outro lado, no tratamento de alagação total, as plântulas tanto da várzea quanto da terra firme perderam as folhas à medida que o tempo de exposição aumentou. Embora sem folhas, as plântulas do tratamento VZTA estavam vivas ao final dos 120 dias de experimentação. Entretanto, no tratamento TFTA, ao final do experimento, todas as plântulas haviam morrido, restando apenas biomassa de matéria morta.

Tabela 4 – Valores médios da biomassa (g), de plântulas de *H. succuba*, após 120 dias sob diferentes regimes de inundação.

Tratamentos Categorias De material	Controle		Alagamento parcial		Alagamento total	
	várzea	terra firme	várzea	terra firme	várzea	terra firme
Raiz	2.367 A	0.544 B	1.465 a	0.714 B	0.424 C	-
Caule	3.647 A	0.811 B	1.439 a	0.577 B	0.663 C	-
Folhas	1.591 A	1.165 B	0.385 a	0.240 b	-	-
Matéria morta	0.044 A	0.188 B	0.101 a	0.006 b	-	0.326 c
<b>Total</b>	<b>7.650 A</b>	<b>2.708 B</b>	<b>3.390 a</b>	<b>1.537 b</b>	<b>1.087 C</b>	<b>0.326 c</b>

*Médias seguida de letras maiúsculas e minúsculas, na mesma linha, mostram diferenças significativas ao nível de 5% (Tukey). n=5.*

### 5.6. Atividade da desidrogenase alcoólica (ADH)

A análise de regressão, a partir do valor de  $R^2$ , permitiu estabelecer que a equação de melhor ajuste à variação da atividade da ADH nos tratamentos VZPA, VZTA, TFPA e TFTA, foi a cúbica. Foi verificada uma pequena atividade da enzima nas plântulas analisadas imediatamente antes da inundação (tempo zero), independente do ambiente de origem. No 15º dia de indução do alagamento, as plântulas apresentaram comportamento semelhante com a elevação na atividade da ADH (Figs. 6 e 7)

As curvas que mostram os resultados dos tratamentos VZPA e TFPA exibem a mesma tendência, com valores mais elevados nas plântulas oriundas das sementes da várzea (Figs. 6 e 7). De acordo com a curva obtida, é possível verificar que no tratamento VZPA, houve aumento praticamente linear na atividade da ADH no tempo de zero a quinze dias do tratamento, passando por uma estabilização da atividade enzimática entre o tempo quinze a sessenta dias, quando pode-se observar o declínio da atividade da ADH, até o final do experimento aos 120 dias de imposição ao alagamento (Fig. 6). Resultados semelhantes foram observados para as plântulas da terra firme, submetidas ao alagamento parcial (TFPA). Todavia, deve-se ressaltar que as plântulas da várzea atingiram um

patamar de aproximadamente 20% de aumento na atividade da ADH no intervalo de tempo de quinze a sessenta dias com relação às da terra firme.

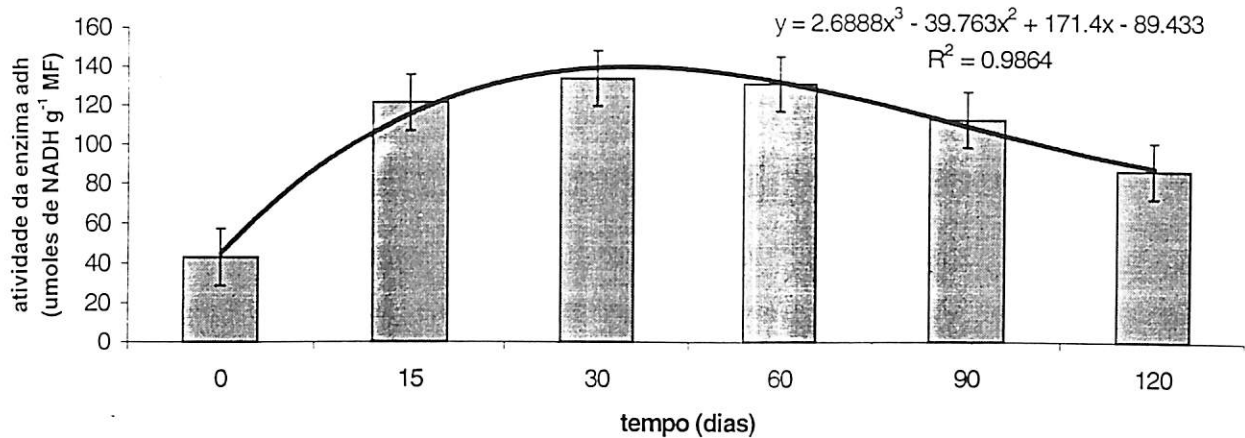


Figura 6 - Atividade da ADH em raízes de plântulas de *H. succuba*, submetidas ao tratamento VZPA. Média de três repetições. I, erro padrão da média.

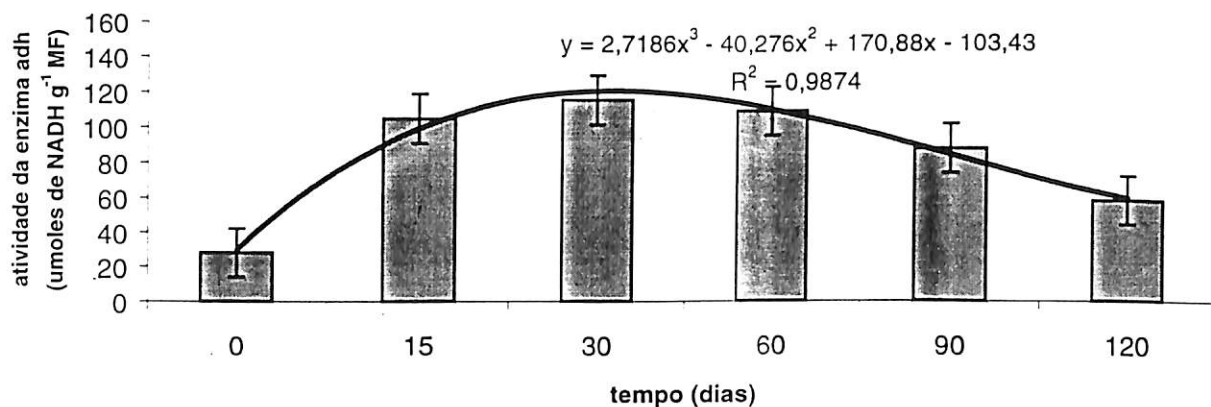


Figura 7 - Atividade da ADH em raízes de plântulas de *H. succuba*, submetidas ao tratamento TFPA. Média de três repetições. I, erro padrão da média.

As plântulas da várzea submetidas a alagação total (VZTA), mostraram os mais elevados valores médios de atividade da ADH de todos os tratamento (Fig. 8). Após o 30º dia a atividade da ADH apresentou uma estabilização, mantendo-se em um patamar elevado até o final dos 120 dias de experimentação.

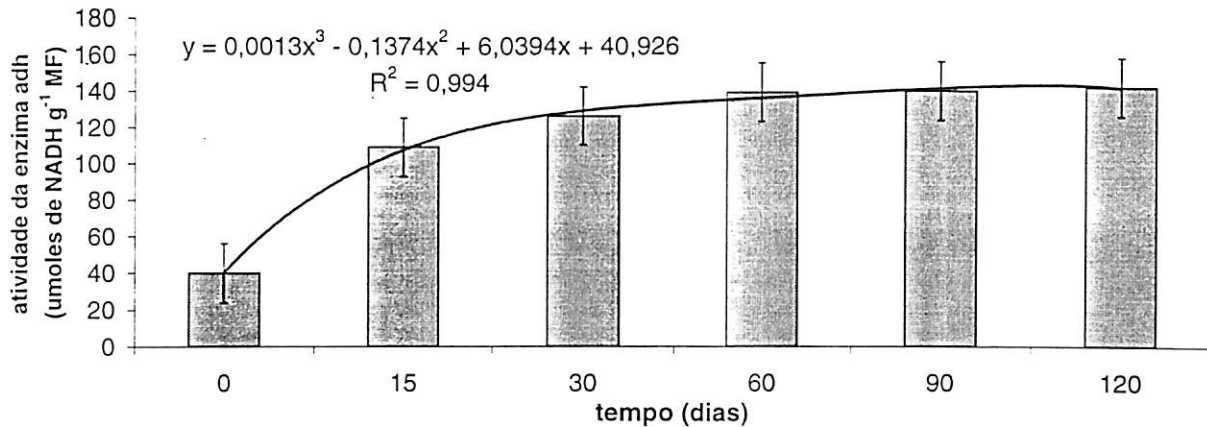


Figura 8 - Atividade da ADH em raízes de plântulas de *H. sucuuba*, submetidas ao tratamento VZTA. Média de três repetições. I. erro padrão da média

No caso das plântulas do tratamento TFTA verificou-se um decréscimo na atividade da ADH a partir da análise ocorrida no 30º dia de submersão, que continuou até o 90º dia (Fig. 9). Após esse período, as plântulas desse tratamento não resistiram ao alagamento prolongado e, ao final dos 120 dias de duração do experimento, a taxa de mortalidade foi de 100%.

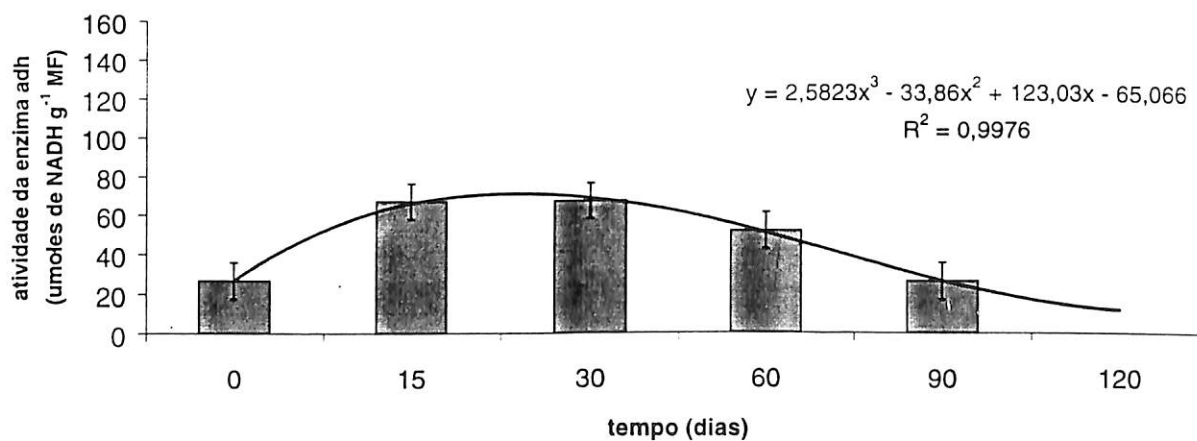


Figura 9 - Atividade da ADH em raízes de plântulas de *H. sucuuba*, submetidas ao tratamento TFTA. Média de três repetições. I. erro padrão da média

## 5.7. Anatomia

### 5.7.1. Características da epiderme

A constituição das epidermes adaxial e abaxial, não diferiu nas plântulas de *H. succuba* oriundas dos dois ambientes, várzea e terra firme, conforme o que segue:

*Epiderme adaxial* (Fig. 10 A): em vista frontal apresenta-se glabra, com as paredes periclinais externas sinuosas, espessadas por celulose, sem pontuações aparentes. Possui certa uniformidade nos tamanhos das células e apresenta uma cutícula corrugada contínua.

