

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
Programa Integrado em Biologia Tropical e Recursos Naturais Renováveis – PBTRN
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - CFT

**FISIOLOGIA E INDICADORES DE ESTRESSE EM ÁRVORES
CRESCENDO EM AMBIENTES ALAGADOS PELA HIDROELÉTRICA
DE BALBINA NA AMAZÔNIA CENTRAL**

ULYSSES MOREIRA DOS SANTOS JUNIOR

Manaus, Amazonas

Julho 2008

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
Programa Integrado em Biologia Tropical e Recursos Naturais Renováveis – PBTRN
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - CFT

**FISIOLOGIA E INDICADORES DE ESTRESSE EM ÁRVORES
CRESCENDO EM AMBIENTES ALAGADOS PELA HIDROELÉTRICA
DE BALBINA NA AMAZÔNIA CENTRAL**

ULYSSES MOREIRA DOS SANTOS JUNIOR

Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

Tese apresentada ao PPG-BTRN como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências de Florestas Tropicais, área de concentração: Ecofisiologia Florestal.

Manaus, Amazonas

Julho 2008

N

Santos Junior, Ulysses Moreira dos

Fisiologia e indicadores de estresse em árvores: estado nutricional, trocas gasosas e desempenho fotossintético em espécies arbóreas crescendo em ambientes alagados na Amazônia Central/ Ulysses Moreira dos Santos Junior –
Manaus: [sn], 2008

Tese (doutorado) INPA / UFAM, Manaus, 2008
Orientador: José Francisco de Carvalho Gonçalves
Área de concentração: Ecofisiologia Florestal

1. Ecofisiologia 2. Recursos naturais 3. Nutrientes
4. Hidrelétricas 5. Rebio Uatumã I Título

CDD 19º ed. 595.735

Sinopse:

Estudou-se a fisiologia e indicadores de estresse em árvores tropicais tolerantes e não tolerante a hipoxia crescendo em áreas alagadas pelo rio Uatumã na Amazônia Central. Aspectos como o estado nutricional, as trocas gasosas e o desempenho fotossintético foram analisados.

Palavras-chave:

Fotossíntese, nutrientes, hidrelétricas, fluorescência da clorofila *a*, modelagem

*Ao SENHOR,
Deus da minha Salvação*

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, que me deu a vida eterna por meio de Jesus Cristo, que tem cuidado de mim e que dirigiu os meus passos para a realização desta Tese.

Agradeço aos meus pais Ulysses Moreira dos Santos e Maria Regina Freitas dos Santos, a quem amo muito, que sempre investiram em meus estudos com vistas a minha formação e sempre estiveram ao meu lado nas vitórias e nas derrotas desse percurso.

Agradeço aos meus avós Dionísio e Isaura que sempre demonstraram seu amor desde o meu nascimento até as vésperas da conclusão desta TESE. Agradeço a minha avó Norma pelos mesmos motivos e pelo apoio e cuidado que despensa a mim até hoje.

Agradeço a minha irmã Cyntia e aos meus tios e primos pelo apoio que sempre me deram.

Agradeço a minha esposa Kelly Karina Santos pelo amor, cuidado e convívio. Seu apoio foi fundamental para a conclusão desta.

Agradeço ao meu orientador José Francisco de Carvalho Gonçalves que acreditou em mim desde o meu ingresso no mestrado até hoje. Agradeço pelo instrumento de aperfeiçoamento que ele tem sido em minha vida, pela graça de Deus, não apenas no que se refere ao conhecimento científico, mas principalmente no que tange a perseverança frente às dificuldades, a seriedade do trabalho e a busca pelo melhor.

Agradeço a todos os amigos do laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal pelo companheirismo, compartilhar de momentos de riso e de choro e pelas gotas de suor e lágrimas derramadas ao longo do período do mestrado e doutorado.

Agradeço aos amigos do IBAMA e do Instituto Chico Mendes pela paciência, carinho e apoio que ofereceram a minha pessoa, sem os quais a conclusão desta Tese seria muito mais difícil.

Agradeço aos amigos da UFRRJ, Euler, Adeilson, Ronaldo, Juliana que vieram comigo para Manaus em 2002 estudar na Amazônia.

Agradeço ao Euler pela convivência não somente no mestrado mas também no período do doutorado, e pelo compartilhar da vida em Cristo.

Agradeço aos professores que participaram da minha formação, aos avaliadores desta tese que contribuíram muito para aperfeiçoar o meu conhecimento de Fisiologia Vegetal.

Agradeço aos irmãos da Igreja Batista de Cachoeirinha e da Igreja Batista Reular Esperança.

“Esperei confiadamente pelo SENHOR; Ele se inclinou para mim e me ouviu quando clamei por socorro.

Tirou-me de um poço de perdição, de um tremedal de lama; colocou-me os pés sobre uma rocha e me firmou os passos.

E me pôs nos lábios um novo cântico, um hino de louvor ao nosso Deus; muitos verão essas coisas, temerão e confiarão no SENHOR.

Bem-aventurado o homem que põe no SENHOR a sua confiança e não pende para os arrogantes, nem para os afeiçoados à mentira.

São muitas, SENHOR, Deus meu, as maravilhas que tens operado e também os teus desígnios para conosco; ninguém há que se possa igualar contigo. Eu quisera anunciá-los e deles falar, mas são mais do que se pode contar.”

(Salmo 40.1-5 – Bíblia Sagrada / ARA)

RESUMO

Atividades antrópicas podem promover o aumento de áreas alagadas tanto no que tange a construção de barragens de usinas hidroelétricas (UHE) como no aumento dos riscos e da severidade das inundações provocadas pelas mudanças no clima. Para tanto é necessário uma intensificação nos estudos de ecofisiologia de plantas crescendo em áreas alagadas natural e artificialmente a fim de se entender como os ecossistemas florestais irão responder a essas mudanças ambientais. Assim, este trabalho teve como objetivo analisar os efeitos do alagamento sobre as estratégias de sobrevivência, as trocas gasosas, as concentrações foliares de nutrientes, as concentrações de pigmentos cloroplastídicos, os transientes de fluorescência, e o índice de desempenho de espécies arbóreas tolerantes e não tolerantes a hipoxia crescendo em áreas inundadas pelo rio Uatumã a montante e a jusante da UHE de Balbina, Presidente Figueiredo-AM (01° 55'S e 59° 28' W). Além disso, foi avaliada a viabilidade e a utilização de ferramentas rápidas, fáceis e não destrutivas de estimativa de parâmetros fisiológicos como o fluorômetro (PEA) no monitoramento do comportamento de plantas em ambientes alagados. As espécies estudadas foram: *Nectandra amazonum* (Na), *Macrolobium angustifolium* (Ma), *Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs), *Parinari excelsa* (Pe); *Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis* (Vj), sendo as três últimas não tolerantes a hipoxia. Quanto as taxas de sobrevivência foi observado que as espécies tolerantes exibiram valores acima de 90% enquanto as espécies não tolerantes exibiram valores abaixo de 20%. Nas plantas não tolerantes as mudanças fisiológicas induzidas pelo alagamento foram bem mais intensas que nas espécies tolerantes. No período alagado as espécies não tolerantes exibiram reduções de fotossíntese máxima (P_{nmax}) e transpiração na irradiância de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (E_{2000}) acima de 70%. Essa redução nos valores de P_{nmax} e E_{2000} pode ser atribuída em especial ao fechamento estomático no período alagado. Adicionalmente, o alagamento também induziu uma diminuição nas concentrações de pigmentos e na eficiência da utilização da energia luminosa para a redução de CO_2 a carboidrato como demonstrado pelos valores de rendimento quântico aparente (α) e índice de desempenho (PI_{ABS}). Esta diminuição do rendimento fotoquímico também pode ter contribuído para a redução dos valores de fotossíntese nas espécies não tolerantes no período alagado. Nas espécies tolerantes as mudanças induzidas sobre as trocas gasosas, os pigmentos cloroplastídicos e sobre as variáveis de fluorescência foram mais brandas comparada com as espécies não tolerantes. No que se refere as concentrações de nutrientes foliares, o alagamento induziu diminuição nas concentrações de

N, P e Cu e aumento nas concentrações de Fe, Mn, Zn e Na nas espécies durante o período alagado em ambos os grupos, estando estas diferenças mais fortemente relacionadas com a espécie do que com a estratégia de tolerância. Também foram estudados os efeitos do aumento da temperatura sobre as trocas gasosas de plantas sob alagamento no qual foi demonstrado que o aumento da temperatura pode reduzir as trocas gasosas, em especial, no período alagado. Isso ocorre porque com a redução da condutância estomática é induzida a perda da capacidade da planta em manter a temperatura da folha em níveis adequados promovendo consequentemente danos ao aparato enzimático da fotossíntese. Quanto a avaliação de ferramentas de acesso a parâmetros fisiológicos foi demonstrado que o fluorômetro (PEA) foi eficiente para o mapeamento detalhado das mudanças na captação e utilização da energia luminosa na redução de CO₂. Esta ferramenta pode ser útil para o monitoramento dos efeitos do alagamento sobre as espécies bem como ser utilizada para a seleção de espécies a serem utilizadas em projetos de reflorestamento de áreas alagadas natural e antropicamente. Por fim, a análise de três modelos de estimativa de parâmetros fotossintéticos, a saber, hipérbole não retangular (NRH), hipérbole retangular (RH) e exponencial (EXP), demonstrou que há grandes diferenças entre eles e que essas diferenças devem ser levadas em consideração nos projetos de modelagem ambiental. As melhores estimativas foram obtidas quando o valor de R_d medido foi adicionado ao modelo e os modelos EXP e RH foram os que se apresentaram como mais adequados quando comparados com o modelo NRH.

ABSTRACT

Human activities can promote an increase of flooding areas as consequence of the hydroelectric dam construction and the increase of the risks and the severity of the inundations provoked by climatic changes. For this, it is necessary an increase in ecophysiological studies of plants growing in flooded areas artificial and naturally with the objective to comprehend as the forests will response the environmental changes. Thus, the objective of this thesis was analyse the effects of flooding on survive strategies, gas exchanges, nutrient and pigment contents, variables of fluorescence transients and performance index in flooding tolerant and non tolerant species growing in flooding áreas by Uatumã river downstream and upstream of the Balbina Dam, Presidente Figueiredo-AM (01° 55'S e 59° 28' W). Besides, were evaluated the viability and the utilization of fast, easy and non destructive tools as fluorometer (PEA) to access physiological parameters and in the monitoring the plants behavior on flooding areas. The studied species were: *Nectandra amazonum* (Na), *Macaranga angustifolia* (Ma), *Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs), *Parinari excelsa* (Pe); *Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis* (Vj), in which the last three are non flooding tolerant. For the survival rates were observed that the tolerant species exhibited values above 90% while the non tolerant species exhibited values below 20%. In non tolerant species the physiological changes induced by the flooding were much more intense than in the tolerant species. In the flooded period the non tolerant species exhibited reductions of maximal net photosynthesis (P_{nmax}) and transpiration rate at 2000 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (E_{2000}) above 70%. The reduction in the values of P_{nmax} and E_{2000} can especially be attributed to the stomatic closure in flooded period. In addition, did the flooding also induce a decrease in the pigment contents and in the use efficiency of the light energy for the reduction of CO_2 to carbohydrate as demonstrated by the values of apparent quantum yield (α) and performance index (PI_{ABS}). The decrease of the photochemical yields might also have contributed to the reduction of the photosynthesis values in non tolerant species in flooded period. In the tolerant species the changes induced on gas exchanges, pigment content and fluorescence parameters were slighter compared to non tolerant species. On leaf nutrient contents, the flooding induced decrease in the concentrations of N, P and Cu and an increase in the concentrations of Fe, Mn, Zn and Na of the species during flooding period in both groups. It was also studied the effects of the increase of the temperature on the gas exchanges of plants under flooding in which was

demonstrated that the increase of leaf temperature can promote reduction of gas exchanges, especially, in the flooded period. Its occur because due the reduction of the stomatal conductance is induced a loss of the capacity of the plant to maintaining the leaf temperature in appropriate levels promoting consequently damages to the enzymatic apparatus of the photosynthesis. As the evaluation of fast, easy and non destructive tools to access physiological parameters was demonstrated that the fluorometer (PEA) was efficiency to detailed screening of the changes in the capture and use of the light energy in the reduction of CO₂. This tool can be useful for the monitoring the effects of flooding on species as well as to be used for the selection of species to be used in projects reforestation of environments flooded antropic and naturally. Finally, the analysis of three models to estimate photosynthetic parameters, as non rectangular hyperbola (NRH), rectangular hyperbola (RH) and exponential (EXP), demonstrated that there are high differences among them and that those differences should be taken into account in the projects of environmental modelling. The best estimates were obtained when the value of measured Rd was added to the model and the models EXP and RH were the ones that came as more appropriate compared to model NRH.