*Epiderme abaxial* (Fig. 10 B): em vista frontal, a face abaxial é glabra. As células apresentam sinuosidade das paredes periclinais externas, mais acentuada que as da epiderme adaxial, com igual espessamento da parede celular. Nesta superfície é evidente a diferença nas formas e tamanhos das células.

A espécie é hipoestomática e os estômatos são do tipo anomocíticos, dispostos nas regiões intercostais, estando ausentes nas nervuras. Em todos os tratamentos observou-se a presença de estômatos geminados (Fig. 11 A/B), cujo número aumentou gradualmente dos tratamentos controle para os de inundação parcial e total.

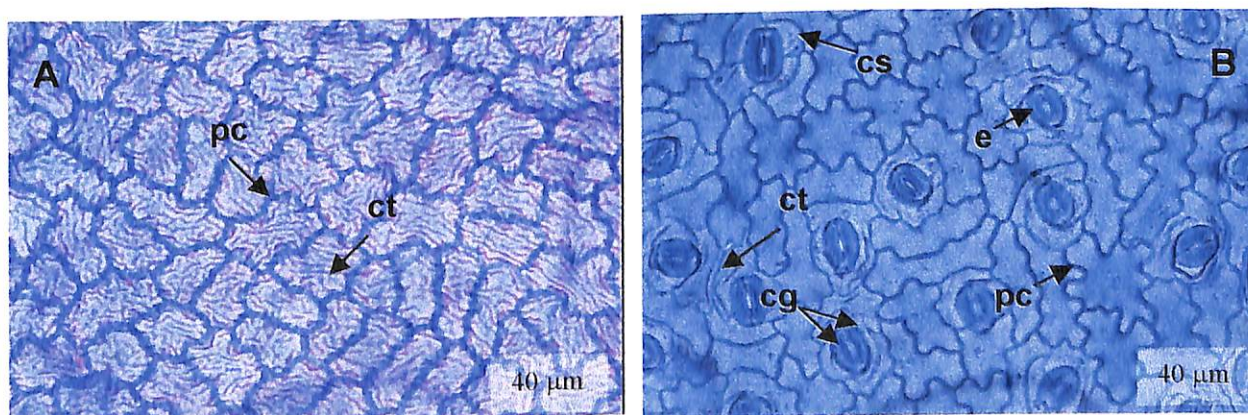


Figura 10- Vista frontal das epidermes adaxial (A) e abaxial (B) das folhas de plântulas de *H. succuba*. *pc*) parede celulósica; *ct*) cutícula; *e*) estômato; *cg*) células guardas; *cs*) células subsidiárias.

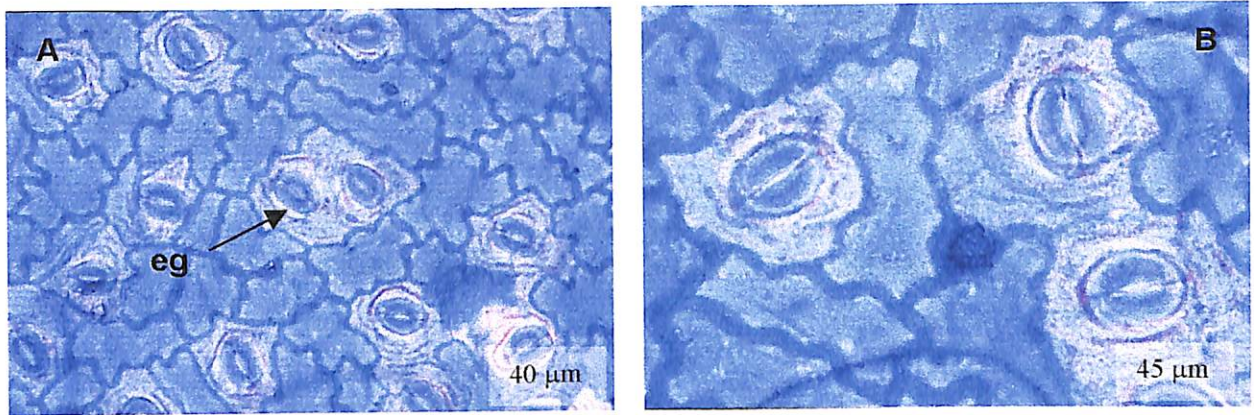


Figura 11 – A) epiderme abaxial com estômatos geminados (eg). B) detalhe da epiderme abaxial mostrando estômatos.

Os caracteres descritos acima foram comuns aos tratamentos VZC, TFC, VZPA e TFPA. Porém, nas folhas das plântulas submetidas à submersão total essa tendência não foi observada. Nesse tratamento (VZTA e TFTA) não foi possível distinguir a estrutura da parede celular envolvendo as células (Fig. 12 A/B).

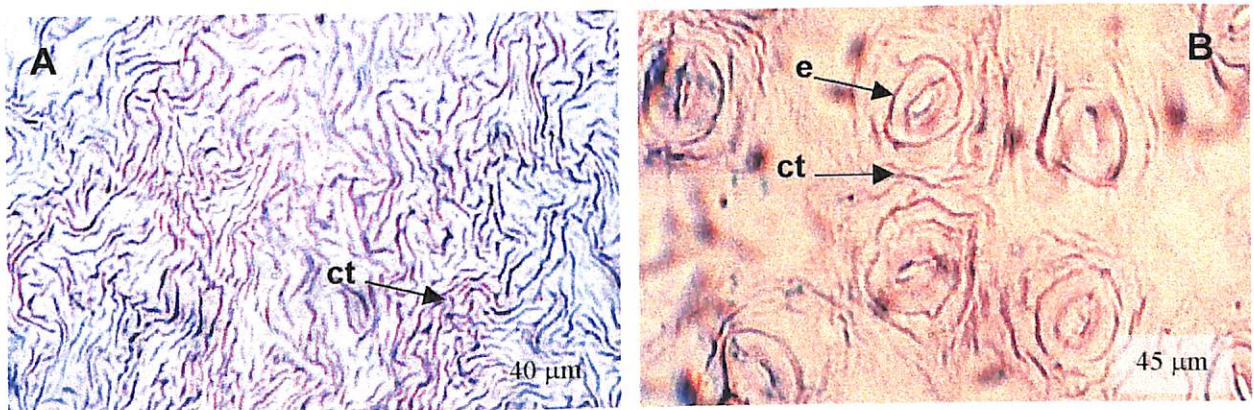


Figura 12- Vista frontal das epidermes adaxial (A) e abaxial (B) das folhas de plântulas de *H. succuba*, submetidas ao tratamento de alagamento total. ct) cutícula; e) estômato.

Em todos os tratamentos houve um aumento no número médio de estômatos após submeter as plântulas ao alagamento (Tab. 5), esse aumento foi significativo ( $p < 0,05$ ) em relação ao controle, mas não entre os níveis de alagamento (parcial e total). Os tratamentos VZPA e VZTA não apresentaram diferença estatística entre si, o mesmo ocorrendo entre os tratamentos TFPA e TFTA.

Tabela 5 – Número médio de estômatos nas folhas de plântulas de *H. succuba*, submetidas experimentalmente a diferentes níveis de alagamento.

Ambiente	Tratamentos		
	Controle	Alagamento parcial	Alagamento total
Várzea	49 A	75 a	71 a
Terra firme	36 B	52 b	55 b

*Médias seguidas de letras maiúsculas e minúsculas diferentes apresentaram nível de significância =  $p < 0,05$  (Tukey).*

### 5.7.2. Características das raízes

Assim como nas folhas, a organização estrutural das raízes não mostrou alterações claramente relacionáveis ao ambiente de origem das plântulas. De fora para dentro a constituição básica das raízes, foi a seguinte:

A primeira camada é a *epiderme*, seguida do *córtex*, *endoderme*, *periciclo*, *floema* e *xilema* (Fig. 13 A/B). Na epiderme, que possui paredes cutinizadas, a presença de pelos absorventes foi registrada apenas nos tratamentos controles das plântulas dos dois ambientes (Fig. 13 C), tendo essas estruturas desaparecido com o alagamento.

No interior das células do córtex e do floema foi constatada a presença de grânulos de amido (Fig. 13 D). Por meio de observações visuais de microscopia, verificou-se que a quantidade dessas reservas foi inversamente proporcional ao nível de alagamento.

Uma estrutura formada por uma camada diferenciada de células suberizadas, envolvendo todo o *parênquima cortical*, foi observada nos tratamentos parcial e totalmente alagado (Fig. 13 E/F/G/H).

### 5.7.3. Formação de aerênquimas

O desenvolvimento de aerênquimas no parênquima cortical variou de acordo com a origem das sementes e o nível de inundação. Nas raízes das plântulas submetidas aos tratamentos controle (VZC e TFC), a formação de aerênquimas não foi evidenciada (Fig. 13 A/B). Por outro lado, no tratamento VZPA, observou-se a presença de espaços pouco



desenvolvidos, formados a partir do afastamento das paredes das células do córtex, caracterizando aerênquimas esquizógenos (Fig. 13 E). No tratamento TFPA esses espaços foram bem maiores, sendo formados pela dissolução de células do parênquima cortical, caracterizando aerênquimas lisógenos (Fig. 13 F). Aerênquimas maiores foram observados nas plântulas do tratamento totalmente alagado dos dois ambientes. No tratamento VZTA essas estruturas foram formadas da mesma maneira que no VZPA, dando origem a aerênquimas esquizógenos (Fig. 13 G). Nas raízes de plântulas do tratamento TFTA as grandes lacunas que constituem os aerênquimas foram formados por meio de dissolução das células (Fig. 13 H), confirmando a tendência observada no tratamento TFPA.

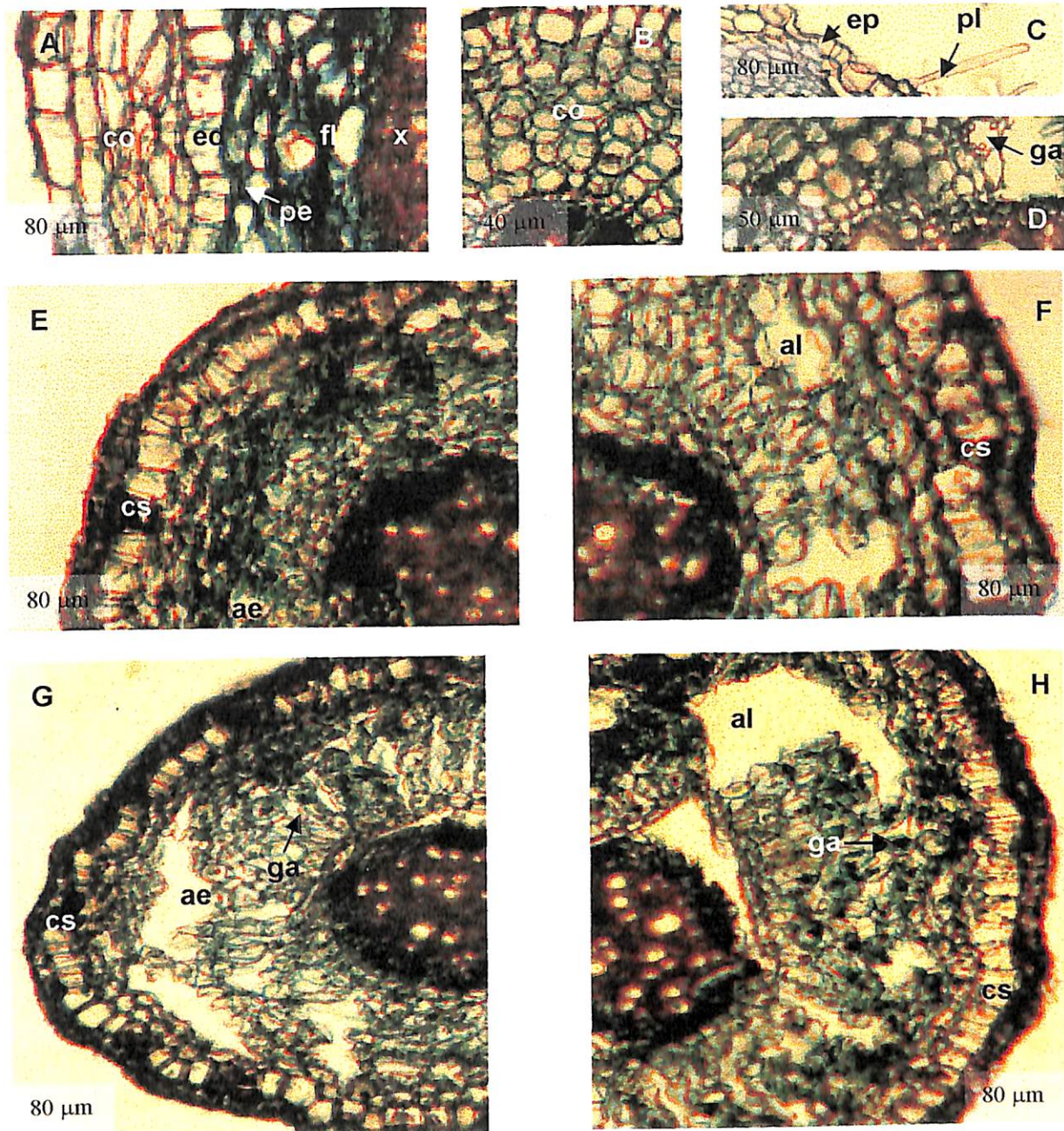


Figura 13 – Cortes anatômicos das raízes de plântulas de *H. sucuuba*, submetidas a diferentes regimes hidrológicos. A e B) raízes das plântulas dos tratamentos TFC e VZC, respectivamente; *co* = córtex; *ed* = endoderme; *pe* = periciclo; *fl* = floema; *x* = xilema. C) detalhe do pelo absorvente (*pl*) na epiderme de plântulas do controle; *ep* = epiderme; D) grãos de amido (*ga*) no interior das células do floema; E e F) raízes das plântulas dos tratamentos VZPA e TFPA, respectivamente; G e H) raízes das plântulas dos tratamentos VZTA e TFTA, respectivamente. *cs* = células suberizadas; *al* = aerênquima lisógeno; *ae* = aerênquima esquizógeno.

## 5.8. Morfologia

A presença de lenticelas hipertróficas e raízes adventícias foi observada nas plântulas dos dois ambientes (Fig. 14 A/B) a partir do 15º dia de indução ao alagamento parcial, sendo que as plântulas do tratamento VZPA mostraram uma tendência maior em formar raízes (Fig. 14 A). Outras características morfológicas como a clorose e epinastia das folhas não foram evidenciadas neste tratamento.

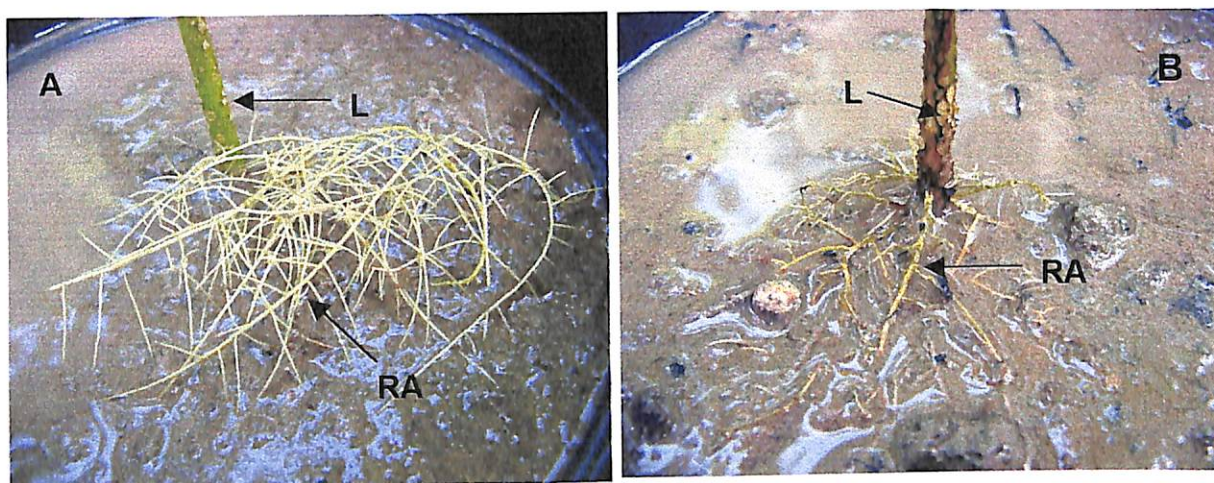


Figura 14 – Detalhes das raízes de plântulas de *H. succuba*, submetidas ao alagamento parcial. A) tratamento VZPA; B) tratamento TFPA. L = lenticelas e RA = raízes adventícias.

Após o 15º dia, as plântulas da várzea que foram totalmente submersas (VZTA) já apresentavam clorose das folhas, seguida da abscisão das mesmas. Esse fenômeno foi observado um pouco mais tarde nas plântulas da terra firme (TFTA), após o 30º dia, período no qual as plântulas da várzea já haviam perdido todas as folhas, permanecendo sem folhas até o término do experimento. Nesse tratamento não foi observada a presença de lenticelas ou raízes adventícias em nenhuma das plântulas, independente do ambiente de origem. Porém, nas plântulas do tratamento VZTA, um número maior de raízes foi formado após o início dos tratamentos (Fig. 15). Nas plântulas dos tratamentos controle, nenhuma alteração nos parâmetros avaliados foi observada.

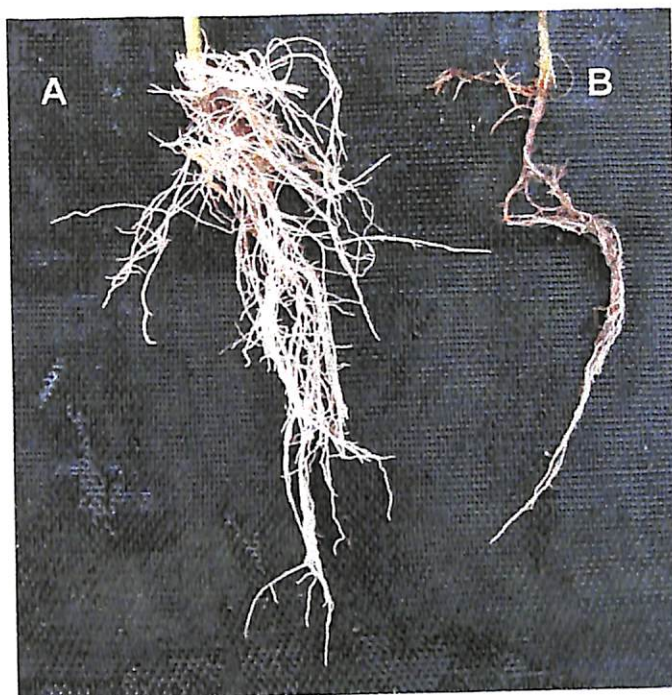


Figura 15 – Raízes de plântulas de *H. succuba* aos 90 dias de submissão ao tratamento de inundação total. A = várzea e B = terra firme.

## 6. DISCUSSÃO

---

### 6.1. Germinação e formação de plântulas de *H. sucuuba*

Nas florestas tropicais as sementes de muitas plantas lenhosas germinam logo após a dispersão. Contudo, em outras espécies arbóreas, a germinação pode ser retardada por fatores ligados ao suprimento de oxigênio no solo, temperatura, luz, ou ainda a disponibilidade de água e a hidratação das sementes, esta última dependente da presença ou não de envoltórios impermeabilizantes (Frankland *et al.*, 1987; Crawford, 1992; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996).

As sementes de *H. sucuuba* oriundas de ambientes de várzea e terra firme não germinaram quando deixadas com a casca que as reveste, porém, após a sua retirada, quase a totalidade germinou em um período máximo de quinze dias. Desta forma, parece plausível supor que as sementes da espécie apresentam uma dormência mecânica, imposta pelo tegumento. Este tipo de dormência pode ser encontrado em muitas sementes de árvores tropicais, como por exemplo, as do gênero *Podocarpus* e algumas espécies de *Parkia* (Kozlowski *et al.*, 1991).

As expansões do envoltório das sementes de *H. sucuuba* oriundas dos dois ambientes, indicam que a semente tem uma síndrome compatível com a dispersão anemocórica (Lorenzzi, 1998). Entretanto, a diferenciação entre essa síndrome e a hidrocórica é bastante difícil, uma vez que esta última, freqüentemente é baseada em caracteres anemocóricos. As duas apresentam em comum, a forte conexão com um fator abiótico que envolve alto grau de casualidade e perda, baseando-se nas relações entre o peso e a área superficial da semente (Pijl, 1972). Assim sendo, a mesma adaptação deve estar favorecendo a dispersão da espécie pelo vento, particularmente nas áreas de terra firme, e pela água ou pela combinação de vento e água, nos ambientes de várzea. Dado o sucesso no estabelecimento da espécie nos dois ambientes, os experimentos de germinação realizados e as observações de campo feitas durante este estudo, propõe-se a

expansão da classificação da planta de anemocórica, conforme postulado por Lorenzzi (1998), para anemocórica e hidrocórica.

Os mecanismos que determinam quando uma semente flutua ou afunda são muito importantes na sua dispersão e sobrevivência (Frankland *et al.*, 1987). De uma maneira geral, os mesmos envoltórios que facilitam a dispersão pelo vento ou pela água, constituem-se em barreiras mecânicas que impõe dormência de forma tal que, em geral, a germinação não ocorre enquanto a semente estiver flutuando (Frankland *et al.*, 1987). Assim, na natureza, as sementes dos dois ambientes estudados devem, em princípio, atingir a superfície do solo, onde a semente irá sofrer ação de fatores abióticos, temperatura e umidade, e fatores bióticos, como ação da fauna herbívora do ecossistema que em muitos casos, promovem a aceleração do processo germinativo (Kozłowski *et al.*, 1991; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996).