LISTA DE TABELAS

Capítulo I: Trocas gasosas, nutrientes foliares e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

Tabela 1. Informações botânicas e biométricas das espécies estudadas.....	28
Tabela 2. Efeitos do alagamento sobre os parâmetros fotossintéticos em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	33
Tabela 3. Efeitos do alagamento sobre os parâmetros de trocas gasosas em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	38
Tabela 4. Efeitos do alagamento sobre as concentrações de macronutrientes em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	39
Tabela 5. Efeitos do alagamento sobre as concentrações de micronutrientes e de sódio em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	39
Tabela 6. Efeitos do alagamento sobre a eficiência no uso de nutrientes em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	40

Capítulo II. Efeitos do alagamento sobre a fluorescência da clorofila *a* em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

Tabela 1. Efeito do alagamento nas concentrações de pigmentos em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	58
Tabela 2. Efeitos do alagamento no índice de desempenho (PI_{ABS}), rendimentos e densidade de centros de reação ativos por seção transversal (RC/CS) (ver Apêndice A) em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	62

Capítulo III. Efeitos da temperatura foliar nas trocas gasosas de espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

Tabela 1. Temperatura ótima para a fotossíntese (TPn_{opt}), fotossíntese na temperatura ótima (Pn_{opt}), mudança percentual da fotossíntese com o aumento da temperatura ótima até 42 °C (δPn^{opt}_{42}) e coeficiente de determinação (r^2) referente a Figura 1 em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	83
---	-----------

Tabela 2. Temperatura ótima para a transpiração (TE_{opt}), transpiração na temperatura ótima (E_{opt}), mudança percentual da transpiração com o aumento da temperatura ótima até 42 °C (δE_{42}^{opt}) e coeficiente de determinação (r^2) referente a Figura 2 em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....85

Tabela 3. Temperatura ótima para a condutância estomática (Tg_{sopt}), condutância estomática na temperatura ótima (g_{sopt}), mudança percentual da condutância estomática com o aumento da temperatura ótima até 42 °C (δg_{42}^{opt}) e coeficiente de determinação (r^2) referente a Figura 3 em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....85

Capítulo IV. Uma análise comparativa de três modelos de fotossíntese em resposta a irradiância em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

Tabela 1. Descrição dos modelos.....100

Tabela 2. Índices estatísticos para acessar o desempenho quantitativo dos modelos da hipérbole não retangular (NRH), hipérbole retangular (RH) e exponencial (EXP) utilizados para descrever a resposta da fotossíntese ao aumento da irradiância, quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos, em dez espécies tropicais no período não alagado (PNA) e no período alagado (PA).....103

Tabela 3. Valores medidos e estimados da fotossíntese máxima (P_{nmax}) pelos três modelos quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos, em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.....103

Tabela 4. Valores medidos e estimados da respiração no escuro (R_d) pelos três modelos em dez espécies tropicais nos dois períodos.....104

Tabela 5. Valores medidos (incluindo os pontos da região do efeito kok) e estimado do rendimento quântico aparente (α) a partir da inclinação inicial excluindo os pontos do efeito kok, e α estimado pelos modelos RH e EXP quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos, em dez espécies tropicais nos dois períodos.....104

Tabela 6. Índices estatísticos para acessar o desempenho quantitativo dos modelos da hipérbole não retangular (NRH), hipérbole retangular (RH) e exponencial (EXP) utilizados para descrever a resposta da fotossíntese ao aumento da irradiância, quando a respiração no escuro (R_d) medida foi adicionada nos modelos, em dez espécies tropicais no período não alagado (PNA) e no período alagado (PA).....108

Tabela 7. Fotossíntese máxima (P_{nmax}) estimado pelos três modelos quando a respiração no escuro (R_d) medido foi adicionada aos modelos em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.....	108
Tabela 8. Rendimento quântico aparente (α) estimado pelos modelos RH e EXP quando a respiração no escuro (R_d) medido foi adicionada aos modelos em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.....	109
Tabela 9. Convexidade (θ) medido e estimada pela NRH quando a respiração no escuro (R_d) medido foi adicionada aos modelos em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.....	109

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I: Trocas gasosas, nutrientes foliares e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

- Figura 1.** (a) Dados de precipitação e (b) dados de temperatura do ar máxima e mínima mensais da região de Balbina de 2005 a 2007.....27
- Figura 2.** Cotas mensais (m) da barragem da UHE de Balbina nos anos 2005, 2006 e 2007.....28
- Figura 3.** A sobrevivência (%) das espécies após dois períodos alagados (2006-2007).....32
- Figura 4.** Média \pm Desvio padrão de 10 plantas por espécie por período. Resposta da fotossíntese (P_n) ao aumento da irradiância (I) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. As curvas P_n -I foram ajustadas pelo modelo exponencial $P_n = (P_{nmax} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{nmax} + R_d)]\} - R_d$34
- Figura 5.** Média \pm Desvio padrão de 10 plantas por espécie por período. Resposta da transpiração (E) ao aumento da irradiância (I) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. As curvas E-I foram ajustadas pela equação $E = E_0 + aI^b$35
- Figura 6.** Média \pm Desvio padrão de 10 plantas por espécie por período. Resposta da condutância estomática (g_s) ao aumento da irradiância (I) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. As curvas g_s -I foram ajustadas pela equação $g_s = g_{s0} + aI^b$37

Capítulo II. Efeitos do alagamento sobre a fluorescência da clorofila a em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

- Figura 1.** (A, A1) *Nectandra amazonum*; (B, B1) *Macrolobium angustifolium*; (C, C1) *Alchornea discolor*; (D, D1) *Brosimum lactescens*; (E, E1) *Cassia reticulata*; (F, F1) *Genipa spruceana*; (G, G1) *Parinari excelsa*; (H, H1) *Cecropia concolor*; (I, I1) *Vismia guianensis*; (J, J1) *Vismia japurensis*. Gráficos à esquerda: para cada espécie a média dos transientes de fluorescência estão registrados (média de 50 folhas por cada transiente), para ambos os períodos alagado e não alagado. Gráficos à direita: para cada espécie é mostrado a análise do teste JIP por meio das médias nos “gráficos de radar” (cada

parâmetro é apresentado pela média da razão dos valores no período “alagado/não alagado”). Os valores obtidos no período não alagado foram usados como referência e fixada como unidade. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney -test para os dados considerados como não paramétricos.....**59-60**

Figura 2. (A, A1, A2) *Nectandra amazonum*; (B, B1, B2) *Macrolobium angustifolium*; (C, C1, C2) *Alchornea discolor*; (D, D1, D2) *Brosimum lactescens*; (E, E1, E2) *Cassia reticulata*; (F, F1, F2) *Genipa spruceana*; (G, G1, G2) *Parinari excelsa*; (H, H1, H2) *Cecropia concolor*; (I, I1, I2) *Vismia guianensis*; (J, J1, J2) *Vismia japurensis*. Gráficos à esquerda: para cada espécie a média dos transientes de fluorescência normalizados entre O e P estão registrados (média de 50 folhas por cada transiente), para ambos os períodos alagado e não alagado. Gráficos no centro: Para cada espécie em cada período as mudanças na forma dos transientes de fluorescência normalizados O e P (V_{OP}) - $\Delta V_{OP} = (V_{OP(\text{alagado})} - V_{OP(\text{não alagado})})$ estão registrados. Gráficos à direita: Para cada espécie em cada período as mudanças na forma dos transientes de fluorescência normalizados entre O e J (V_{OJ}) - $\Delta V_{OJ} = (V_{OJ(\text{alagado})} - V_{OJ(\text{não alagado})})$ mostrando a banda K estão registrados....**63-64**

Figura 3. Mudanças relativas específicas (em %) em: (A) nos centros de reação por clorofilas (RC/ABS); (B) na eficiência fotoquímica primária [$\phi_{P0}/(1 - \phi_{P0})$]; e (C) na eficiência da conversão da energia de excitação para o transporte de elétrons [$\Psi_O/(1 - \Psi_O)$] induzido pelo alagamento relativo ao período não alagado. Esses termos são componentes do índice de desempenho (ver Apêndice A). Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.....**65**

Figura 4. Relação entre o log da função do índice de desempenho relativo ($\text{Log}(PI_{\text{ABS}})_{\text{rel}}$) [$= \text{Log}(PI_{\text{ABS}}(\text{alagado}) / PI_{\text{ABS}}(\text{não alagado}))$] e o log da função do rendimento do transporte de elétrons relativo ($(ET_O/ABS)_{\text{rel}}$) [$= (ET_O/ABS)_{(\text{alagado})} / (ET_O/ABS)_{(\text{não alagado})}$].**66**

Capítulo III. Os efeitos da temperatura foliar nas trocas gasosas de espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

Figura 1. Curvas de resposta da fotossíntese (P_n) a temperatura foliar (T) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.....**86**

Figura 2. Curvas de resposta da transpiração (E) a temperatura foliar (T) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.....**87**

Figura 3. Curvas de resposta da condutância estomática (E) a temperatura foliar (T) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.....**88**

Capítulo IV. Uma análise comparativa de três modelos de fotossíntese em resposta a irradiância em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central

Figura 1. Valores do resíduo (medido menos predito) de dados de fotossíntese (P_n) obtidos após o ajuste dos modelos da hipérbole não retangular (branco), da hipérbole retangular (preto) e da exponencial (cinza) aos dados das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos em dez espécies tropicais nos períodos não alagado e alagado.....**105**

Figura 2. Valores estimados e medidos da fotossíntese líquida máxima (P_{nmax} , A-B), respiração no escuro (R_d , C-D) estimado pelo modelo e rendimento quântico aparente (α , E-F) em dez espécies arbóreas tropicais nos períodos não alagado (A, C, E) e alagado (B, D, F).....**106**

- Figura 3.** Valores do resíduo (medido menos predito) de dados de fotossíntese (P_n) obtidos após o ajuste dos modelos da hipérbole não retangular (branco), da hipérbole retangular (preto) e da exponencial (cinza) aos dados das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância quando os valores medidos de respiração no escuro (R_d) foram incluídos nos modelos, em dez espécies tropicais nos períodos não alagado e alagado. *O valor do resíduo de P_n foi 0 em $PPFD = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$**110**
- Figura 4.** Valores estimados e medidos da fotossíntese líquida máxima ($P_{n\text{max}}$, A-B), rendimento quântico aparente (α , E-F) e convexidade (θ) em dez espécies arbóreas tropicais nos períodos não alagado (A, C, E) e alagado (B, D, F).....**111**

SUMÁRIO

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	ix
LISTA DE TABELAS.....	xi
LISTA DE FIGURAS.....	xiv
INTRODUÇÃO GERAL.....	20
OBJETIVO GERAL.....	23
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	23
Capítulo I: Trocas gasosas, nutrientes foliares e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	25
Introdução.....	25
Material e Métodos.....	26
Resultados.....	32
Discussão.....	40
Conclusão.....	45
Bibliografia.....	46
Capítulo II. Efeitos do alagamento sobre a fluorescência da clorofila a em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	52
Introdução.....	52
Material e Métodos.....	54
Resultados.....	57
Discussão.....	66
Conclusão.....	70
Bibliografia.....	73
Capítulo III. Os efeitos da temperatura foliar nas trocas gasosas de espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	79
Introdução.....	79
Material e Métodos.....	80
Resultados.....	83
Discussão.....	89

Conclusão.....	92
Bibliografia.....	92
Capítulo IV. Uma análise comparativa de três modelos de fotossíntese em resposta a irradiância em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.....	97
Introdução.....	97
Material e Métodos.....	98
Resultados.....	101
Discussão.....	112
Conclusão.....	116
Bibliografia.....	117
CONCLUSÃO GERAL.....	121
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	124

INTRODUÇÃO GERAL

A Amazônia brasileira ocupa uma área de aproximadamente 5.029.000 km² do território nacional, que equivale a 64% da Amazônia sul-americana e a 40% das florestas tropicais remanescentes do planeta (Salati e Vose, 1984; FBDS, 2002). Dessa área, cerca de 300.000 km² são ocupadas por florestas inundáveis, classificadas genericamente como várzeas e igapós, as quais ocupam uma área de 200.000 e 100.000 km², respectivamente (Prance, 1979; Junk, 1993). Associado aos 300.000 km² ocupados por áreas naturais inundáveis, novas áreas tem sido submetidas à inundação devido à construção de hidrelétricas na região amazônica. Estimativas da Eletrobrás sugerem que uma área equivalente a 100.000 km² poderá ser inundada se as áreas de reservatório planejadas para a região forem criadas (Brasil, Eletrobrás, 1987).

A vegetação das áreas de depleção marginal aos reservatórios das hidrelétricas e as florestas sazonalmente inundadas possuem papel importante na dinâmica ambiental dos ecossistemas amazônicos, contribuindo para a conservação do solo, da qualidade da água, da flora e fauna aquática da região (Forsberg *et al.*, 1993; Junk, 1997), além de apresentarem reflexos sobre as condições climáticas regionais e globais tanto no que se refere ao seu potencial de assimilar carbono quanto pela capacidade de produzirem metano (CH₄) e também outros gases do efeito estufa, havendo, portanto um equilíbrio bastante delicado (Mooney *et al.*, 1987; Devol *et al.*, 1988; Fearnside, 1995; Kemenes, 2006).

Nos ambientes alagados, a difusão de oxigênio é diminuída no solo, gerando uma situação de hipoxia (deficiência de O₂) ou até anoxia (ausência de O₂) que compromete o metabolismo dos órgãos submersos (Kozlowski e Pallardy, 1984). A baixa disponibilidade de O₂ limita a fosforilação oxidativa e conseqüentemente, a produção de ATP pelas mitocôndrias decresce de forma considerável, tornando-se insignificante quando comparada com a quantidade de ATP gerada pela respiração aeróbica (Sousa e Sodek, 2002). Como conseqüência dessa deficiência de oxigênio, as plantas manifestam vários distúrbios metabólicos dos quais podem resultar a diminuição do acúmulo de biomassa e das taxas de crescimento (Ferreira *et al.*, 2007; Lavinsky *et al.*, 2007), redução da condutância estomática e da fotossíntese (Pezeshki *et al.*, 1996; Pimenta, 1998; Mielke *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2007), epinastia, clorose (Pimenta *et al.*, 1994), senescência precoce (Marques *et al.*, 1996) e abscisão das folhas (Yamamoto e Kozlowiski, 1987). Além disso, sob condições de estresse por anoxia incluindo os vários estados de transição (hipoxia, anoxia e reoxigenação), uma quantidade excessiva de espécies reativas de oxigênio pode ser gerada, promovendo danos a vários componentes celulares como peroxidação dos ácidos graxos insaturados nas

membranas, desnaturação de proteínas e degradação dos carboidratos e ácidos nucléicos (Blokhina *et al.*, 2003). Em contrapartida, apesar da agressividade do estresse anaeróbico, existem espécies de plantas que apresentam mecanismos de respostas metabólicas e morfo-anatômicas capazes de aumentar a tolerância à baixa disponibilidade de O₂ (Armstrong *et al.*, 1994; Drew, 1997; Piedade *et al.*, 2000; Parolin *et al.*, 2004). Dentre as mudanças estruturais, as plantas podem desenvolver lenticelas hipertrofiadas (Kolb *et al.*, 1998; Medri *et al.*, 1998) raízes superficiais e adventícias (Lobo e Joly, 1995) e aerênquima no caule e nas raízes (Davanso-Fabro *et al.*, 1998; Kolb *et al.*, 1998; Moog, 1998; Aschi-Smiti *et al.*, 2003) como mecanismo de tolerância à deficiência de O₂.

Mesmo com o conhecimento existente sobre o metabolismo das plantas sob condições de anaerobiose, pouco se conhece sobre o comportamento ecofisiológico de espécies arbóreas nativas da Amazônia sob ambientes alagados, principalmente no que se refere ao impacto de ambientes inundados devido à construção de hidrelétricas na Amazônia. Associado ao efeito direto da ação do homem sobre a floresta amazônica com a construção de barragens, outro fator importante é se avaliar o impacto das mudanças do clima sobre os diferentes ecossistemas floresta em especial no que se refere aos efeitos do aumento da temperatura. Para tanto é necessário não apenas se compreender a resposta das espécies as mudanças no clima como também gerar informações que subsidiem projetos de modelagem ambiental a fim de se prever os impactos da ação do homem sobre a floresta, a resposta da floresta em relação às mudanças climáticas e ambientais.

Portanto, o objetivo desta pesquisa foi aprofundar os conhecimentos ecofisiológicos de espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia, procurando entender como estas espécies respondem ao alagamento, investigar a utilização de ferramentas para a quantificação mais fácil e prática de variáveis fisiológicas, compreender os efeitos da temperatura sobre as trocas gasosas de espécies crescendo em áreas alagadas e verificar as diferenças e a qualidade das estimativas das variáveis fotossintéticas em três modelos de resposta da fotossíntese a irradiância.

Para tanto, esta tese foi dividida em quatro capítulos. No capítulo I foram abordados aspectos relacionados à sobrevivência, ao estado nutricional e às trocas gasosas em espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia, a fim de se obter informações quanto ao comportamento ecofisiológico e as estratégias de sobrevivência e tolerância de árvores crescendo em ambientes alagáveis. No capítulo II foram investigados aspectos relacionados à capacidade das espécies em capturar e utilizar a energia luminosa nos processos fotossintéticos. Além

disso, foram estudados com maior especificidade os efeitos do alagamento sobre as concentrações de pigmentos e os processos fotoquímicos das plantas, determinando sua eficiência em utilizar energia luminosa para a redução de CO₂. Por fim, também foi analisado a viabilidade de índices para a avaliação do desempenho fotoquímico das plantas bem como indicadores de estresse em plantas submetidas a hipoxia. No capítulo III foram investigados os efeitos do aumento da temperatura sobre a capacidade da planta em assimilar carbono e em trocar água com a atmosfera. Com a temática do aquecimento global e sua importância esse capítulo vem contribuir com conhecimento sobre os possíveis efeitos do aumento na temperatura sobre espécies crescendo em áreas alagáveis, visando preencher uma lacuna quanto a compreensão da resposta dos diferentes ecossistemas florestais da Amazônia ao aquecimento global. Por último, no capítulo IV foram focalizados aspectos concernentes aos modelos de estimativa da assimilação de carbono, no qual foram estudados assuntos relacionados a precisão e a estimativa de variáveis importantes como a fotossíntese, a respiração e o rendimento quântico aparente.

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL: O objetivo desta tese foi investigar o comportamento ecofisiológico de espécies arbóreas crescendo em áreas de depleção de reservatórios de hidrelétricas e áreas naturais sujeitas a inundação na Amazônia Central e os mecanismos fisiológicos adotados por espécies nativas quando submetidas ao alagamento. Além disso, foram abordados assuntos referente a modelagem da assimilação de carbono pelas espécies em ambientes alagados e o uso de ferramentas rápidas, práticas e não destrutivas de estimativa de parâmetros fisiológicos a serem aplicados em grandes áreas de estudo. De modo particular, esta tese vem atender a crescente demanda de informações ecofisiológicas sobre espécies nativas da Amazônia, como também contribuir para a divulgação de técnicas viáveis de manejo ecológico de espécies florestais em ambientes alagados e também possam subsidiar informações para contribuir com os modelos de previsão da resposta da floresta as mudanças climáticas globais.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Determinar os teores de macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, e S), micronutrientes (Fe, Cu, Mn e Zn) e sódio (Na) nas folhas de espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas natural e antropicamente.

- 2) Estudar o efeito do alagamento sobre as trocas gasosas (fotossíntese, respiração no escuro, transpiração, condutância estomática) e os parâmetros fotossintéticos (rendimento quântico aparente, irradiância de compensação fotossintética, irradiância de saturação fotossintética) em espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia.

- 3) Analisar a eficiência do uso da água e a eficiência no uso de nutrientes.

- 4) Investigar os efeitos do alagamento sobre as concentrações de pigmentos cloroplastídicos e sobre as variáveis de fluorescência da clorofila *a*, a saber: a eficiência na captura e no uso da energia luminosa e o desempenho por meio da análise das mudanças nas concentrações de clorofilas e carotenóides, das mudanças no comportamento dos transientes OJIP de fluorescência da clorofila *a*, dos parâmetros de fluorescência e do índice de desempenho.

5) Investigar como o aumento na temperatura pode afetar as trocas gasosas em espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

6) Investigar as diferenças na estimativa dos principais parâmetros fotossintéticos obtidos da curva de resposta da fotossíntese a irradiância, a saber, fotossíntese máxima (P_{nmax}), respiração no escuro (R_d) e rendimento quântico aparente (α), a partir de três modelos empíricos tradicionais (hipérbole não retangular (NRH), hiperbole retangular (RH) e exponencial (EXP)) e analisar a precisão dos modelos no ajuste dos dados observados obtidos de dez espécies arbóreas tropicais no período alagado e não alagado.

Capítulo I. Trocas gasosas, nutrientes foliares e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central¹

1. Introdução

Na Amazônia estima-se que as áreas alagadas pelo rio Amazonas e seus tributários sejam equivalentes a 300.000 km² das quais 200.000 km² são caracterizadas como áreas de várzea e 100.000 km² como áreas de igapó (Prance, 1979; Junk, 1993). Da área alagada naturalmente estima-se que 97.000 km² sejam ocupadas por florestas compostas por espécies adaptadas as condições de hipoxia (Sippel et al., 1998; Hamilton et al., 2002). Quanto a diversidade estima-se em 1000 o número de espécies crescendo nesses ambientes alagáveis na Amazônia sendo menor quando comparada com as florestas de terra firme (Gentry, 1982, 1992; Campbell et al., 1986; Balslev et al., 1987; Dumont et al., 1990; Nevo, 1993; Parolin et al., 2004). Por sua vez, a diversidade de árvores é baixa e por vezes monodominante estando estes fatos associados a incapacidade de muitas espécies arbóreas em tolerar o alagamento (Ferreira and Stohlgren, 1999; Marques and Joly, 2000). Neste cenário, as espécies que habitam as áreas alagadas na Amazônia são consideradas altamente adaptadas a inundação e muitas dessas espécies são endêmicas dessas áreas (Parolin et al., 2004). Contudo, estima-se que cerca de 20% das espécies arbóreas podem ser encontradas nas florestas de terra firme adjacentes (Piedade et al., 2001).

Em adição as áreas alagadas naturalmente, atividades antrópicas como a construção de hidrelétricas pode ser responsável por inundar uma área de floresta equivalente a 100.000 km² na Amazônia brasileira (Fearnside, 1995, 2002, 2005, 2006), promovendo a morte das plantas sob alagamento permanente e a mudança da composição florística de áreas que ficam temporariamente alagadas de acordo com as cotas da barragem, já que espécies de terra firme são submetidas a uma nova condição ambiental. Por outro lado, estudos têm sugerido que algumas espécies arbóreas de terra firme são relativamente tolerantes ao alagamento apesar de não ocorrerem em áreas alagadas (Joly and Crawford, 1982; ter Steege, 1994; Lopez and Kursar, 2003)

Nos ambientes alagados, a difusão de oxigênio é diminuída no solo, gerando uma situação de hipoxia (deficiência de O₂) ou até anoxia (ausência de O₂) nos órgãos submersos (Kozłowski and Pallardy, 1984). A baixa disponibilidade de O₂ limita a fosforilação oxidativa

¹ Escrito conforme as normas da revista Forest Ecology and Management

e conseqüentemente, a produção de ATP pelas mitocôndrias decresce bastante, tornando-se quase insignificante devido a quantidade de ATP gerada pela respiração anaeróbica (Sousa and Sodek, 2002). Como conseqüência dessa deficiência de oxigênio, as plantas podem manifestar várias mudanças metabólicas das quais podem ser incluídas a diminuição das taxas de crescimento e do acúmulo de biomassa (Ruiz-Sánchez et al., 1996; Ferreira et al., 2007), redução da fotossíntese e da condutância estomática (Pezeshki et al., 1996; Pimenta, 1998; Mielke et al., 2003; Parolin et al., 2004; Lavinsky et al., 2007), epinastia, clorose (Pimenta et al., 1994), senescência precoce (Marques et al., 1996) e abscisão das folhas (Yamamoto and Kozłowski, 1987). Quanto a nutrição mineral, plantas não tolerantes em muitos casos tende a diminuir as concentrações de N, P e K (Kozłowski, 1984; Pezeshki, 1995; Parolin et al., 2004). A absorção de Ca e Mg também apresentam tendência de diminuição sob alagamento, porém em menor proporção que N, P ou K (Kozłowski, 1984). Por outro lado, espécies tolerantes geralmente tendem a adquirir mais nutrientes que as espécies não tolerantes (Pezeshki et al., 1999). Para os micronutrientes, a absorção de Fe e Mn, dependendo da espécie e da disponibilidade destes minerais, tende a aumentar significativamente com o alagamento (Graven et al., 1965; Jones, 1972).

No cenário dos ambientes alagados a sobrevivência, o estabelecimento e a continuidade das espécies no sistema estão relacionados com sua estratégia e capacidade em adaptar seu metabolismo as novas condições ambientais (Parolin, 2001, 2003; De Simone et al., 2003; Ferreira et al., 2007). Assim, sabendo-se que a tolerância ao alagamento em árvores tropicais é pouco compreendida (Lopez and Kursar, 2007) é necessário realizar estudos de investigação das estratégias das espécies em captar e utilizar os recursos primários como luz, água, oxigênio, CO₂ e nutrientes e, em regular seu metabolismo. Além disso, esses estudos são importantes para a compreensão do porquê algumas plantas conseguem sobreviver e se estabelecer em áreas alagadas e outras não.

Portanto, o objetivo desse trabalho foi investigar os efeitos do alagamento sobre a capacidade de sobrevivência, trocas gasosas, concentrações de nutrientes e eficiência no uso de nutrientes em espécies tolerantes e não tolerantes ao alagamento na Amazônia Central.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em áreas alagadas pelo rio Uatumã, a montante e a juzante da barragem da Usina Hidrelétrica (UHE) de Balbina, Presidente Figueiredo-AM (01° 55'S e 59°

28' W). Segundo a classificação de Koppen, o clima da região é do tipo Amw designativo de clima tropical chuvoso quente e úmido, com chuvas predominantemente de verão e alta umidade relativa do ar. No período em que o experimento foi realizado (2005-2007) a precipitação média anual foi de 2391,6 mm (ver detalhes na Fig 1a) e os valores médios para temperatura mínima e máxima foram iguais a 23,3 e 34,0 °C (ver detalhes na Fig 1b), respectivamente (As informações sobre os dados meteorológicos foram fornecidos pela Manaus Energia.).