Em geral as sementes dispersas pela água ou que caem em solos tanto alagados como de terra firme, após a embebição, são submetidas a um período de anaerobiose natural devido a impermeabilidade da casca da semente para o oxigênio e também a alta atividade metabólica (Crawford, 1992; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996; Lobo & Joly, 1998). Por outro lado, sementes grandes, que apresentam anaerobiose natural têm uma germinação particularmente rápida, como foi verificado em sementes de *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* e *Cicer arietinum*, onde foi observado também o acúmulo de etanol nos primeiros estágios da germinação, níveis estes que declinaram somente após a ruptura da testa (Crawford, 1992). Outras espécies, com revestimentos impermeáveis podem permanecer por períodos de vários meses sob submersão, antes de germinar, sem perder a viabilidade (Scarano, 1998).

Em uma grande maioria de espécies o oxigênio é necessário para gerar a energia utilizada durante a germinação (Kozłowski, 1997; Lobo & Joly, 1998). Nas plantas de ambientes de terra firme a ausência da aeração pode acarretar em dormência e até a perda da vitalidade das sementes (Hook, 1984; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996). Entretanto, muitas plantas adaptadas as áreas alagáveis germinam em solos lodosos ou excessivamente saturados de água, podendo certas espécies, fazê-lo também ou mesmo melhor, quando cobertas por água e em condições de déficit de oxigênio, como verificado para *Typha latifolia* (Frankland *et al.*, 1987).

No caso de *H. succuba* uma vez removido o envoltório, cerca de 90% das sementes oriundas dos dois ambientes germinou formando plântulas em substrato neutro, onde as condições de oxigênio e temperatura foram, em principio, ideais. Sob tais condições, a espécie caracteriza-se como apresentando altas taxas de germinação, como também de crescimento de plântulas, contradizendo a afirmação de Lorenzzi (1998) para a espécie. Entretanto, quando as sementes de *H. succuba* foram colocadas para germinar na água, uma importante diferença pode ser verificada. As sementes oriundas de ambientes de várzea permaneceram com altas taxas de germinação, 98%, com 84% das sementes germinadas formando plântulas saudáveis que foram depois transplantadas, as da terra firme apresentaram um valor bastante inferior de apenas 64%. Após um período máximo de cinco dias ocorreu o apodrecimento da radícula, não chegando a originar plântulas.

De acordo com Crawford (1992), o número de espécies que consegue germinar emitindo radícula ou caulículo sob anoxia é muito limitado. Várias espécies do gênero *Oryza* e *Echinochloa*, gramíneas, podem germinar na total ausência de oxigênio, variando suas taxas de germinação. A tolerância de sementes e plântulas desses gêneros para a anaerobiose, é a capacidade que possuem de liberar uma grande parte do etanol produzido para o meio externo, e de metabolizá-lo intracelularmente, sendo capazes de tolerar grandes quantidades deste metabólito (Lobo & Joly, 1998).

No entanto, estudos mostram que a capacidade de germinar em condições anaeróbicas não está restrita às espécies aquáticas. A espécie *Chorisia speciosa*, árvore que habita a floresta tropical brasileira, possui sementes que emitem radícula sob total ausência de oxigênio. A anoxia, neste caso é condicionada pela mucilagem da semente (Crawford, 1992; Lobo & Joly, 1998). A germinação e subsequente crescimento de plântulas sob condições de hipoxia causada por alagamento foram observadas em sementes de *Inga affinis* e *Sesbania virgata* (Okamoto, 1993 apud Lobo & Joly, 1998; Lobo & Joly, 1998).

Parolin (2001b) estudou doze espécies de árvores nativas das áreas alagadas da Amazônia Central e constatou que nenhuma das plantas germinou durante a fase anóxica. Observações semelhantes foram realizadas por Lobo & Joly (1995, 1996) para a espécie *Talauma ovata*, típica das áreas estuarinas, que não germinaram quando imersas em solos

saturados de água. Entretanto os indivíduos jovens toleraram longos períodos de inundação.

Com base no exposto, é possível sugerir que as plântulas de *H. sucuuba* apresentam um elevado grau de tolerância ao alagamento. Esta tolerância, no entanto, apresenta variações entre os indivíduos da espécie, parecendo ser maior nos indivíduos das populações da várzea.

## **6.2. Respostas das plântulas de *H. sucuuba* ao alagamento: crescimento, biomassa, número de folhas e área foliar**

O crescimento individual das plantas ou de grupos de plantas pode ser quantificado por vários métodos, sendo o mais importante para medidas de florestas o incremento da produção de matéria seca das plantas (Kozłowski *et al.*, 1991; Crawford, 1992). O peso de material vivo de plantas contido acima e abaixo de uma unidade de área, em um dado ponto e tempo é definido como biomassa (Roberts *et al.*, 1993). Para estudos ecológicos, mais freqüentemente utiliza-se o peso seco, contudo, quando é de importância avaliar a mortalidade de uma dada categoria de material, a quantidade de matéria morta pode também ser incorporada aos cálculos.

Entre os fatores que levam à perda ou baixa incorporação de biomassa, destacam-se a baixa taxa fotossintética, deficiência de minerais no solo, perda de carboidratos para a respiração, perda de partes da planta por deterioração, além de limitações ambientais como temperatura e suprimento de água no solo (Kozłowski *et al.*, 1991; Long & Hällgren, 1993; Pezeshki, 2001). O suprimento de água também mantém forte relação com os valores de área foliar da planta e, conseqüentemente, com sua fotossíntese e crescimento (Kozłowski & Pallardy, 1984; Kozłowski *et al.*, 1991).

Quando submetidas à inundação crescente, as plântulas de *H. sucuuba* oriundas de sementes dos dois ambientes apresentaram uma diminuição nos valores de biomassa gradual. Para os tratamentos da várzea, em relação às plântulas do controle, as plântulas sob submersão parcial apresentaram 57% menos biomassa. Por sua vez, em relação a estas últimas, a submersão total foi responsável pela redução de 67% da biomassa, sendo



que, neste tratamento, as plântulas não apresentaram mais as folhas. Já para as plântulas da terra firme, a biomassa no tratamento parcialmente alagado foi 44% menor que a do controle, enquanto que, após 120 dias de acompanhamento, a biomassa de material vivo das plântulas totalmente inundadas foi zero, devido a mortalidade total das mesmas.

De acordo com alguns autores, as espécies de plantas que habitam as áreas inundáveis, normalmente apresentam baixo incremento de matéria seca, devido aos custos com a manutenção do metabolismo sob condições hipoxicas ou anoxicas (Kozłowski *et al.*, 1991; Crawford, 1992). Em *H. sucuuba*, a submersão total das plântulas provocou a perda total das folhas para as plantas dos dois ambientes. A prematura abscisão das folhas pode ser benéfica para as plantas sob alagamento, podendo evitar a perda de água, prolongando a sobrevivência (Kozłowski *et al.*, 1991). Isso de fato foi verificado e pode ser um importante argumento para explicar a perda das folhas nos tratamentos de inundação parcial, porém, não explica a importância ecofisiológica ou metabólica representada pela perda das folhas sob inundação total.

Por outro lado, a paralisação do crescimento tanto nas plântulas da terra firme, quanto nas plântulas da várzea quando em submersão total, embora em patamares diferentes (cerca de 10 cm nas plântulas do tratamento TFTA e de 16 cm nas plântulas do tratamento VZTA), foi verificada também para outras espécies, como ocorreu com plântulas de açaí (*Euterpe oleracea*) e ingá (*Inga vera*), que são tolerantes ao alagamento (Menezes Neto, 1994; Tribuzy, 1998). Isto corrobora as afirmações de Crawford (1992), referentes aos pesados custos impostos pelo metabolismo anaeróbico, que termina sendo suficiente quase que somente para assegurar a sobrevivência de plantas sob prolongados períodos de alagação. De fato, no experimento com plântulas de açaí acima citado (Menezes Neto, 1994), após a aeração pela retirada da água, o crescimento foi retomado.

As plântulas de *H. sucuuba* submetidas aos tratamentos de alagação parcial, independentemente do ambiente de origem (VZPA e TFPA), mantiveram as folhas até o término do experimento, contudo, apresentaram índices de área foliar inferiores aos dos tratamentos controle (VZC e TFC). Por outro lado, a comparação entre os tratamentos controles mostra que as plântulas da várzea apresentaram maior número de folhas, porém com mesma área foliar e menor peso de matéria seca que as plântulas da terra firme, indicando que estas plântulas estão investindo mais em produção de folhas, que no

incremento de outras categorias de material estrutural. Isto pode estar indicando uma pré adaptação da população da várzea que, aumentando o número de folhas pode, potencialmente, aumentar a atividade fotossintética, aumentando assim a assimilação de carboidratos necessários para compensar a relação energética desfavorável da fase anóxica (Harborne, 1988; Piedade, 1998). Essa hipótese parece plausível, como será discutido posteriormente, no tópico referente a anatomia.

Entre as plântulas parcialmente alagadas, ocorreu uma redução significativa do número de folhas no tratamento VZPA, enquanto que as do tratamento TFPA permaneceram com um número quase estável, quando relacionadas a seus controles (VZC e TFC). Nos dois tratamentos houve a redução significativa da área foliar e do peso de matéria seca. Porém quando a comparação foi feita entre as plântulas do mesmo tratamento (VZPA e TFPA), essa diferença não foi verificada. As plântulas tolerantes ao alagamento, geralmente apresentam uma redução da área foliar para evitar a perda de água (Kozlowski *et al.*, 1991). Entretanto, esse balanço é delicado uma vez que, a redução da superfície fotossintética, levará a um decréscimo na quantidade dos fotoassimilados disponíveis para o crescimento (Jackson & Drew, 1984; Kozlowski *et al.*, 1990; Kozlowski, 1997) e também para a manutenção do metabolismo anaeróbico (Crawford & Braendle, 1996).

O crescimento das plântulas dos tratamentos parcialmente alagados também não mostraram diferença em relação as plântulas do controle, para os dois ambientes estudados. Esses resultados estão em concordância com os encontrados por Tribuzy (1998) para plantas de ingá, onde a submersão apenas do sistema radicular não afetou o crescimento em altura da planta.

### **6.3. Mortalidade**

Comparado com a respiração aeróbica, o metabolismo anaeróbico significa um gasto de energia para a planta, em termos de reservas energéticas. Com isso, muitas plantas não resistem a períodos prolongados de alagamento, pois necessitam de uma grande reserva de carboidratos (Crawford, 1992; Kozlowski, 1997). Normalmente a fase

mais crítica das plantas nesses ambientes é de plântula (Junk, 1993), sendo que, neste caso a tolerância varia, entre outras coisas, com a idade e o tempo de exposição ao alagamento da planta (Kozlowski, 1997). Contudo, no caso das plântulas de *H. succuba* dos tratamentos controles, as taxas de sobrevivência foram de 100%, para as espécies dos dois ambientes.

Entretanto, quando o alagamento parcial foi imposto, diferenças entre os ambientes começaram a ser evidenciadas, sendo que as plântulas da várzea apresentaram os menores resultados de taxas de mortalidade, em relação as plântulas da terra firme. O alagamento reduziu em 30% o número de plântulas do tratamento TFPA enquanto que o tratamento VZPA, não apresentou perdas de indivíduos durante o período de 120 dias do experimento.