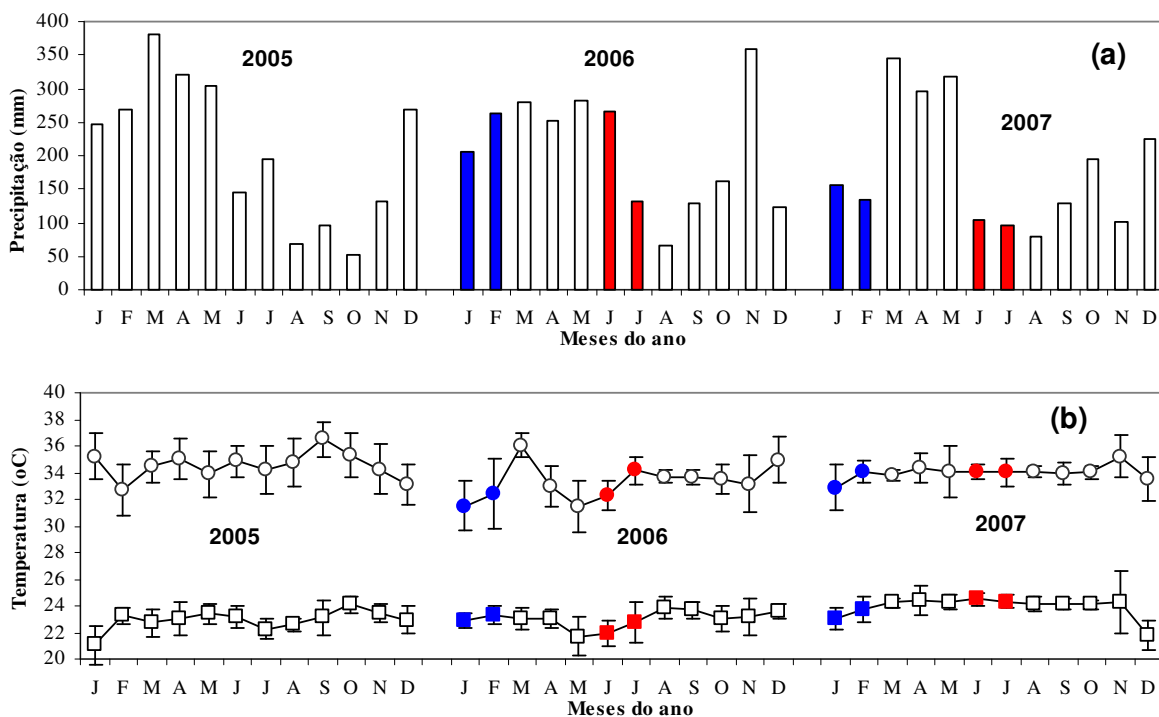


Figura 1. (a) Dados de precipitação e (b) dados de temperatura do ar máxima e mínima mensais da região de Balbina de 2005 a 2007. *Os dados referentes ao período não alagado (azul) e alagado (vermelho) estão em destaque. Dados fornecidos pela Manaus Energia.

Os dados pluviométricos foram obtidos por meio de um pluviômetro Ville de Paris (JCTM) com uma área de captação de 400 cm² e a temperatura do ar com um termômetro digital (JCTM), todos fixados sobre a barragem da UHE de Balbina. Os dados fisiológicos foram coletados em dois períodos distintos, sendo o período não alagado caracterizado por valores da cota da barragem variando de 47,64 a 48,21 (meses de Janeiro e fevereiro de 2006 e 2007) e o período alagado caracterizados por valores da cota da barragem que variaram de 50,41 a 50,69 (meses de Junho e Julho de 2006 e 2007) (ver detalhes na Fig 2).

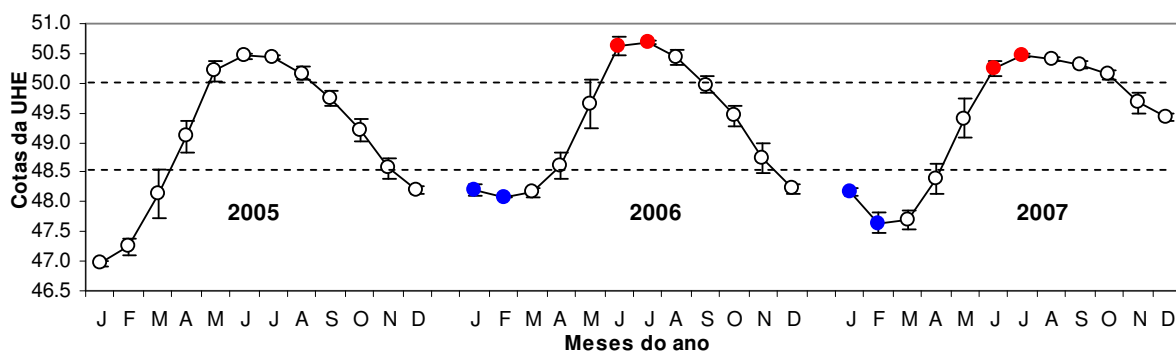


Figura 2. Cotas mensais (m) da barragem da UHE de Balbina nos anos 2005, 2006 e 2007. *Os dados referentes ao período não alagado (azul) e alagado (vermelho) estão em destaque. Dados fornecidos pela Manaus Energia.

2.2. Seleção das espécies

Na área do reservatório da UHE de Balbina foram selecionadas oito espécies sendo cinco tolerantes ao alagamento (*Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana*(Gs) e *Parinari excelsa*(Pe)) e três espécies de crescimento rápido que apesar de muito frequentes, morrem quando a cheia da represa é mais intensa (*Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis*(Vj)). A juzante da barragem foram selecionadas duas espécies tolerantes, a saber: *Nectandra amazonum* (Na) e *Macrolobium angustifolium* (Ma). Após a seleção das espécies no campo foi coletado material biológico fértil para a identificação botânica das mesmas no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). As informações das espécies são apresentadas na Tabela 1.

Tabela 1. Informações botânicas e biométricas das espécies estudadas

Espécies	Família	Altura	Área basal (1,36 m)	Circunferência da copa	Área foliar
		m	cm ²	m	cm ²
Plantas tolerantes					
<i>Nectandra amazonum</i> Nees	Lauraceae	10,7 ± 2,5	62823 ± 55663	45,6 ± 12,9	55,4 ± 8,0
<i>Macrolobium angustifolium</i> (Benth.) Cowan	Caesalpiniaceae	9,2 ± 3,8	805 ± 852	18,2 ± 3,6	91,4 ± 24,2
<i>Alchornea discolor</i> Klotzch	Euphorbiaceae	6,1 ± 1,1	841 ± 938	21,1 ± 5,9	80,0 ± 20,2
<i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg	Moraceae	8,0 ± 1,3	453 ± 269	14,3 ± 2,7	65,5 ± 9,5
<i>Cassia reticulata</i> Willd.	Caesalpiniaceae	2,4 ± 0,5	148 ± 274	9,0 ± 4,4	554,6 ± 185,6
<i>Genipa spruceana</i> Steyerm.	Rubiaceae	6,4 ± 2,2	404 ± 537	14,1 ± 6,5	262 ± 51,6
<i>Parinari excelsa</i> Sabine	Chrysobalanaceae	8,3 ± 1,0	1393 ± 700	31,5 ± 4,5	29,6 ± 6,3
Plantas não tolerantes					
<i>Cecropia concolor</i> Willd	Cecropiaceae	4,3 ± 0,7	24 ± 17	6,2 ± 3,6	665,8 ± 209,9
<i>V. guianensis</i> (Aubl.) Choisy	Clusiaceae	4,2 ± 1,6	32 ± 31	8,7 ± 3,8	31,3 ± 5,7
<i>V. japurensis</i> Reichardt	Clusiaceae	4 ± 1,4	19 ± 23	7,9 ± 2,4	98,2 ± 27,8

*Média ± Desvio padrão. As informações biométricas foram obtidas a partir das medições de 10 plantas por espécie.

Após a identificação das espécies, dez plantas por espécie foram selecionadas e georeferenciadas na área de estudo entre Junho de 2005 e Janeiro de 2006, seguindo os seguintes critérios: a) todas as plantas selecionadas estavam em fase adulta, pois só foram marcadas plantas que apresentavam flor e/ou frutos; b) ocupavam áreas sujeitas ao alagamento; c) as plantas da mesma espécie foram distanciadas em no mínimo 200 m entre si, e quando possível ocupavam ilhas diferentes.

2.3. *Sobrevivência*

A Sobrevivência das plantas foi determinada a partir da razão entre o total de plantas vivas ao final da coleta de dados do total de plantas georeferenciadas (10 plantas por espécie) no início do experimento.

2.4. *Determinação das trocas gasosas*

As mensurações das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância (P_n -I) (curvas de luz) foram realizadas em folhas saudáveis e completamente expandidas de dez plantas por espécie (dez espécies) em dois períodos (períodos não alagado e alagado), somando-se um total de 200 curvas de luz (P_n -I). As determinações foram realizadas entre 7:30 e 16:30 h utilizando-se um analisador de gás infra-vermelho (IRGA) modelo LI-6400 (Li-cor, USA) equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B *Red Blue*. As curvas P_n -I foram mensuradas usando-se a rotina das “curvas de luz” do software OPEN 3.4 modificada para gravar os dados de fotossíntese em 11 níveis de irradiância (PPFD: 0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em ordem decrescente. O tempo mínimo de adaptação permitida para a realização da leitura em cada nível de luz (PPFD) foi de 120 s e o tempo máximo para a gravação de cada leitura foi de 300 s com valores máximos de coeficiente de variação (C.V.) de 1%. O Li-cor 6400 foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 (proveniente da mistura do CO_2 proveniente de um cilindro com o CO_2 atmosférico) e H_2O dentro da câmara de medição em torno de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 3 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente, e temperatura do bloco de $31 \pm 1^\circ\text{C}$. Antes da determinação das curvas de luz as folhas eram submetidas a uma irradiância de 1000 $\mu\text{mol (quanta) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante um período de 5 a 10 min para a adaptação da folha a câmara de medição e só depois de adaptadas as mensurações das curvas P_n -I foram realizadas. O modelo da exponencial foi usado para ajustar à curva de resposta fotossintética a intensidade luminosa para cada planta (Iqbal et al., 1997):

$$P_n = (P_{nmax} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{nmax} + R_d)]\} - R_d \quad (\text{Eq. 1})$$

em que I é a irradiância (~PPFD); P_n é a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); P_{nmax} é a fotossíntese líquida máxima; R_d é a respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) correspondente ao valor de P_n quando $I = 0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$). Nesse trabalho somente P_{nmax} e α foram estimados pelo modelo. Cada uma das 200 curvas P_n - I foram ajustadas usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica, versão Windows 6.0 (StatSoft Inc., 2003 East 14th Street, Tulsa, OK, USA). A irradiância de compensação de luz (I_c ; PPFD no qual $P_n = 0$) foi calculada pela fórmula $I_c = R_d/\alpha$ e a irradiância de saturação de luz (I_s ; PPFD no qual $P_{nsat} = 90\% P_{nmax}$) foi estimada como:

$$I_s = [(P_{nmax} + R_d)/\alpha] \ln\{-[(0,9P_{nmax} + R_d)/(P_{nmax} + R_d)] + 1\} \quad (\text{Eq. 2})$$

Concomitante a determinação da fotossíntese também foram mensuradas a transpiração (E) e a condutância estomática (g_s). A resposta de E e g_s a irradiância foram ajustadas usando-se as seguintes equações, a saber:

$$E = E_0 + aI^b \quad (\text{Eq. 3})$$

$$g_s = g_{s0} + aI^b \quad (\text{Eq. 4})$$

no qual E_0 e g_{s0} são os valores de E e g_s mensurados com zero de irradiância (I), e a e b as constantes das equações.

A eficiência do uso da água (WUE) ($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) foi determinada pela razão entre a fotossíntese e a transpiração ($WUE = P_n/E$). As curvas de resposta da WUE a irradiância foram ajustadas por meio da equação não linear conforme Santos Junior (2003), a saber:

$$WUE = a + b \exp\{-0.5[\ln(I/c)/d]^2\} \quad e \quad (\text{Eq. 5})$$

considerando I igual a intensidade luminosa em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, e a , b , c e d as constantes da equação. A eficiência no uso da água máxima (WUE_{max}) foi determinada como a soma das constantes $a + b$, e a irradiância na qual WUE é máximo (I_{WUEmax}) é equivalente a constante c .

Os ajustes das curvas de resposta de E , g_s e WUE a irradiância foram efetuadas utilizando-se o programa SigmaPlot 8.02.

A quantidade de irradiância incidente que excedeu a quantidade de luz que as plantas foram capazes de utilizar no processo fotossintético (ϕ) foi calculada conforme Nishio (2000):

$$\phi = (I/P_n) * \alpha. \quad (\text{Eq. 6})$$

2.5. Determinação das concentrações foliares de macronutrientes e micronutrientes, e eficiência no uso de nutrientes.

Para a determinação das concentrações de macro e micronutrientes foram coletadas amostras foliares de dez plantas por espécie por período, utilizando-se o mesmo critério de seleção de folhas para a realização das trocas gasosas. As amostras foram secas em estufa a 65°C até massa constante. Para a determinação das concentrações de nitrogênio, amostras contendo 0,1g de matéria seca foram submetidas a uma pré-digestão, durante uma noite, e posteriormente a uma digestão com duplo ácido ($\text{H}_2\text{O}_2 + \text{H}_2\text{SO}_4$), utilizando-se como catalisadores o Sulfato de Lítio e o Selênio, a uma temperatura gradativa de até 350°C , durante cerca de 10 horas segundo a metodologia descrita por Miyazawa et al. (1999). Posteriormente, o nitrogênio total foi determinado de acordo com o método de Kjeldahl, a partir de uma alíquota de 25 ml do extrato puro. Os teores de fósforo foram determinados a partir de amostras contendo 0,5 g de matéria seca submetidas à digestão nitro-perclórica, com temperatura ajustada de 50 em 50°C até 210°C , em intervalos de 20 minutos. Posteriormente, os teores de fósforo foram determinados por espectrofotometria a 725 nm conforme Vitti e Ferreira (1997). A partir do mesmo extrato nitro-perclórico foram retiradas amostras e os teores dos demais nutrientes (Ca, Mg, K, Fe, Zn, Cu e Mn) foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin Elmer 1100B, Uberlingen, Alemanha).

A eficiência no uso de nutrientes [$P_n(\text{nutrient})\text{EU}$] foi calculada por meio da razão entre a fotossíntese máxima ($P_{n\text{max}}$) e a concentração de nutrientes foliares (N; P; K; Ca; Mg)

2.6. Desenho experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado em esquema fatorial 10×2 com 10 espécies e dois períodos de alagamento (alagado e não alagado), tendo dez repetições (indivíduos) por espécie por período, resultando num total de duzentas (200) árvores analisadas. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância. A normalidade dos dados foi testada utilizando-se o teste W Shapiro-Wilk (Shapiro et al., 1968) e a

homogeneidade das variâncias foi testada utilizando-se o teste Brown e Forsythe (Brown and Forsythe, 1974). Nos dados considerados paramétricos (dados com distribuição normal e variâncias homogêneas), as diferenças entre as médias das variáveis entre os períodos de alagamento para cada espécie foram determinados por meio do teste *t* de Student. Nos dados considerados não paramétricos, as diferenças entre as médias das variáveis entre os períodos de alagamento para cada espécie foram determinados por meio do teste *U* Mann-Whitney (Mann and Whitney, 1947). O programa estatístico utilizado na análise dos dados foi o Statistica versão 6.0 para Windows (StatSoft Inc., 2003 East 14th Street, Tulsa, OK, USA).

3. Resultados

3.1. Sobrevivência

As porcentagens de sobrevivência mostraram que, excetuando-se *Cr*, que exibiu 90% de sobrevivência, todas as demais espécies tolerantes exibiram 100% de sobrevivência ao final dos dois anos de estudos (dois períodos alagados) (Fig 3). Quanto às espécies consideradas não tolerantes foi observada que *Cc*, *Vg* e *Vj* apresentaram 20, 0 e 10% de sobrevivência após o mesmo período (Fig 3).

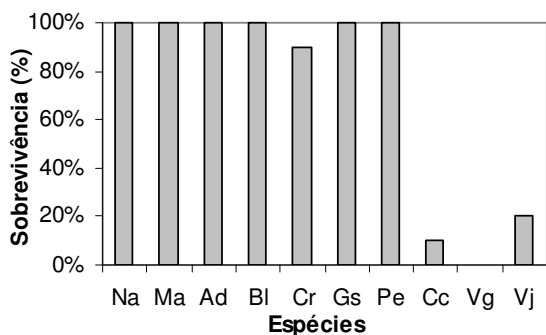


Figura 3. A sobrevivência (%) das espécies após dois períodos alagados (2006-2007). (Na) *Nectandra amazonum*; (Ma) *Macrolobium angustifolium*; (Ad) *Alchornea discolor*; (Bl) *Brosimum lactescens*; (Cr) *Cassia reticulata*; (Gs) *Genipa spruceana*; (Pe) *Parinari excelsa*; (Cc) *Cecropia concolor*; (Vg) *Vismia guianensis*; (Vj) *Vismia japurensis*.

3.2. Trocas gasosas

A resposta da fotossíntese (P_n), da transpiração (*E*) e da condutância estomática (g_s) a irradiância são apresentadas nas Figuras 4, 5 e 6, respectivamente. Quanto a resposta de P_n à irradiância, a assimilação de CO_2 aumentou assintoticamente com o aumento da irradiância,

no qual podem ser observados as diferenças da fotossíntese entre os períodos não alagado e alagado. Na Figura 4 pode ser observado que as espécies não tolerantes exibiram redução intensa de P_n no período alagado, enquanto nas espécies tolerantes essas mudanças não foram tão intensas. A fotossíntese máxima (P_{nmax}) variou de 9,6 a 28,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, entre as espécies, no período não alagado. As espécies tolerantes a fotossíntese foi reduzida de 0,9 (*Cr*) a 21,2% (*Ad*) sob alagamento. Contudo, apenas *Gs* e *Ad* exibiram diminuição significativa. Já nas espécies não tolerantes, a redução de P_{nmax} foi superior a 80% (Tabela 2). Quanto a R_d algumas espécies exibiram aumento enquanto outras exibiram diminuição. As espécies tolerantes *Ma* e *Cr* exibiram aumento de 30,8 e 25,3% enquanto as espécies não tolerantes *Cc* e *Vj* exibiram decréscimo significativo de 35 e 44% nos valores de R_d , respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2

Efeitos do alagamento sobre a fotossíntese e os parâmetros fotossintéticos em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	P_{nmax}	R_d	A	I_c	I_s	Φ_{2000}
<i>Na</i>	14,7 (-6,2%)	1,44 (-5,0%)	0,060 (-2,2%)	24 (-1,3%)	642 (-3,4%)	8,4 (+3,3%)
<i>Ma</i>	11,4 (-11,7%)	0,61 (+30,8%)*	0,056 (+3,7%)	11 (+23,8%)*	505 (-10,0%)	10,2 (+17,8%)
<i>Ad</i>	14,3 (-21,2%)*	1,73 (+6,1%)	0,048 (-7,3%)	38 (+13,1%)	882 (-13,8%)	7,4 (+21,0%)
<i>Bl</i>	9,6 (-9,9%)	0,74 (+12,4%)	0,045 (-11,6%)	17 (+29,6%)	556 (+7,2%)	9,6 (-1,6%)
<i>Cr</i>	28,0 (-0,9%)	1,63 (+25,3%)*	0,062 (-11,6%)**	27 (+44,7%)*	1136 (+14,8%)**	4,5 (-9,7%)**
<i>Gs</i>	14,2 (-17,2%)**	1,00 (-22,2%)	0,055 (-5,4%)	18 (-16,9)	664 (-13,0%)	7,8 (+15,4%)
<i>Pe</i>	10,7 (-12,7%)	0,56 (+29,0%)	0,046 (+8,4%)	12 (+16,4%)	578 (-17,0)**	8,7 (+24,1%)**
<i>Cc</i>	23,1 (-88,0%***)	1,50 (-35,0%)*	0,060 (-47,9%***)	26 (+37,0%)*	988 (-68,0%***)	5,3 (+637%***)
<i>Vg</i>	11,4 (-87,2%***)	1,08 (-18,1%)	0,057 (-47,1%***)	19 (+57,6%)**	568 (-65,2%***)	10,5 (+362%***)
<i>Vj</i>	10,4 (-80,9%***)	1,21 (-44,0%)**	0,042 (-39,7%)**	29 (+18,2%)	580 (-70,0%***)	8,3 (+436%)**

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores de fotossíntese líquida máxima (P_{nmax}), respiração no escuro (R_d), rendimento quântico aparente (α), irradiância de compensação (I_c), irradiância de saturação (I_s) e irradiância incidente para a fotossíntese (Φ). As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados paramétricos e pelo teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. *Nectandra amazonum* (*Na*); *Macrolobium angustifolium* (*Ma*); *Alchornea discolor* (*Ad*), *Brosimum lactescens* (*Bl*), *Cassia reticulata* (*Cr*), *Genipa spruceana* (*Gs*); *Parinari excelsa* (*Pe*); *Cecropia concolor* (*Cc*); *Vismia guianensis* (*Vg*); *Vismia japurensis* (*Vj*).

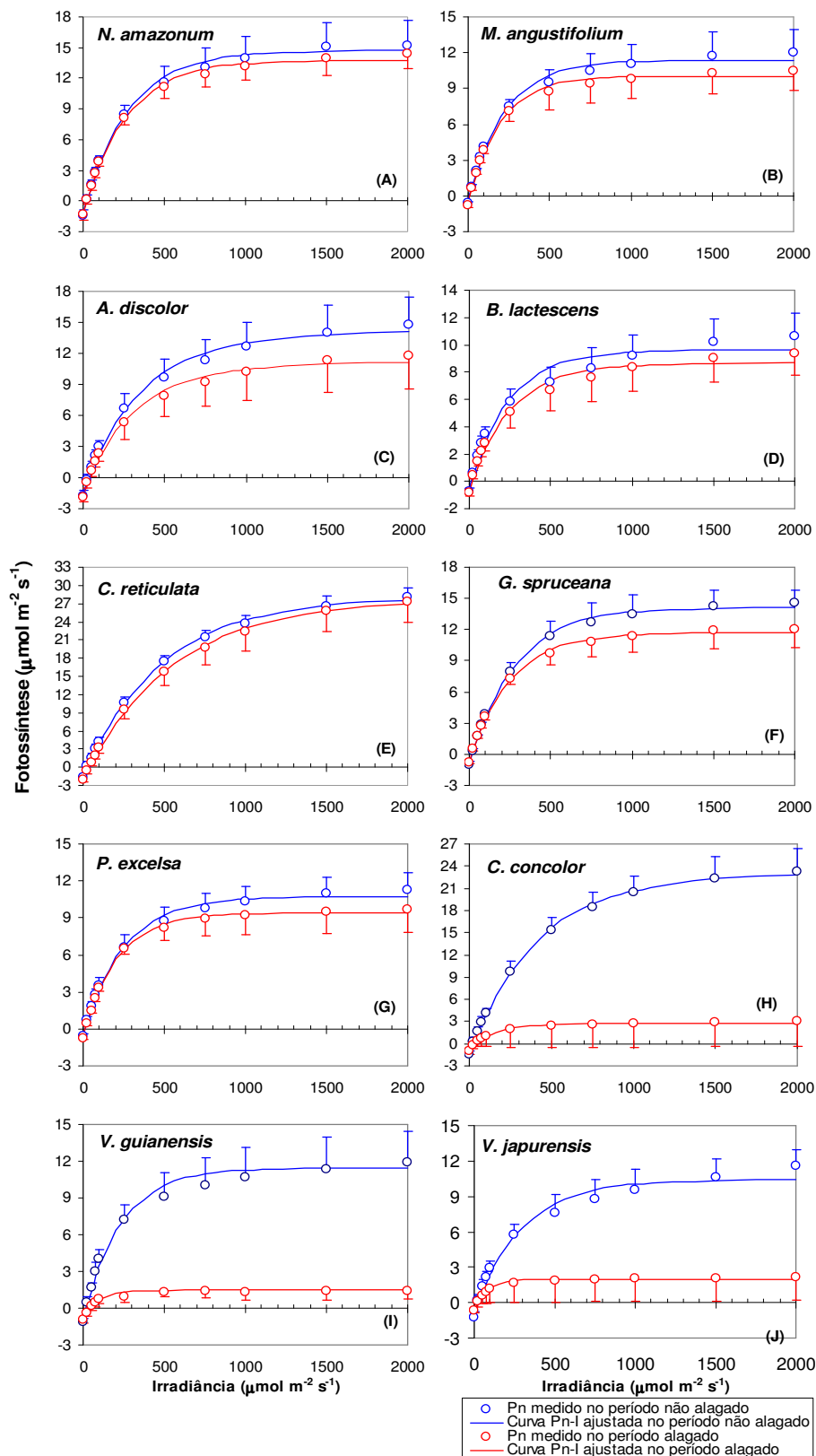


Figura 4. Média \pm Desvio padrão de 10 plantas por espécie por período. Resposta da fotossíntese (P_n) ao aumento da irradiância (I) em dez espécies arbóreas tropicais em dois períodos de alagamento. As curvas P_n - I foram ajustadas pelo modelo exponencial $P_n = (P_{n\max} + R_d) \{1 - \exp[-aI / (P_{n\max} + R_d)]\} - R_d$.