Essas diferenças de tolerância manifestada pela sobrevivência ou não das plântulas de *H. succuba* tornaram-se muito mais evidentes no tratamento de alagação total. Neste caso, as plântulas da várzea apresentaram os menores índices de taxas de mortalidade, em relação às da terra firme. As plântulas do tratamento TFTA não sobreviveram até o final do experimento, sendo a taxa de mortalidade nesse tratamento de 100%. Nessas plântulas, foi verificada que ocorria inicialmente a deterioração da raiz, com posterior morte da planta. Por outro lado, as plântulas do tratamento VZTA apresentaram uma taxa de mortalidade, ao final dos 120 dias de submersão total de apenas 30%, demonstrando uma adaptação diferenciada das duas populações de *H. succuba* ao alagamento total.

As injúrias e morte das plantas sob déficit de oxigênio estão relacionadas a produtos tóxicos, decorrentes do metabolismo anaeróbico, diminuição da energia metabólica e de substrato para a respiração. As plantas que toleram fases de hipoxia ou até mesmo de anoxia, são capazes de desenvolver adaptações morfo-anatômicas e/ou bioquímicas que minimizam os danos gerados nessa fase (Kozlowski, 1984, Crawford, 1992; Drew, 1997). Entretanto, As plântulas de *H. succuba* dos tratamentos controles apresentaram taxa de sobrevivência de 100%, entre as espécies dos dois ambientes.

Entre as adaptações morfo-anatômicas de plantas em ambientes com baixa disponibilidade de oxigênio são citadas, a formação de raízes adventícias, lenticelas, aerênquimas na raiz e no caule (Hook, 1984; Crawford, 1992; Drew, 1997; Medri *et al.*,

1998; Waldhoff *et al.*, 1998). Algumas plântulas conseguem alongar-se rapidamente nos primeiros dias de inundação, com finalidade de atingir a superfície aeróbica (Crawford, 1992; Kozlowski, 1997; Lobo & Joly, 1998). As adaptações bioquímicas mais comumente citadas estão relacionadas com o desvio da via metabólica para formar produtos menos tóxicos para a planta (Crawford & Braendle, 1996; Pimenta *et al.*, 1996; Kozlowski, 1997; Ellis *et al.*, 1999; Dennis *et al.*, 2000).

Nos tratamentos de inundação parcial e total, a espécie apresentou comportamento de uma planta tolerante ao alagamento. Entretanto, a sobrevivência das plântulas totalmente alagadas oriundas de sementes da várzea por um período longo de alagamento e a morte daquelas oriundas de ambientes de terra firme após os 90 dias, pode significar que a espécie esteja utilizando mecanismos diversificados de adaptação para se livrar das injúrias provocadas pela imposição ao excesso de água. No caso das plântulas totalmente alagadas, há evidências de que esse mecanismo seja bioquímico, uma vez que neste tratamento não foram observadas alterações na morfologia ou anatomia das plântulas, como aconteceu com as parcialmente alagadas de ambos os ambientes.

#### **6.4. Características bioquímicas**

Plantas de ambientes alagados possuem várias características que lhes permite sobreviver a longos períodos de saturação hídrica. Com o alagamento, os poros do solo ficam completamente preenchidos com água, impedindo as trocas gasosas com a atmosfera. Em poucas horas as raízes das plantas e os microorganismos consomem o oxigênio dissolvido na água, formando um ambiente hipóxico ou anóxico (Jackson & Drew, 1984; Lobo & Joly, 1998).

Alterações exibidas pelas plantas em decorrência do estresse hídrico são mediadas por mudanças nos processos fisiológicos (Kozlowski & Pallardy, 1984). A capacidade do sistema de raízes em realizar atividades essenciais para a sobrevivência do indivíduo, como absorção de água, nutrientes e produção de fitohormônios depende, essencialmente, de manter uma quantidade mínima de energia (Lobo & Joly, 1998).

Em condições de solos bem aerados, a planta obtém essa energia por meio da respiração aeróbica. Porém, na ausência de oxigênio ocorre o desvio da via metabólica para formar etanol e ao final desse processo regenerar o NAD<sup>+</sup> para dar continuidade à glicólise. Esse modelo é chamado de fermentação do carboidrato ou fermentação alcoólica, que permite à planta manter a produção de ATP na ausência do oxigênio (Dennis *et al.*, 2000). Para tanto é necessária a presença da enzima ADH, que promove a quebra do acetaldeído, primeiro produto da via de fermentação, em um produto menos tóxico, o etanol, que pode, eventualmente, ser eliminado para o meio (Crawford, 1992; Ellis *et al.*, 1999; Dennis *et al.*, 2000).

Ao contrário da terra firme, onde períodos de anoxia são raros, em geral causados por fortes chuvas que normalmente duram de algumas horas a poucos dias, as plântulas que habitam as várzeas da Amazônia Central precisam se adaptar a essa mudança da via metabólica periodicamente, de acordo com o ambiente, onde ocorre seis meses de seca e seis meses de alagamento ininterruptos (Junk, 1993; Parolin, 2000; Piedade, 2000).

A habilidade para modificar o metabolismo sob condições de inundação, divide as plantas em dois grandes grupos: espécies consideradas tolerantes e espécies não tolerantes à inundação. Essa capacidade varia dentro de um mesmo gênero de plantas como *Hevea* e *Inga* (Medri, 1979; Botelho, 1996; Tribuzy, 1998) ou mesmo dentro de uma espécie, definindo raças tolerantes ou não tolerantes à inundação, como e o caso de *Senecio vulgaris* (Harbone, 1988).

As plântulas de *H. succuba* que foram submetidas a um período experimental de alagamento durante 120 dias, apresentaram comportamentos bioquímicos distintos, relacionados ao nível de inundação. Nestas plântulas, grãos de amido foram observados em todos os tratamentos no interior de células da raiz, sendo evidenciada uma redução dessas estruturas com o aumento do nível de inundação. Esses resultados estão de acordo com os encontrados para plantas de ingá (*Inga vera*), *Brachiaria brizantha* e *Paspalum fasciculatum*, sob condições de alagamento (Tribuzy, 1998; Ramos, 1999). Isso pode sugerir um acúmulo de reservas durante a fase não alagada, que serão utilizadas como combustível durante períodos de anoxia, mantendo assim a respiração e, consseqüentemente, o estado energético da planta.

A presença da atividade da ADH nas raízes de plântulas dos dois ambientes na fase pré-inundação (tempo zero), caracteriza esta enzima como sendo constitutiva, resultado semelhante ao que foi observado por Menezes Neto *et al.* (1995) em sementes de açaí (*Euterpe oleraceae*). Nos primeiros quinze dias após a submersão, as plântulas, tanto da várzea quanto da terra firme, apresentaram o mesmo comportamento enzimático, com aumento elevado da atividade, em patamares diferentes, nos tratamentos parcial e totalmente alagado. Esse aumento pode ser considerado uma resposta plástica às mudanças no ambiente.

Quando induzidas a uma inundação parcial, com alagamento apenas do sistema radicular, as plântulas de *H. sucuuba* mantiveram as folhas, e desenvolveram características morfo-anatômicas relacionadas a adaptação em solos alagados. Após um período que variou de 60 dias entre as plântulas oriundas de ambientes da terra firme (TFPA) e 90 dias para as da várzea (VZPA), ocorreu uma redução na atividade da ADH. Esses resultados diferem em parte, do encontrado por Tribuzy (1998) em raízes de plantas de ingá, onde a atividade de ADH manteve-se alta sob submersão parcial, no entanto, nesse estudo, o período ao qual as plantas foram submetidas à sofreram inundação foi de apenas 49 dias.

O alagamento total ocasionou a perda de folhas nas plântulas dos dois ambientes e a ausência de adaptações morfológicas para o excesso de água, tendo sido observada apenas alterações de ordem anatômica. Sob alagamento total as plântulas oriundas de ambientes de várzea (VZTA) mostraram valores na atividade enzimática superiores a todos os outros tratamentos. O que está de acordo com os resultados apresentados por Tribuzy (1998) para as plantas de ingá tolerante à inundação.

Ao contrário das plântulas oriundas da várzea, as plântulas da terra firme totalmente submersas (TFTA) não toleraram o prolongado período de inundação contínua. A atividade da enzima quinze dias após o início do experimento teve um decréscimo acentuado, o que pode estar relacionado com o estado em que as raízes se encontravam, pois nesse tratamento observou-se o apodrecimento gradual das mesmas, seguida da morte das plântulas.

Ao final do período experimental, foi possível verificar que a atividade da ADH teve seus valores aumentados com a inundação. Quando comparadas com outras espécies

tolerantes, a atividade da ADH nas raízes de *H. succubus* foi mais elevada (Menezes Neto, 1994), indicando o desvio do metabolismo anaeróbico para a formação de etanol, como o principal mecanismo da planta para manter a carga energética.

Entretanto, o acúmulo de etanol nas plantas é tóxico, podendo ser letal para as espécies não tolerantes (Crawford, 1992; Kozłowski, 1997; Lobo & Joly, 1998). Com base nessa afirmação, é possível sugerir que entre as plântulas do tratamento TFTA, o acúmulo de etanol levou à solubilização de lipídios e alteração na permeabilidade da membrana das raízes, ocasionando seu apodrecimento. Isso levou à morte da raiz e conseqüentemente da planta por completo.

As plântulas que conseguem tolerar períodos longos de hipoxia e/ou anoxia necessitam desenvolver mecanismos que eliminem para o meio, os produtos tóxicos formados na respiração anaeróbica (Kozłowski & Pallardy, 1984; Crawford, 1992; Pimenta *et al.*, 1994; Ellis *et al.*, 1999). Em plantas como o arroz, o fluxo de água formado nos campos alagados pode ser suficiente para remover o etanol. Contudo, nas raízes grossas de muitas plantas lenhosas, alguma adaptação para o problema representado pelo envenenamento por etanol deve estar presente (Harborne, 1988).

Uma das hipóteses levantadas para explicar a tolerância de algumas plantas a inundação é a “hipótese bioquímica” postulada por Crawford (1978), baseada parcialmente nas respostas de animais à condições anóxicas. Essa hipótese sugere que sob condições de depleção de oxigênio, a via glicolítica é desviada, de tal forma que, os compostos intermediários da quebra de carboidratos, ao contrário de terminarem em compostos tóxicos, terminam em outros produtos como malato, lactato ou alanina, que podem ser acumulados sem conseqüências danosas para a planta. A produção de etanol nesse caso é pequena, ocorrendo em níveis não tóxicos para a planta (Crawford, 1992; Lobo & Joly, 1998; Piedade, 1998). Em animais isso foi verificado para moluscos bivalves, tartarugas marinhas, Cephalopodos e insetos (Harbone, 1988), e corroborado para peixes da bacia amazônica (Val & Almeida-Val, 1999). Contudo, logo após sua postulação, a exceção de evidências circunstanciais obtidas com plantas herbáceas, como a formação de malato nas raízes de *Juncus effusus* e de glicerol em *Alnus incana* (Harbone, 1988), a hipótese de Crawford não pôde ser provada bioquimicamente, em estudos com espécies de plantas tolerantes sob condições de anoxia, a evidência da

diversificação metabólica falhou, pois as plantas demonstraram aumento nos níveis da ADH e, conseqüentemente alta produção de etanol. Isto levou a formulação de outras hipóteses como da “acidólise citoplasmática” e “injúrias pós-anoxia” (Kozlowski, 1984; Harbone, 1988; Lobo & Joly, 1998).