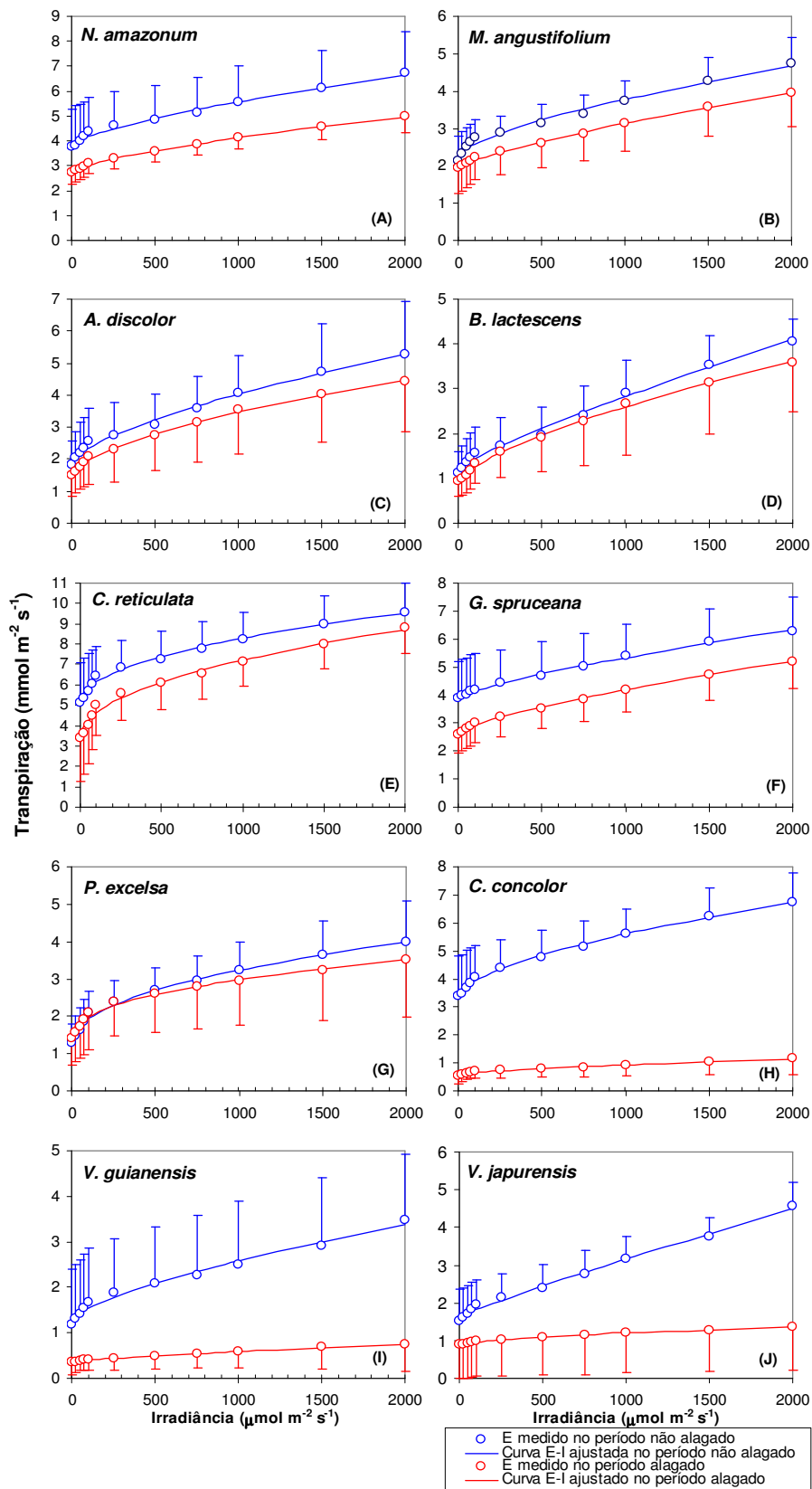


Figura 5. Média \pm Desvio padrão de 10 plantas por espécie por período. Resposta da transpiração (E) ao aumento da irradiância (I) em dez espécies arbóreas tropicais em dois períodos de alagamento. As curvas E-I foram ajustadas pela equação $E = E_0 + aI^b$.

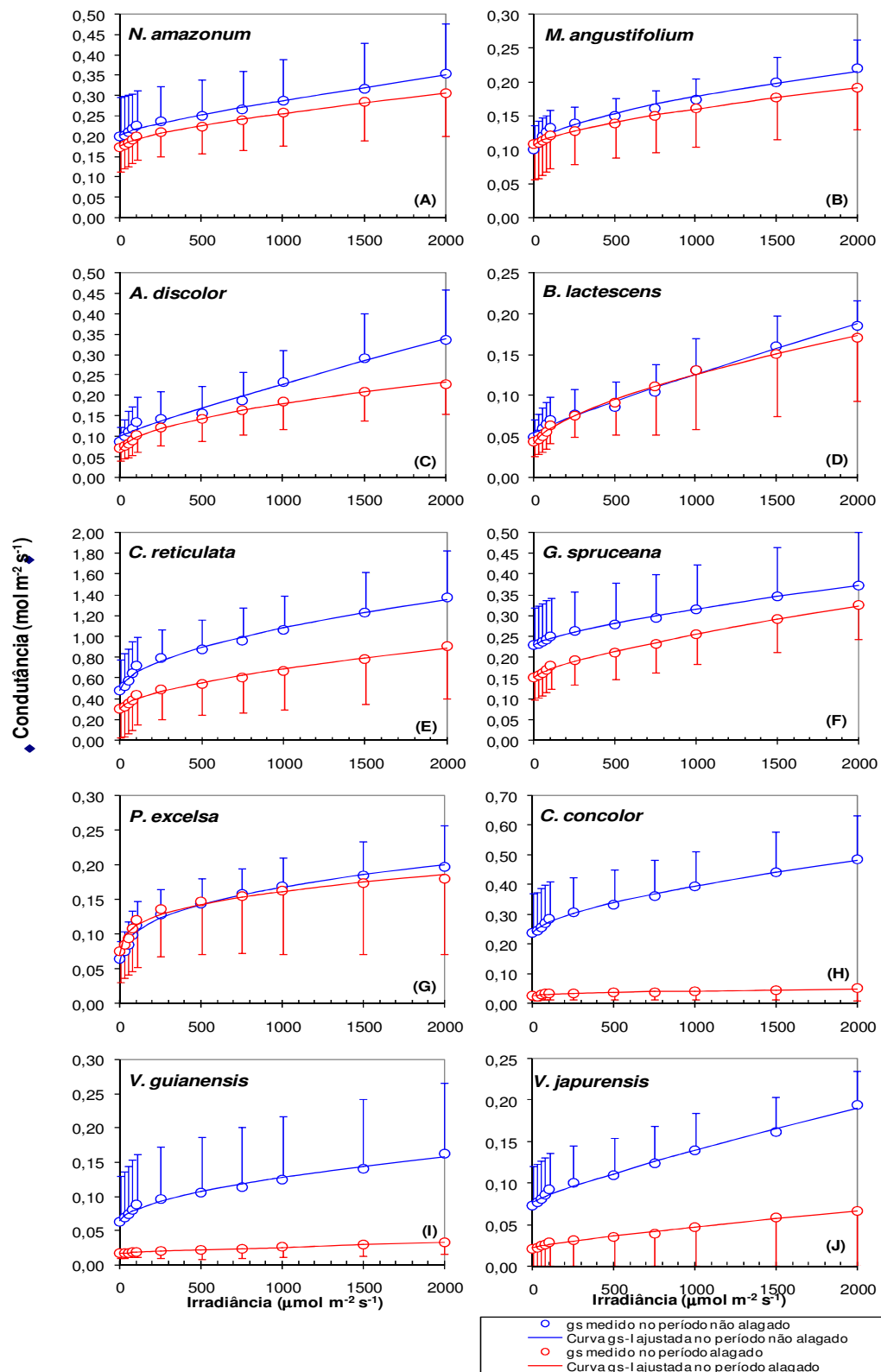


Figura 6. Média \pm Desvio padrão de 10 plantas por espécie por período. Resposta da condutância estomática (g_s) ao aumento da irradiância (I) em dez espécies arbóreas tropicais em dois períodos de alagamento. As curvas g_s - I foram ajustadas pela equação $g_s = g_{s0} + aI^b$.

O rendimento quântico aparente (α) variou de 0,042 (*Vj*) a 0,062 mol CO₂ mol quanta⁻¹ (*Cr*) nas espécies estudadas no período não alagado (Tabela 2). Das espécies tolerantes apenas *Cr* exibiu diminuição significativa de 11,6% sob alagamento. Por outro lado, no período alagado todas as três espécies não tolerantes exibiram diminuição significativa de α que variaram 39,7 a 47,9% quando comparada com o período alagado.

Quanto à irradiância de compensação (I_c) foi verificado que o alagamento induziu aumento significativo em *Ma*, *Cr*, *Cc* e *Vg* e diminuição significativa da irradiância de saturação (I_s) em *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj* (Tabela 3). Adicionalmente, nas espécies não tolerantes foi observada perda da capacidade em utilizar a irradiância no período alagado como apresentado pelo aumento elevado nos valores da quantidade de irradiância incidente que excedeu a quantidade de luz que as plantas foram capazes de utilizar no processo fotossintético (Φ_{2000}) (Tabela 2).

O alagamento também induziu diminuição da transpiração (E_{2000}) em *Na*, *Ma* e *Gs* e da condutância estomática (g_{s2000}) em *Ad* e *Cr*. Nas espécies não tolerantes (*Cc*, *Vg* e *Vj*) o alagamento induziu diminuição nos valores de E e g_s , sendo estes decréscimos mais intensos quando comparados com aqueles observados nas espécies tolerantes (Tabela 3; Fig 5 e 6). Quanto à eficiência no uso da água na irradiância de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (WUE_{2000}) foi observado que as espécies não tolerantes *Cc* e *Vj* exibiram diminuição de seus valores sob alagamento enquanto *Na* exibiu aumento nos valores de WUE_{2000} (Tabela 3). Por sua vez, somente *Na* e *Vj* exibiram mudanças nos valores de máxima eficiência no uso da água (WUE_{max}) resultantes do alagamento. Quanto a irradiância em que ocorre a WUE_{max} não foi observada diferença significativa para as espécies entre os períodos, exceto *Gs* (Tabela 3).

Tabela 3

Efeitos do alagamento sobre os parâmetros de trocas gasosas em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	E_{2000}	g_{s2000}	WUE_{2000}	WUE_{max}	I_{WUEmax}
<i>Na</i>	6,7 (-26,2)**	0,354 (-13,8%)	2,3 (+24,8%)**	2,7 (+22,4%)**	924 (-4,9%)
<i>Ma</i>	4,8 (-16,6%)*	0,220 (-13,1%)	2,6 (+4,0%)	3,2 (+9,1%)	686 (-11,9%)
<i>Ad</i>	5,3 (-16,5%)	0,338 (-32,3%)*	3,1 (-7,7%)	3,7 (-11,9%)	1110 (-18,9%)
<i>Bl</i>	4,1 (-11,9%)	0,186 (-8,1%)	2,6 (+5,6%)	4,1 (-7,4%)	541 (-1,3%)
<i>Cr</i>	9,6 (-8,0%)	1,381 (-34,4%)*	3,0 (+5,5%)	3,1 (+6,7%)	1546 (-0,8%)
<i>Gs</i>	6,3 (-17,2%)*	0,374 (-12,9%)	2,4 (-1,9%)	2,7 (+7,1%)	941 (-20,1%)*
<i>Pe</i>	4,0 (-11,9%)	0,197 (-8,7%)	3,0 (+5,1%)	3,5 (+5,4%)	751 (-0,4%)
<i>Cc</i>	6,7 (-82,4%***)	0,484 (-89,5%***)	3,5 (-41,8%)*	3,7 (-29,0%)	1192 (-26,5%)
<i>Vg</i>	3,5 (-78,3%***)	0,162 (-80,1%***)	3,8 (-22,7%)*	5,6 (-29,0%)	606 (-16,9%)
<i>Vj</i>	4,6 (-70,1%***)	0,195 (-65,7%)**	2,6 (-41,4%)**	3,3 (-45,4%***)	651 (-17,8%)

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores de transpiração (E_{2000}), condutância estomática (g_{s2000}), eficiência no uso da água (WUE_{2000}) na irradiância de $2000\mu\text{mol}$ (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Eficiência no uso da água máxima (WUE_{max}) e irradiância em que a eficiência no uso da água máxima ocorre (I_{WUEmax}). As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados paramétricos e pelo teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. Ver detalhe do nome das espécies na Tabela 1.

3.3. Concentração de nutrientes nas folhas

Quanto aos macronutrientes nas espécies tolerantes, foi observado que o alagamento induziu diminuição significativa nas concentrações de nitrogênio (N) em *Ad*, de fósforo (P) em *Na*, *Cr* e *Pe*, de cálcio (Ca) em *Cr* e de enxofre em *Ad* e *Bl* (Tabela 4). Por outro lado, foi observado aumento significativo nas concentrações de magnésio em *Cr* e de enxofre em *Ma* e *Pe*.

Nas espécies não tolerantes (*Cc*, *Vg* e *Vj*) foi observada diminuição nas concentrações de N, P e Ca (excetuando *Vg*) no período alagado quando comparada com as concentrações desses nutrientes no período seco. Para os demais macronutrientes não foi observada diferença significativa entre os períodos nas espécies *Cc*, *Vg* e *Vj* (Tabela 4).

Quanto às concentrações de micronutrientes e sódio (Na) foi observado em ambos os grupos de espécies tolerantes e não tolerantes o alagamento induziu aumento significativo nas concentrações foliares de ferro (Fe) (*Ma*, *Bl*, *Cr*, *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj*), manganês (Mn) (*Na*, *Ma*, *Ad*, *Bl*, *Gs*, *Pe*, *Vg* e *Vj*) e zinco (Zn) (*Ma*, *Bl*, *Gs*, *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj*) (Tabela 5). A exceção foi observada em *Cr* que exibiu diminuição nas concentrações de manganês sob alagamento. Por outro lado o alagamento induziu significativa diminuição nas concentrações de cobre (Cu) em *Na*, *Ma*, *Bl*, *Gs*, *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj* (Tabela 5). Para o sódio foi observado que as espécies *Gs*, *Vg* e *Vj* exibiram concentrações elevadas comparadas com as demais espécies. Adicionalmente, foi verificado diminuição significativa nas concentrações foliares de sódio em *Cr* e aumento significativo em *Ad*, *Cr*, *Pe*, *Vg* e *Vj* (Tabela 5).

Tabela 4

Efeitos do alagamento sobre as concentrações de macronutrientes em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	N	P	Ca	Mg	K	S
	g kg ⁻¹					
<i>Na</i>	19,65 (-5,4%)	2,06 (-25,9%)*	12,80 (-9,6%)	2,91 (-8,1%)	9,82 (-12,1%)	0,87 (+16,2%)
<i>Ma</i>	15,56 (-3,2%)	1,24 (-8,1%)	8,08 (-14,8%)	3,85 (-6,6%)	8,93 (-7,0%)	0,40 (73,8%)*
<i>Ad</i>	23,18 (-13,9%)*	1,43 (-3,6%)	14,17 (+4,6%)	3,54 (-18,1%)	10,27 (-19,6%)	1,48 (-24,8%)*
<i>Bl</i>	19,81 (-7,9%)	1,04 (-6,5%)	15,76 (-16,4%)	5,40 (+3,1%)	13,90 (+26,6%)	1,10 (-29,3%)*
<i>Cr</i>	42,55 (-1,3%)	3,07 (-47,7%)*	33,30 (-18%)*	4,92(+37,6%)*	19,97 (+7,4%)	2,38 (+4,4%)
<i>Gs</i>	19,56 (-13,7%)	1,28 (+10,5%)	12,04 (-4,3%)	5,80 (-9,2%)	15,53 (-21,9%)	1,38 (+12,2%)
<i>Pe</i>	20,39 (- 4,2%)	1,35 (-15,0%)*	16,00 (-10,9%)	4,01 (-11,9%)	11,09 (-6,0%)	1,13 (+22,5%)*
<i>Cc</i>	28,03 (-20,5%)*	1,99 (-25,5%)*	28,35 (-27,8%)*	7,74 (-18,4%)	14,69 (-10,5%)	1,13 (+26,3%)
<i>Vg</i>	16,62 (-17,3%)*	1,12 (-16,9%)*	8,83 (-18,4%)	2,44 (-10,2%)	5,76 (-10,4%)	1,38 (+4,8%)
<i>Vj</i>	14,12 (-14,5%)*	0,92 (-17,6%)*	7,78 (-20,3%)*	2,24 (-13,3%)	6,79 (-21,3%)	0,97 (+15,5%)

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nas concentrações de nitrogênio (N), fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K) e enxofre (S). As diferenças significativas ($P<0,05$, $P<0,01$ e $P<0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados paramétricos e pelo teste U de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. Ver detalhe do nome das espécies na Tabela 1.

Tabela 5

Efeitos do alagamento sobre as concentrações de micronutrientes e de sódio (Na) em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	Fe	Mn	Zn	Cu	Na
	mg kg ⁻¹				
<i>Na</i>	441 (+48%)	313 (+283%)*	29 (+7%)	22 (-70%)*	479 (-19%)
<i>Ma</i>	41 (+154%)*	24 (+164%)*	11 (+72%)*	13 (-63%)*	296 (+38%)
<i>Ad</i>	236 (-16%)	142 (+66%)*	37 (-15%)	7 (-17%)	288 (+45%)*
<i>Bl</i>	99 (+80%)*	277 (+210%)*	12 (+176%)*	9 (-61%)*	515 (+19%)
<i>Cr</i>	269 (+345%)*	165 (-39%)*	40 (-10%)	34 (-86%)*	1730 (-41%)*
<i>Gs</i>	170 (+40%)	50 (+475%)*	9 (+147%)*	11 (-50%)*	4064 (+45%)
<i>Pe</i>	88 (+113%)*	116 (+90%)*	11 (+71%)*	13 (-52%)*	952 (+32%)*
<i>Cc</i>	104 (+544%)*	142 (+41%)	21 (+71%)*	14 (-64%)*	598 (+35%)
<i>Vg</i>	101 (+116%)*	52 (+52%)*	24 (+132%)*	17 (-58%)*	4360 (+70%)*
<i>Vj</i>	138 (+118%)*	61 (+165%)*	23 (+60%)*	15 (-52%)*	5093 (+27%)*

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nas concentrações de ferro (Fe), manganês (Mn), zinco (Zn) cobre (Cu) e sódio (Na). As diferenças significativas ($P<0,05$, $P<0,01$ e $P<0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados paramétricos e pelo teste U de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. Ver detalhe do nome das espécies na Tabela 1.

3.4. Eficiência no uso de nutrientes

Os maiores valores de eficiência no uso de nitrogênio (PNUE), eficiência no uso de fósforo (PPUE), eficiência no uso de cálcio (PCaUE), eficiência no uso de magnésio (PMgUE) e eficiência no uso de potássio (PKUE) dentre todas as espécies estudadas no período seco foram exibidos por *Cr* e os menores valores para *Bl* (Tabela 6). Nas espécies tolerantes foi observado que o alagamento resultou em diminuição significativa nos valores de PNUE e PMgUE em *Cr* (10%; 35%), de PPUE em *Ad* (27%) e *Gs* (16%), de PCaUE em *Ad* (33%) e PKUE em *Bl* (28%) e *Cr* (17%). Por outro lado observou-se também que o

alagamento resultou em aumento significativo nos valores de PPUE em *Na* (36%) e *Cr* (70%), de PCaUE em *Ma* (20%) e de PKUE em *Na* (15%) e *Gs* (19%) (Tabela 6). Quanto as espécies não tolerantes, *Cc*, *Vg* e *Vj* o alagamento induziu diminuição superior a 78% na eficiência do uso de nutrientes (PNUE, PPUE, PCaUE, PMgUE e PKUE) (Tabela 6).

Tabela 6

Efeitos do alagamento sobre a eficiência no uso de nutrientes em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	PNUE	PPUE	PCaUE	PMgUE	PKUE
	mmol mol ⁻¹ s ⁻¹				
<i>Na</i>	104 (+7%)	2202 (+36%)*	459 (+12%)	1223 (+10%)	583 (+15%)*
<i>Ma</i>	114 (+6%)	3153 (+12%)	627 (+20%)*	798 (+10%)	553 (+10%)
<i>Ad</i>	98 (-18%)	3494 (-27%)*	457 (-33%)*	1109 (-14%)	615 (-12%)
<i>Bl</i>	74 (-1%)	3126 (-3%)	266 (+9%)	470 (-12%)	294 (-28%)*
<i>Cr</i>	185 (-10%)*	5666 (+70%)*	677 (+8%)	2780 (-35%)*	1101 (-17%)*
<i>Gs</i>	129 (+7%)	4351 (-16%)*	599 (-3%)	754 (+2%)	453 (+19%)*
<i>Pe</i>	98 (-11%)	3251 (+0,4%)	356 (-4%)	861 (-3%)	500 (-9%)
<i>Cc</i>	156 (-83%)*	4862 (-82%)*	441 (-82%)*	980 (-84%)*	831 (-85%)*
<i>Vg</i>	135 (-85%)*	4437 (-85%)*	727 (-84%)*	1598 (-86%)*	1088 (-86%)*
<i>Vj</i>	112 (-80%)*	3800 (-79%)*	580 (-78%)*	1222 (-80%)*	649 (-78%)*

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores de eficiência no uso de nitrogênio (PNUE), fósforo (PPUE), cálcio (PCaUE), magnésio, (PMgUE) e potássio (PKUE). As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados paramétricos e pelo teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. Ver detalhe do nome das espécies na Tabela 1.

4. Discussão

As espécies estudadas apresentaram diferença quanto à capacidade de tolerar e sobreviver sob condições de alagamento. Estes resultados indicam que se por um lado as plantas de *Na*, *Ma*, *Ad*, *Bl*, *Cr*, *Gs* e *Pe* conseguiram ajustar seu metabolismo para tolerar os dois períodos de alagamento analisados as plantas de *Cc*, *Vg* e *Vj* não exibiram estratégias adequadas nem para sobreviver as condições adversas do alagamento.

Esse estudo demonstrou que o alagamento induziu uma redução nas trocas gasosas foliares nas espécies estudadas, com redução de P_{nmax} , E_{2000} e g_{s2000} bem mais intensas nas espécies não tolerantes comparada com as espécies tolerantes. O mesmo comportamento para P_{nmax} foi observado em outros estudos no qual a redução de P_{nmax} foi mais drástica em espécies não tolerantes que em espécies tolerantes (Pezeshki, 2001; Kozłowski, 1997; Gravatt and Kirby, 1998). Neste estudo, a redução de P_{nmax} nas espécies tolerantes variaram de 0,9 a 21,2% sendo estes valores mais baixos do que os encontrados em outros estudos. Comparando-se os valores de fotossíntese encontrados em espécies arbóreas crescendo sob ambientes alagados, diversos autores observaram uma diminuição de 5 a 87% na taxa fotossintética quando comparada com plantas crescendo em ambiente oxidado (Pezeshki and

Anderson, 1997; DeLaune et al., 1998; Pezeshki and DeLaune, 1998; Anderson and Pezeshki, 1999). Em espécies arbóreas da Amazônia tolerantes ao alagamento tem sido observada redução da assimilação de CO₂ que variaram de 7,8 - 10,5 (em espécies pioneiras como *Cecropia latiloba* e *Senna reticulata*) a 18,7 - 49,2% (em espécies não pioneiras como *Nectandra amazonum*, *Crateva benthami*, *Tabebuia barbata*, *Vitex cymosa*) em plantas sob alagamento quando comparada com o período não alagado. (Parolin, 2000; Parolin et al., 2004).

A semelhança de P_{nmax}, a redução de E₂₀₀₀ devido ao alagamento foi mais intensa nas espécies não tolerantes que nas tolerantes. A intensa redução nos valores de P_{nmax} e de E₂₀₀₀ nas espécies não tolerantes foi acompanhada por um intenso fechamento dos estômatos, como demonstrado pelos baixos valores de g_{s2000} no período alagado, sugerindo que boa parte da diminuição das trocas de CO₂ e de água entre as folhas e a atmosfera foi regulada pelo estômato. Esse resultado também pode ser observado nas curvas de resposta Pn-I, E-I e g_s-I (Figuras 4, 5 e 6). Resultados semelhantes foram observados por Pezeshki et al. (1996) e Li et al. (2007) estudando espécies tolerantes e não tolerantes, no qual concluíram ser a limitação estomática um fator crucial para a redução das trocas gasosas no período alagado. Contudo, enquanto em alguns estudos tem sido verificado significativa redução de P_{nmax} acompanhado pela redução de g_s (Sena Gomes and Kozlowski, 1986, 1988; Nuñez-Elisea et al., 1999), outros tem observado um aumento em g_s em espécies florestais tropicais sob alagamento (Parolin et al., 2001).

Nas espécies estudadas a diminuição de g_s pode estar relacionada com a diminuição da permeabilidade da raiz e da condutividade hidráulica da raiz sob hipoxia / anoxia, já que a diminuição da condutividade hidráulica da raiz pode aumentar a tensão interna de água, reduzindo o turgor da folha e conseqüentemente a condutância estomática (Davies and Flore, 1986; Pezeshki, 2001, Mielke et al., 2003). Outra explicação para a redução de g_s pode ser a produção de ácido absísico nas raízes ou nas folhas mais velhas, já que este hormônio tem sido apontado como um importante mecanismos responsável pelo fechamento estomático em condições de alagamento (Zhang and Davies, 1986; Zhang and Zhang, 1994; Yordanov et al., 2005). Esse mecanismo nas plantas está relacionado com a prevenção da perda de água excessiva através da transpiração, mantendo um equilíbrio hídrico positivo na planta já que a inundação pode reduzir bastante a capacidade de absorção de água pelas raízes, a semelhança da falta de água (Kozlowski, 1997; Pezeshki, 2001).

Associado ao fechamento estomático, outro fator que tem sido relacionado com a redução da fotossíntese em algumas espécies sob alagamento é a diminuição do rendimento

quântico aparente (Pezeshki, 1994; Parolin et al., 2001). Contudo, em muitos casos as mudanças nos valores de α entre o período alagado e não alagado não são significativa (Mielke et al., 2003; Li et al., 2007) Nesse estudo, com exceção de *Cr* não foi observada diferença significativa entre os períodos nos valores de α nas espécies tolerantes. Por outro lado, a semelhança de P_{max} , a redução de α foi significativa e mais intensa nas espécies não tolerantes, indicando que a etapa fotoquímica das espécies não tolerantes também foi afetada pelo alagamento.

O aumento de R_d em *Cr* e *Ma* pode ter sido decorrente de mudanças anatômicas observadas nessas espécies tais como hipertrofia de lenticelas (*Ma* e *Cr*) e raízes adventícias (produzida em profusão por *Cr*). Essas mudanças anatômicas estão comumente relacionadas a mecanismos de resposta a adaptação ao alagamento (Pezeshki, 1994; Lopez and Kursar, 2003). Adaptações morfológicas expressas na formação de raízes adventícias, e lenticelas hipertrofiadas e aumento na formação de aerênquima são freqüentes em espécies tolerantes a alagamento. Essas adaptações minimizam os efeitos da baixa disponibilidade de O_2 nos processos fisiológicos em algumas espécies tropicais (Nuñez-Elisea et al., 1999). Em estudo sobre tolerância ao estresse anaeróbico, Parolin (2001) estudando seis espécies nativas da várzea amazônica observou que algumas espécies apresentaram a capacidade de desenvolver raízes adventícias quando submetidas ao alagamento. A aeração adicional proporcionada por essas formações diminui a deficiência de oxigênio, permitindo a manutenção e até mesmo o aumento da atividade fotossintética (Waldhoff et al., 1998; Piedade et al., 2000). As lenticelas hipertrofiadas são conectadas por uma continuidade de espaços intercelulares no tecido cortical e floemático. Segundo Reid e 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, as lenticelas hipertrofiadas podem auxiliar na liberação de compostos tóxicos como o etanol e acetaldeído, contribuindo para a diminuição das injúrias causadas pelo alagamento (Kawase, 1981; Pimenta et al., 1994).