Entretanto, estudos mais recentes rediscutem com maiores evidências a hipótese de Carwford . Menezes Neto (1994) encontrou em raízes e caulículo de açaí, sob alagamento, a produção de altos níveis de lactato e baixa produção de etanol, o que reforça a teoria da diversificação do metabolismo anaeróbico para formar produtos menos tóxico, sugerindo que as plantas possuem mecanismos distintos de tolerância à inundação e que este varia com a espécie ou até mesmo com o tecido, podendo mais de um mecanismo atuar concomitantemente (Harborne, 1988; Lobo & Joly, 1998).

Neste caso, é provável que a espécie *H. sucuuba* esteja utilizando mais de um desses mecanismos diferenciados, desviando a via metabólica, em alguns casos, para formar produtos que sejam inócuos à plântula. Essa diversificação do metabolismo não ocorre como um padrão entre os indivíduos oriundos dos dois ambientes e entre os níveis de inundação, sugerindo ser mais eficiente para tolerância à inundação, o conjunto de mecanismos fixados nas populações da várzea.

## 6.5. Características anatômicas das plântulas

O alagamento provoca uma série de processos físico-químicos e biológicos que influenciam profundamente a qualidade do solo para o desenvolvimento da plantas (Lobo & Joly, 1998). Devido a difusão do oxigênio ocorrer muito mais lentamente em relação ao ar, ocorre um decréscimo nas trocas gasosas entre o solo e a atmosfera (Jackson & Drew, 1984; Pezeshki, 2001).

Alterações na anatomia são comumente citadas para plantas que habitam as áreas alagáveis (Medri *et al.*, 1998; Menezes Neto, 1994; Botelho, 1996; Waldhoff *et al.* 1998; Ramos, 1999).

Evidências consideráveis demonstram que as plantas toleram prolongados períodos de alagamento do solo, transportando oxigênio da atmosfera para espaços



internos da planta, esses espaços são formados por alterações na anatomia da planta, e quanto menos tortuoso maior a facilidade de difusão do gás (Hook, 1984).

Plântulas de *H. succuba*, quando impostas aos tratamentos de inundação não apresentaram diferenças quanto a organização básica dos tecidos de folha e raiz, nas plântulas oriundas, tanto da várzea quanto da terra firme. No entanto o alagamento induziu o aumento significativo no número de estômatos nas plântulas dos dois ambientes, em todos os tratamentos de inundação. Esse aumento foi inversamente proporcional a área foliar. Aumentos na quantidade dessas estruturas foram observadas por Botelho (1996), sugerindo estar relacionado a eficiência da fotossíntese. Entretanto essa afirmação é válida apenas para as plantas sob submersão parcial (VZPA e TFPA), onde as folhas permaneceram em contato com a atmosfera e possibilitaram as trocas gasosas. Para as plântulas do tratamento totalmente alagado (VZTA e TFTA), esse tipo de adaptação não faz sentido. Dessa forma é possível que o aumento no número de estômatos seja também considerada uma resposta rápida ao alagamento, uma vez que no tratamento totalmente alagado as plântulas apresentaram abscisão prematura das folhas.

O aumento no número de estômatos geminados nas plantas sob alagamento pode ser um indicativo de teratogenia induzida pelo estresse. A presença da cutícula sob as epidermes é considerada uma estrutura comumente encontrada plantas amazônicas (Medri, 1979) e pode estar relacionada com a prevenção contra perda de água.

Com o alagamento, foi verificado o desenvolvimento de grandes espaços na raiz, denominados de aerênquimas, cuja origem necessita de estudos mais aprofundados utilizando técnicas recentes, uma vez que há indicativo de que sejam formados diferentemente nas espécies dos dois ambientes.

## **6.6. Alterações na morfologia como resposta ao alagamento**

Muitas espécies de plantas apresentam alterações morfológicas que são adaptações à anaerobiose do solo, ou do meio circundante. Essas adaptações em geral se manifestam com maior magnitude em plantas de ambientes inundáveis. Dependendo da

espécie, altura da coluna de água e duração do alagamento, essas estruturas podem ser mais evidenciadas (Drew, 1987; Kozłowski, 1997; Waldhoff *et al.*, 1998).

Muitas plantas tolerantes ao alagamento conseguem uma interação das adaptações morfológicas e anatômicas que permitem o transporte e armazenamento do oxigênio da parte aérea para as partes submersas da planta, mantendo assim os processos fisiológicos normais (Crawford, 1992; Pimenta *et al.*, 1996).

Alterações na morfologia de *H. sucuuba* relacionadas à submersão foram observadas apenas nos tratamentos de inundação parcial e total das plântulas oriundas tanto do ambiente de várzea quanto do ambiente de terra firme. A presença de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias foi verificada apenas quando as plântulas sofreram inundação parcial (VZPA e TFFPA). Botelho (1996) encontrou resultados semelhantes em plantas jovens de ingá (*Inga vera*), onde a inundação apenas do sistema radicular estimulou a formação de raízes logo acima do colo. Plântulas da espécie pioneira de várzea *Cecropia latiloba*, formaram, quando alagadas parcialmente, raízes adventícias que apresentaram lignificação progressiva e estruturas semelhantes a pneumatóforos (Waldhoff *et al.*, 1998).

A clorose e a abscisão prematura das folhas ocorreram nas plântulas do tratamento totalmente alagado (VZTA e TFTA), um fato que pode estar relacionado com a sobrevivência da espécie sob tais condições, uma vez que esse efeito reduz a superfície de perda de água da planta. A ausência de lenticelas e raízes adventícias nesses tratamentos, provavelmente deve-se ao fato destas serem consideradas não funcionais, quando a plântula está totalmente submersa, uma vez que a sua função é facilitar trocas gasosas da planta com o meio (Hook, 1984; Kozłowski, 1997).

## 7. CONCLUSÕES

---

- 1) As sementes de *H. succuba* apresentam síndromes de dispersão compatíveis com mecanismos anemocóricos e hidrocóricos; sua germinação é epígea, criptocotiledonar; as sementes depois de destituídas dos envoltórios podem germinar no solo e, aquelas das populações de áreas alagáveis, também na água;
- 2) Várias adaptações morfo-anatômicas compatíveis com respostas ao alagamento foram encontradas, particularmente nos tratamentos de alagação parcial (VZPA e TFPA);
- 3) Maior magnitude de adaptações foi encontrada nas plântulas de sementes da várzea sob alagação parcial (VZPA). Dentre as adaptações foram encontradas: clorose, lenticelas, raízes adventícias e aerênquimas;
- 4) As plântulas dos tratamentos de inundação total dos dois ambientes (VZTA e TFTA), sofreram abscisão foliar;
- 5) Sob inundação total, as plântulas oriundas da terra firme morreram já aos 90 dias, enquanto que cerca de 70% das plântulas oriundas de sementes da várzea sobreviveu até o final do experimento de 120 dias;
- 6) Com base na análise integrada dos caracteres de germinação, crescimento, morfo-anatômicos e de atividade enzimática, as plântulas da várzea encontram-se melhor adaptadas ao ambiente inundável, possivelmente via múltiplos mecanismos geneticamente induzidos;
- 7) Futuros estudos integrados, abordando esses aspectos, são fundamentais para confirmar as tendências encontradas.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Albuquerque, J.M. 1989. *Plantas medicinais de uso popular*. ABEAS/MEC, Brasília. 96p.
- Alencar, J.C.; Almeida, R.A.; Fernandes, N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais de floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 9(1): 163-198.
- Angeles, G.; Evert, R.F.; Kozlowski, T.T. 1986. Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Can. Jour. For. Res.*, 16: 585-590.
- Araújo, V.C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas. *Bol. Pesq. Florestais* 4, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 26p.
- Arima, E.; Uhl, C. 1996. *Pecuária na Amazônia Oriental: desempenho atual e perspectivas futuras*. Série Amazônia, 1. IMAZON, Belém. 44p.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Advance Botany Research*, 7: 225-332.
- Ayres, J.M. 1993. *As matas de várzea do Mamirauá. Médio rio Solimões*. MCT / CNPq / PTU e Sociedade Civil Mamirauá, Rio de Janeiro. 123p.
- Botelho, M.N. 1996. *Estudo de características adaptativas à submersão de plantas jovens de Ingá (Inga vera Willd.), Virola (Virola surinamensis (Roland. Ex Rottb.) Warb.) e Seringueira (Hevea brasiliensis Muell. Arg.)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais. 52p.
- Braga, P.I.S. 1979. Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. *Acta Amazonica*, Supl. 9: 53-80.
- Campbell, D.G.; Daly, D.C.; Prance, G.T.; Maciel, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia*, 38(4): 369-393.
- Carvalho, A.A.B.; Silva, S.C.; Sbrissia, A.F.; Pinto, L.F.M.; Carnevalli, R.A.; Fagundes, J.L.; Pedreira, C.G.S. 2000. Demografia do perfilhamento e taxas de acúmulo de matéria seca em capim 'tifon 85' sob pastejo. *Scientia Agricola*, 4(57): 591-600.
- Crawford, R.M.M. 1978. Metabolic adaptations to anoxia. In: Hook, D.D.; Crawford, R.M.M. (Eds.). *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor Science, Londres. p. 119-136.
- Crawford, R.M.M. 1992. Oxygen availability as an 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.; Braendle, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany*, 47(295): 145-159.
- Dennis, E.S.; Dolferus, R.; Ellis, M.; Rahman, M.; Wu, Y.; Hoeren, F.U.; Grover, A.; Ismond, K.P.; Good, A.G.; Peacock, W.J. 2000. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. *Journal of Experimental Botany*, 51 (342): 89-97.

- Drew, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology. Plant Mol. Biol.*, 48: 233-250.
- Drew, M.C.; Lynch, L.M. 1980. Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Annual Reviews of Plant Phytopathology*, 18: 37-66.
- Drew, M.C.; Jackson, M.B.; Giffard, S. 1979. Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta*, 147: 83-88.
- Drew, M.C.; Cobb, B.G.; Johnson, J.R. 1994. Metabolic acclimation of root tips to oxygen deficiency. *Annals of Botany*, 74: 281-286.
- Drew, M.C.; He, C.; Morgan, P. W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends in Plant Science* 3(5): 123-127.
- Ellis, M.H.; Dennis, E.S.; James, W. 1999. Arabidopsis root and shoots have different mechanisms for hypoxic stress tolerance. *Plant Physiol.*, 119(1): 57-64.
- Esau, K. 1974. *Anatomia das plantas com sementes*. Edgard Blucher. São Paulo. 393p.
- Esau, K. 1985. *Anatomia Vegetal*. 3<sup>a</sup> Ed. Omega. Barcelona. 779p.
- Fahn, A. 1985. *Anatomia Vegetal*. Pirámide. Madrid. 559p.
- Fenner, M. 1987. Seedlings. *New Phytologist*, 106: 35-47.
- Fox, C.T., Kennedy, R.A. Rumpho, M.E. 1994. Energetics of plant growth under anoxia: metabolic adaptations of *Oriza sativa* and *Echinochloa phyllopogon*. *Annals of Botany*, 74: 445-455.
- Frankland, B.; Bartley, M.R.; Spence, D.H.N. 1987. Germination under the water. In: Crawford, R.M.M. (Ed.). *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Special publication series of the British Ecological Society, Number 5. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. p 167-178.
- Fuchs, M.A.; Krannitz, P. G.; Harestad, A.S. 2000. Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 137: 209-219.
- Fürch, K. 1984. Water chemistry of the Amazon basin: the distribution of chemical elements among freshwaters. In: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. p. 167-199.
- Gill, C.J. 1970. The flooding tolerance of woody species a review. *Forestry Abstracts*, 31: 671-688.
- Gunawardena, A.H.L.A.N.; Pearce, D.M.; Jackson, M.B.; Hawes, C.R.; Evans, D.E. 2001. Characterization of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 2(212): 205-214.
- Haffer, J & Prance, GT. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* XVI(3/4): 579-607.
- Harborne, J.B. 1988. *Introduction to ecological biochemistry*. 3<sup>rd</sup> Ed. London, Academic Press. 356p.

- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. New York, Academic Press. 892p.
- Heywood, V.H. 1993. *Flowering plants of the world*. 2<sup>nd</sup> Ed., London, B T Bratford Ltda. 224p.
- Holm, D.J.; Peck, H. 1998. *Analytical biochemistry*. 3<sup>th</sup> Ed. British Library, London. 488p.
- Hook, D.D. 1984. Adaptations to flooding with fresh water. *In: Kozlowski, T.T. (Ed.). Flooding and plant growth*. Academic Press, New York. p. 265-294.
- Hook, D.D.; Crawford, R.M.M. 1978. *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor, Michigan. p. 299-331.
- Irion, G. 1976. Quaternary sediments of the upper Amazon lowlands of Brazil. *Biogeographica*, 7: 163-167.
- Irion, G.; Adis, J.; Junk, W.J.; Wunderlich, F. 1983. Sedimentological studies of the "Ilha da Marchantaria" in the Solimões Amazon river near Manaus. *Amazoniana*, 8: 1-18.
- Ito, O.; Ella, E.; Kawano, N. 1999. Physiological basis of submergence tolerance in rainfed lowland rice ecosystem. *Field Crops Research*, 64: 75-90.
- Jackson, M.B.; Drew, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of plant herbaceous. *In: Kozlowski, T.T. (Ed.). Flooding and plant growth*. Academic Press, New York. p. 47-128.
- Jackson, M.B.; Fenning, T.M.; Jenkins, W. 1985. Aerenchyma (gas-space) formation in adventitious roots of rice (*Oriza sativa* L.) is not controlled by ethylene or small partial pressures of oxygen. *Journal of Experimental of Botany*, 36: 1566-1572.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. Tata-MacGraw-Hill, Bombay. 523p.
- Joly, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proc. R. Soc. Edin.*, 102B: 343-354.
- Jordan, C. 1985. Soils of the Amazon rainforest. *In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. (Eds.). Amazonia-Key Environments*. Pergamon Press Ltd., Oxford, England. 442p.
- Junk, W.J. 1980. Áreas inundáveis – Um desafio para a Limnologia. *Acta Amazonica*, 10(4): 775-795.
- Junk, W.J. 1984. Ecology of várzea, floodplain of Amazonian with water rivers. *In: Sioli, H. (Ed.). The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Dr. Junk Publ., Dordrecht. p. 215-43.
- Junk, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian Floodplains. *In: Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C.; Baslev, H. (Eds.). Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London. p. 47-64.
- Junk, W.J. 1993. Wetlands of tropical South-America. *In: Whigham, D.; Hejny, S.; Dykijová, D. (Eds.). Wetlands of the world*. Kluve, Dordrecht. p. 679-739.
- Junk, W.J.; Fürch, K. 1980. Química da água e macrófitas aquáticas de rios e igarapés na Bacia Amazônica e áreas adjacentes. *Acta Amazonica*, 10(3): 611-633.
- Junk, W.J.; Barley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood-pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci.*, 106: 110-127.

- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: Junk WJ (Ed.). *The Central Amazon floodplain. Ecological Studies*, Springer, Berlin, p. 147-185.
- Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Hort. Sci.*, 16: 30-34.
- Kennedy, R.A.; Rumpho, M.E.; Fox, T.C. 1992. Anaerobic metabolism in plants. *Plant Physiol.*, 100: 1-6.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. New York, Chapman & Hall, p. 559-596.
- Klinge, H.; Ohly, H. 1964. Chemical properties of rivers in the Amazonian area in relation to soil conditions. *Verh. Intern. Verein, Limnol.*, 15: 1067-1076.
- Klinge, H.; Adis, J.; Worbes, M. 1995. The vegetation of a seasonal várzea forest in the lower Solimões river, Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica*, 25(3/4): 201-220.
- Kozłowski, T.T. 1982. Water supply and tree growth. II. Flooding. *For. Abstr.*, 43: 145-161.
- Kozłowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In: Kozłowski, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. Academic Press, London. p. 129-163.
- Kozłowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Mon. 1*, em <http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/Kozlowsk.pdf> [Mar.2000].
- Kozłowski, T.T.; Pallardy, S.G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: Kozłowski, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. Academic Press, London. p. 165-193.
- Kozłowski, T.T.; Pallardy, S.G. 1997. *Growth control in woody plants*. Academic Press, San Diego.
- Kozłowski, T.T.; Kramer, P.J.; Pallardy, S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, San Diego. 657p.
- Lima, R.R.; Tourinho, M.M. 1996. *Várzeas do Rio Pará, principais características e possibilidades agropecuárias*. FCAP. Serviço de Documentação e Informação, Belém. 124p.
- Lobo, P. C.; Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundaç o de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma esp cie t pica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Bot nica*, 18: 177-183.
- Lobo, P. C.; Joly, C.A. 1996. Ecofisiologia da germina o de sementes de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma esp cie t pica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Bot nica*, 19: 35-40.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. 1998. Tolerance to hypoxia and anoxia in Neotropical tree species. *Oecologia Brasiliensis*, 4: 137-156.
- Long, S.P.; H llgren, J-E. 1993. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bohl r-Nordenkampf, H.R.; Leegood.

- R.C.; Long, S.P. (Eds.). *Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual*. London, Chapman & Hall, UK. p. 129-167.
- Lomb, C.; Dixon, R.A. 1987. The oxidative burst in plant disease resistance. *Plant Physiol.*, 48: 251-275.
- Lorenzi, H. 1998. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. 2ª Ed. Plantarum, Nova Odessa, SP. 290p.
- Medri, M.E. 1979. *Alguns aspectos da anatomia ecológica de Hevea brasiliensis Müell. Arg.* Dissertação de Mestrado, INPA, Manaus, AM. 108p.
- Medri, M.E.; Correa, M.A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia principis* e *Spathodea campanulata* crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. *Semina*, 6: 147-154.
- Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Delgado, M.F.; Correa, G.T. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de etrel. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3): 1-13 [on-line].
- Menezes Neto, M.A. 1994. *Influência da disponibilidade de oxigênio sobre a germinação, crescimento, e atividade das enzimas álcool desidrogenase e lactato desidrogenase em Açai (Euterpe oleracea Mart.)*. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura de Lavras, Minas Gerais, Brasil. 50p.
- Menezes Neto, M.A.; Alves, J.D.; Oliveira, L.E.M. 1995. Anaerobic metabolism of *Euterpe oleracea*. I- Alcohol dehydrogenase, lactate dehydrogenase and seed embryo development. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.*, 7(1): 41-45.
- Metcalf, C.R.; Chalk, L. 1950. *Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford: Clarendon Press. V.2. 724p.
- Parolin, P. 2000. Phenology and CO<sub>2</sub>-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *J. Trop. Ecol.*, 16(3): 465-473.
- Parolin, P. 2001a. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128: 326-335.
- Parolin, P. 2001b. Seed germination and early establishment of 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 70: 89-103.
- Perata, P.; Alpi, A. 1991. Ethanol-induced injuries to carrot cells. The role of acetadehyde. *Plant Physiol.*, 95: 748-752.
- Pezeshki, S.R. 1994. Plant response to flooding. In: Wilkison, E.R.; Dekker, M. (Ed.). *Plant Environment Interactions*. Academic Press, New York. p. 289-321.
- Pezeshki, S. R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Envir. Exp. Bot.*, 46: 299-312. [on-line in: [www.elsevier.com/locate/enverxpbot](http://www.elsevier.com/locate/enverxpbot)].
- Piedade, M.T.F. 1988. Biomassa, produtividade e atividade fotossintética de *Echinochloa polystachia* (H.B.K) Hitchcock (Gramineae=Poaceae), capim semi-aquático da várzea Amazônica. Tese de Doutorado, INPA/FUA, Manaus, AM, Brasil. 154p.
- Piedade, L.R. 1998. *Termite interactions with five arboreal plant species on a floodplain of central Amazonia, Brazil*. PhD Thesis, Strathclyde University, Glasgow, UK. 170 p.



- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. 2000. Natural herbaceous plant communities in the Amazon floodplains and their use. *In: Junk, W.J., Ohly, J.; Piedade, M.T.F.; Soares, M.G.M (Eds.). The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management.* - Backhuys Publishers b.v. p. 269-290.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.W.; Parolin, P. 2000. The flood pulse and photosynthetic response of trees in a white water floodplain (várzea) of Central Amazon, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* V. 27.
- Piedade, M.T.F.; Worbes, M.; Junk, W.J. 2001. Geo-ecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. *In: McClain, M. E., Victoria, R. L., Richey, J. E. (Ed.) The Biogeochemistry of the Amazon Basin.* Oxford University Press. p. 209-234.
- Pijl, L. van der. 1972. *Principles of dispersal in higher plants.* 2<sup>nd</sup> Ed. Berlin, Springer-Verlag. 161p.
- Pimenta, J. A.; Orsi, M.M.; Medri, M.E. 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Colleus blumei* Benth. Submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. *Revista Brasileira de Biologia*, 53: 427-433.
- Pimenta, J.A.; Medri, M.E.; Bianchini, E. Muller, C. Okamoto, J.M.; Francisconi, L.M.J.; Correa, G.T. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Revista Brasileira de Botânica*, 19: 215-220.
- Pires, J.M. 1973. Tipos de vegetação da Amazônia. *Publ. Avul. Mus. Paraense E. Goeldi*, 20:179-202.
- Pires, J.M.; Prance, G.T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. *In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. (Eds.). Amazonia-Key Environments.* Pergamon Press, Oxford. p. 109-145.
- Plumel, M.M. 1991. Le genre *Himatanthus* (Apocynaceae). Révision taxonomique. *Bradea*, 5: 118.
- Prance, G.T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciência*, 3: 207-230.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest subject to inundation. *Brittonia*, 31:26-38.
- Ramos, T.J.N. 1999. *Adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas de Brachiaria brizantha (Hochst. ex. A. Rich.) Stapf. e de Paspalum fasciculatum (Willd. ex Fluegg.) ao alagamento.* Dissertação de Mestrado, Fac. Ciências Agrárias do Pará, Belém, PA. 169p.
- Reich, P.B.; Bordechert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journ. of Ecology*, 72: 61-74.
- Reid, D.M.; Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. *In: Kozlowski, T.T. (Ed.). Flooding and plant growth.* Academic Press, London. p. 195-219.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P. ; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C., Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke – Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.* INPA, Manaus. 578p.

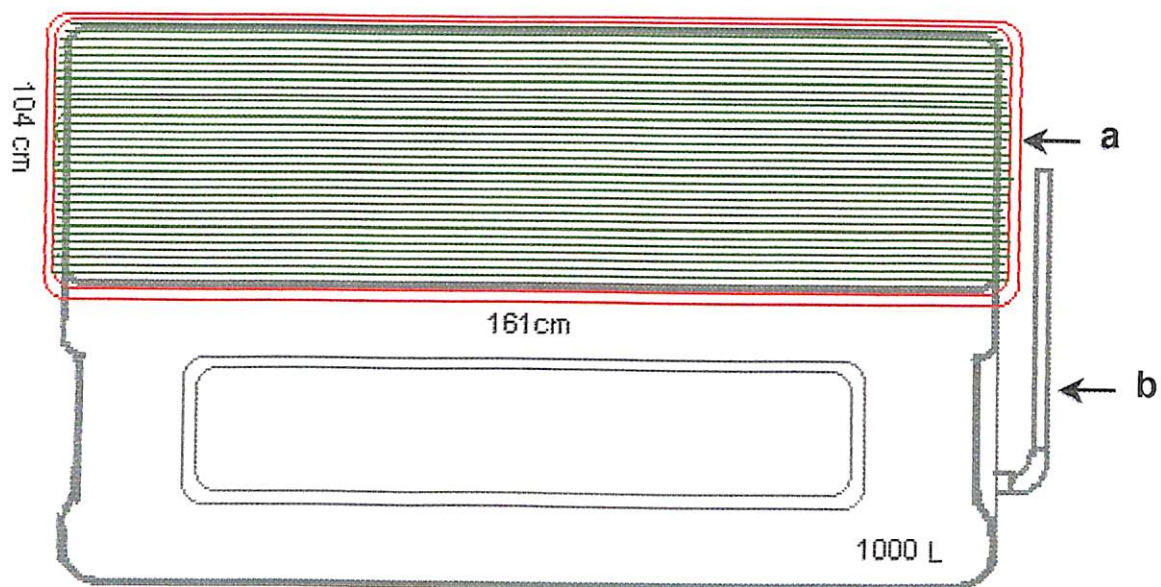
- Richards, P.W. 1952. *The tropical rainforest, 1957 Reprint edition*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rivoal, J.; Hanson, A.D. 1994. Metabolic control of anaerobic glycolysis. *Plant Physiology*, 106:1179-1185.
- Roberts, M.J.; Long, S.P., Tieszen, L.L.; Beadle, C.L. 1993. Measurement of plant biomass and net primary production of herbaceous vegetation. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bohlár-Nordenkamp, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds.). *Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual*. London, Chapman & Hall, UK. p. 1-21.
- Russel, D.A.; Wong, D.M.L.; Sachs, M.M. 1990. The anaerobic response of soybean. *Plant Physiol.* 92: 401-407.
- Salati, E.; Nobre, C.A.; Santos, A. A. 2001. Amazonian deforestation: Regional and global issues. *Amazoniana*, XVI(3/4): 463-481.
- Santos, D.M & Crisi, B.M. 1981. Efeito do desmatamento na atividade dos microorganismos de solo de terra firme na Amazonia. *Acta Amazonica*, 11(1): 97-102.
- Scarano, F.R. 1998. A comparison of dispersal, germination and establishment of woody plants subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood-prone forests and estuarine vegetation. *Oecologia Brasiliensis*, 4: 177-194.
- Sioli, H. 1950. Das wasser im Amazonasgebiet. *Forsch. Fortschr*, 26:274-280.
- Sioli, H. 1951. Sobre a sedimentação na várzea do Baixo Amazonas – *Bol. Téc. Inst. Agron. Norte*, 24: 112-128.
- Sioli, H. 1985. *Amazônia – Fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. Vozes. Petropolis, RJ. 72p.
- Sioli, H.; Klinge, H. 1962. Solos, tipos de vegetação e águas na Amazônia. *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi*, 1: 27-41.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2<sup>nd</sup> Ed. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 792p.
- Tribuzy, E. S. 1998. *Metabolismo do carbono e do nitrogênio em plantas de Ingá (Inga vera Willd.) submetidas a diferentes alturas e tempos de submersão*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais. 64p.
- Tsukahara, H.; Koslowski, T.T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil*, 88:123-132.
- Val, A. L.; Almeida Val, V.L.; 1999. *Biology of tropical fishes*. INPA, Manaus, AM, Brazil. 460p.
- Van Den Berg, M.A. 1984. Ver-O-Peso: the ethnobotany of and Amazonian market. In: France, G.T.; Kallunki, J.A. (Eds.). *Advances in Economic Botany. Ethnobotany in the Neotropics*. New York Botanical Garden, Bronx, New York. p. 140-149.
- Villegas, L.F.; Fernández, I.D.; Maldonado, H.; Torres, R.; Zavaleta, A.; Vaisberg, A.J.; Hammond, G.B. 1997. Evaluation of the wound-healing activity of selected traditional medicinal plants from Perú. *Journal of Ethnopharmacology*, 55:193-200.

- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Sergovia, A. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. New York, Chapman & Hall, p.535-558.
- Waldhoff, D.; Junk, W.J.; Furck, B. 1998. Responses of three Central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. *Intern. J. Ecol. Environm.*, 24:237-252.
- Willmer, C.; Frickler, M. 1996. *Stomata*. Topics in plant functional biology: 2. 2<sup>nd</sup> Ed. Black, M.; Charlwood, B. (Ser. Eds.). London, Chapman & Hall. 375p.
- Wittmann, F.; Anhuf, D.; Junk, W.J. (no prelo). Tree distribution and community structure of Central Amazonian Várzea forest by remote sensing techniques.
- Wittmann, F.; Parolin, P. 1999. Phenology of six tree species from central Amazonian várzea. *Ecotropica*, 5: 51-57.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: Junk, W.J. (Ed.). *The Central Amazon floodplain – ecology of a pulsing system*. Ecological studies 126, Springer Verlag, Heidelberg. p. 223-266.
- Worbes, M.; Klinge, H.; Revilla, J.D.; Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *J. Veg. Sci.*, 3: 553-564.
- Wright, S. 1996. Phenological responses to seasonality in Tropical forest plants. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. New York, Chapman & Hall, p. 440-498.
- Yuyama, K. 1993. Potencialização agrícola dos solos da várzea e a utilização de leguminosas na Amazônia Central. In: Ferreira, E.J.G.; Santos, G.M.; Leão, E.L.M.; Oliveira, L.A. (Eds.). *Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia*. Vol. 2. INPA/Manaus, AM. p. 223-239.

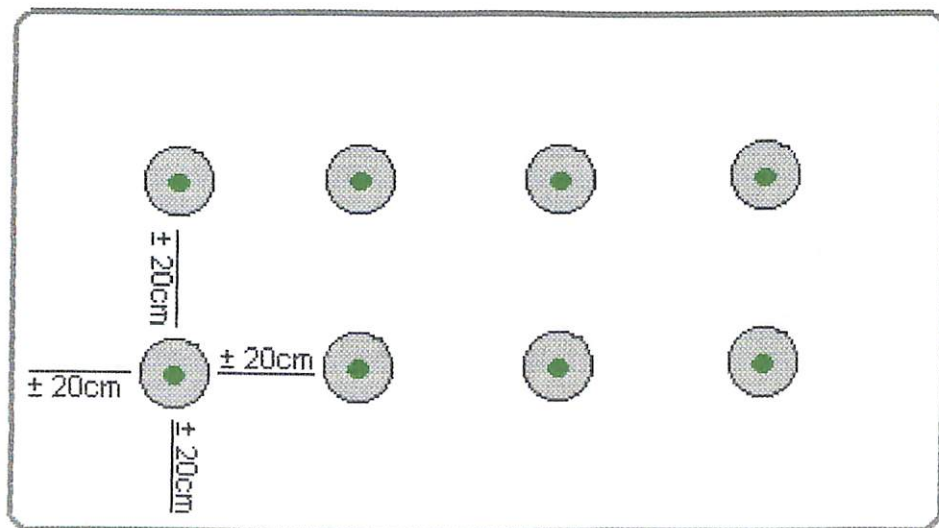


# **ANEXOS**

ANEXO 1

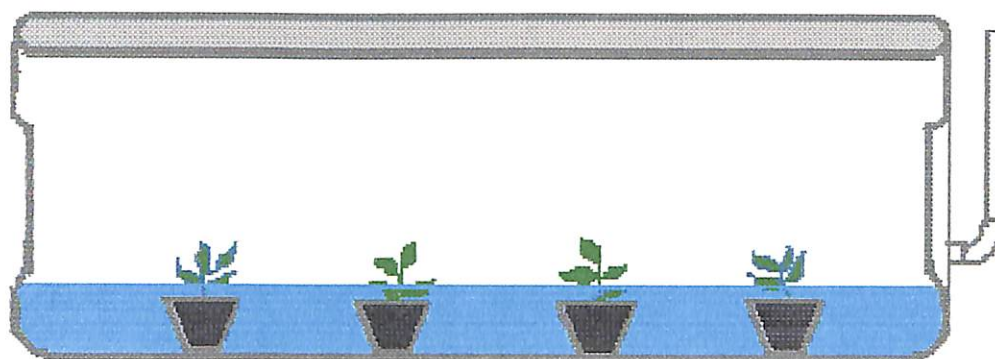


A. Vista lateral do tanque de amianto utilizado para os tratamentos de inundação. a) tela utilizada para cobrir os tanques b) tubo de PVC.

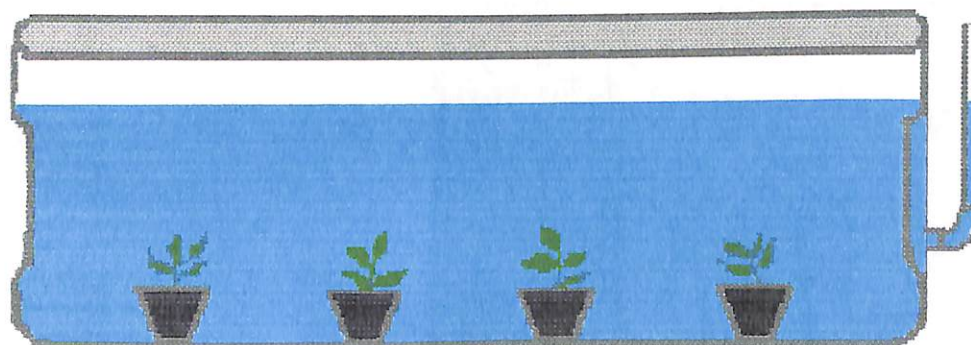


B. Disposição dos vasos com plântulas no interior dos tanques de amianto.

ANEXO 2



Tanque de amianto representando tratamento de inundação parcial das plântulas.



Tanque de amianto representado tratamento de inundação total das plântulas.