Nas espécies *Ma* e *Cr*, o aumento de R_d influenciou no aumento de I_c sob alagamento enquanto nas espécies não tolerantes o valor de I_c diminuiu como resultado de uma diminuição mais intensa dos valores de α quando comparada com R_d . Quanto a quantidade de irradiância incidente que excedeu a quantidade de luz que as plantas foram capazes de utilizar no processo fotossintético (ϕ_{2000}) foi verificado que as espécies não tolerantes exibiram grande aumento sob alagamento. Esse aumento em ϕ_{2000} está associado com a diminuição da fotossíntese, já que com a redução da capacidade em utilizar a irradiância nos processos de

assimilação de carbono a quantidade de energia livre é aumentada podendo ser direcionada para outros processos metabólicos que trazem prejuízos a planta com a produção de espécies reativa de oxigênio. Além disso, a perda da capacidade fotossintética e o desbalanço quanto a utilização da energia luminosa na fotossíntese podem ter acarretado na diminuição do rendimento quântico aparente como claramente observado nas plantas não tolerantes.

Além das trocas gasosas e do metabolismo do carbono, a nutrição das plantas também pode ser influenciada pela baixa disponibilidade de O_2 no solo associado às condições de redução do solo (Pezeshki et al., 1999; Gibbs and Greenway, 2003). Muitos fatores tais como as características físico-químicas do solo, concentração de nutrientes no solo, desenvolvimento e estado fisiológico da planta, e a capacidade de tolerância a ambientes alagados são importantes (Kozłowski, 1997; Pezeshki et al., 1999). A alta redução das condições do solo pode dirigir a inibição da absorção e transporte de nutrientes nas plantas devido à disfunção e/ou morte de raízes (DeLaune et al., 1998). Sob baixas tensões de O_2 a absorção de nutrientes pode ficar limitada pela diminuição da produção de ATP, acarretando na deficiência nutricional de alguns nutrientes como o N, P e K (Barrett-Lennard et al., 1999). Nas espécies estudadas a diminuição de N e P foi evidente em algumas espécies, especialmente, nas espécies não tolerantes. Dentre as espécies tolerantes *Ad* exibiu diminuição significativa de N e *Na*, *Cr* e *Pe* redução das concentrações de P no período alagado. Quanto as concentrações de K não foi observada mudança significativa em nenhuma espécie. Em alguns estudos as mudanças nas concentrações de N em espécies tolerantes têm sido bem variadas podendo ser observado que em alguns casos o alagamento induziu redução significativa (de 20-25% - *Senna reticulata*, *Tabebuia barbata*, *Vitex cymosa*), mas em outros o alagamento induziu aumento (+32% em *Nectandra amazonum*) (Parolin et al., 2002). No que se refere as concentrações de P, sabe-se que sua disponibilidade e a absorção pelas plantas está intrinsecamente relacionada com o tipo do solo e a duração do alagamento. Sendo assim, em solos alcalinos tem-se observado que o alagamento pode induzir aumento na disponibilidade de P e conseqüentemente ser mais absorvido pelas plantas. Contudo, com o tempo, a absorção pode diminuir devido a disfunções, danos e morte de raízes (Kozłowski, 1984). A semelhança desse estudo, outros trabalhos tem demonstrado diminuição das concentrações foliares de P como conseqüência do alagamento (Topa and Cheeseman, 1993; Chen et al., 2005). Outro fator que pode ter contribuído para a diminuição na concentração foliar de P é o aumento da disponibilidade de Fe que pode interferir na absorção e na imobilização de P nas raízes e conseqüentemente seu transporte para as folhas (McKevlin et al., 1987). Quanto a concentração de K, apesar da tendência de diminuição nas concentrações

de K no período alagado, não houve diferença significativa. Por outro lado, a concentração de Na aumentou em várias espécies, excetuando *Na* e *Cr*. Esse aumento nas concentrações de Na pode ser explicada pela diminuição da seletividade da absorção de K^+/Na^+ no período alagado que favorece absorção de Na^+ em detrimento do K^+ (Thomson et al., 1989; Armstrong and Drew, 2002). Resultados semelhantes foram observados em vários trabalhos (Barrett-Lennard et al. 1999; Smethurst et al., 2005). Quanto as concentrações de Ca foi observada diminuição significativa em *Cr*, *Cc* e *Vj*. A diminuição de Ca, apesar da sua baixa disponibilidade, também foi observado em folhas de lucena (Smethurst et al., 2005). O cálcio também participa de processos de estabilidade de membranas e com a formação do complexo cálcio / calmodulina (Ca^{2+}/CaM) estimula a síntese da enzima descarboxilase do glutamato (GAD), responsável pelo acúmulo do γ -aminobutirato (Gaba) em plantas sujeitas ao alagamento (Aurisano et al., 1995). E por fim, sob hipoxia, o Ca em associação ao etileno tem sido apontado como um elemento importante na percepção desse estresse (He et al., 1996).

As mudanças nas concentrações de S foram diferentes entre as espécies no qual algumas exibiram aumento e outras diminuição no período alagado. O enxofre é importante por participar dos aminoácidos metionina e cisteína e de várias proteínas, como as proteínas Fe-S. Em ambientes alagados, a elevada concentração de H_2S pode inibir o processo fotossintético das plantas (Pezeshki et al., 1991). Esse decréscimo na fotossíntese tem sido atribuído à interrupção das reações luminosas e/ou fotofosforilação (Shimazaki and Sugahara, 1980; Wellburn et al., 1981), e a alterações na atividade de enzimas fotossintéticas (Dropff, 1987).

Sob condições de alagamento pode ocorrer o aumento do potencial reduzido do solo que por sua vez pode contribuir para um decréscimo do pH e um aumento na disponibilidade de Zn e das formas reduzidas de Mn e Fe, e de sulfeto tóxico (Gries et al., 1990). Esse aumento na disponibilidade de Zn, Mn e Fe no solo por sua vez pode ter favorecido o aumento nas concentrações foliares de Fe, Mn e Zn no período alagado na maioria das espécies. Por outro lado, o alagamento induziu a diminuição das concentrações foliares de Cu. Plantas crescendo em solos alagados podem apresentar um aumento nas concentrações de Fe e Mn no citossol promovendo danos na estrutura de algumas enzimas (Drew, 1990), já que a solubilidade de Fe^{+2} e Mn^{+2} aumenta consideravelmente sob alagamento (Ponnamperuma, 1972). Sendo assim, as concentrações de Fe e Mn podem alcançar níveis tóxicos para as plantas, podendo afetar vários processos metabólicos. Sob alagamento o aumento da absorção de Fe^{2+} pode conduzir à formação de radicais de superóxido e radicais de hidroxila por meio de uma reação catalisada pelo Fe em raízes, causando redução na síntese de proteína, aumento

na peroxidação de lipídios e danos celulares nas raízes (Hendry and Brocklebank, 1985; Chen and Qualls, 2003). Quanto ao Zn, seu excesso, como pode ocorrer em ambientes inundados, pode causar alterações nos processos vitais de crescimento, tais como a fotossíntese e a biossíntese de clorofilas (Doncheva et al., 2001) e na integridade das membranas (De Vos et al., 1991).

A eficiência no uso dos nutrientes pode ser um importante indicador para se entender a integração do metabolismo do carbono e de outros nutrientes e a capacidade da planta em captar e utilizar carbono e nutrientes sob diferentes condições ambientais (Santos Junior et al., 2006). Nesse estudo, a eficiência no uso de nutrientes foi mais afetada nas plantas não tolerantes que apresentaram alta redução no período alagado. A forte redução observada na eficiência do uso de nutrientes nas espécies não tolerantes foi mais influenciada pela redução da fotossíntese que por mudanças nas concentrações foliares.

5. Conclusão

Nas espécies estudadas foram observadas diferenças entre o percentual de sobrevivência, fato que resultou em dois grupos distintos de plantas quanto às taxas de sobrevivência. A sobrevivência foi superior a 90% e inferior a 20% para as espécies tolerantes e intolerantes, respectivamente. Quanto à fisiologia, foi demonstrado que o alagamento reduziu a assimilação de carbono e a transpiração tanto nas espécies tolerantes quanto nas espécies não tolerantes, sendo que nas espécies não tolerantes a redução média foi da ordem de 85% para P_{nmax} e 76% para E_{2000} , enquanto que nas espécies tolerantes o decréscimo de P_{nmax} e E_{2000} foi de apenas 11% e 15%, respectivamente. Essas diminuições de P_{nmax} e E_{2000} nas espécies não tolerantes puderam ser atribuídas, em grande parte, ao fechamento estomático, devido à redução média de 75% nos valores de g_{s2000} . Adicionalmente, possíveis danos causados ao aparato fotoquímico, como apresentado pela diminuição de α também podem ter contribuído para a redução da fotossíntese. Nas espécies tolerantes as mudanças nas trocas gasosas e nas características fotossintéticas foram sutis o suficiente para serem caracterizadas apenas como ajustes funcionais. Quanto ao *status* nutricional, o alagamento induziu diminuição nas concentrações de N, P e Cu e aumento nas concentrações de Fe, Mn Zn e Na nas espécies durante o período alagado em ambos os grupos. No que tange a eficiência no uso de nutrientes, as espécies não tolerantes exibiram intensa redução no período alagado, que pode está associado ao baixo conteúdo energético nas raízes necessário para absorção de nutrientes, sendo o principal motivo para esta implicação à redução da capacidade em assimilar carbono.

Bibliografia²

- Anderson, P.H., Pezeshki, S.R., 1999. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica* 37, 543-552.
- Armstrong, W., Drew, M.C., 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In *Plant Roots: the Hidden Half*, Eds Waisel, Y., Eshel, A. Kafkafi, U. pp. 729–761. Marcel Dekker, New York.
- Aurisano, N., Bertani, A., Reggiani, R., 1995. Involvement of calcium and calmodulin in protein and amino acid metabolism in rice roots under anoxia. *Plant Cell Physiol.* 36(8), 1525-1529.
- Balslev, H., Luteyn, J., Oellgaard, B., Holm-Nielsen, L.B., 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* 92: 37–57.
- Barrett-Lennard, E.G, Ratingen, P.V., Mathie, M.H., 1999. The developing pattern of damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) due to the combined stresses of salinity and hypoxia: experiments under controlled conditions suggest a methodology for plant selection. *Aust. J. Agr. Res.* 50, 129–136.
- 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, 369–393.
- Chen, H., Qualls, R.G., 2003. Anaerobic metabolism in the roots of seedlings of the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Environ. Exp. Bot.* 50, 29–40.
- Chen, H., Qualls, R.G., Blank, R.R., 2005. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany* 82, 250–268
- Davies, F.S., Flore, J.A., 1986. Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of high bush blueberry. *Physiol. Plant.* 67, 545-551.
- De Vos, C.H.R., Schat, H., De Waal, M.A.M., Voorja, R., Ernst, W.H.O., 1991. Increased resistance to copper-induced damage of root cell plasmalemma in copper tolerant *Silene cucubalus*. *Physiol Plant*, 82, 523-528.
- DeLaune, R.D., Pezeshki, S.R., Lindau, C.W., 1998. Influence of soil redox potential on nitrogen uptake and growth of wetland oak seedlings. *J. Plant Nutr.* 21, 757-768.

² Escrito conforme as normas da revista *Forest Ecology and Management*

- Doncheva, S., Stoyanova, Z., Velikova, V., 2001. The influence of succinate on zinc toxicity of pea plant. *J. Plant Nutr.* 24, 789-806.
- Drew, M.C., 1990. Sensing soil oxygen. *Plant Cell Environ.* 13, 681-693.
- Drew, M.C., 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 223-250.
- Dumont, J.F., Lamotte, S., Kahn, F., 1990. Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *For. Ecol. Manage.* 33/34, 125–139.
- Fearnside, P.M., 1995. Hydroelectric dams in the Brazilian Amazon as sources of greenhouse gases. *Environ. Conserv.* 22(1), 7-19.
- Fearnside, P.M., 2002. Greenhouse gas emissions from a hydroelectric reservoir (Brazil's Tucuruí Dam) and the energy policy implications. *Water, Air and Soil Pollution* 133, 69-96.
- Fearnside, P.M., 2005. Brazil's Samuel dam: Lessons for hydroelectric development policy and the environment in Amazonia. *Environ. Manage.* 35(1), 1-19.
- Fearnside, P.M., 2006. Dams in the Amazon: Belo Monte and Brazil's hydroelectric development of Xingu river basin. *Environ Manage.* xx(x),1-13.
- Ferreira, L.V., Stholgren, T.J., 1999. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia. *Oecologia* 120:582–587
- Gentry, A.H., 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biol.* 15, 1–83.
- Gentry, A.H., 1992. Tropical forest biodiversity distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 6, 19–28.
- Gibbs, J., Greenway, H., 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct. Plant Biol.* 30, 1–47.
- Gravatt, D.A., Kirby, C.J., 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiol.* 18, 411-417.
- Graven, E.H., Attoe, O.J., Smith, D., 1965. Effect of liming and flooding on manganese toxicity in alfalfa. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29, 702–706.
- Gries, C.L., Kappen, L., Losch, R., 1990. Mechanism of flood tolerance in reed (*Phragmites australis*). *New Phytol.* 114, 589-593.

- Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research—Atmospheres* 107, 8038.
- He, C.J., Finlayson, S.A., Drew, M.C., Jordan, W.R., Morgan, P.W., 1996. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of *Zea mays* subjected to mechanical impedance and hypoxia. *Plant Physiol.* 112, 1679-1685.
- Hendry, G.A.F., Brocklebank, K.J., 1985. Iron-induced oxygen radical metabolism in waterlogged plants. *New Phytol.* 101, 199–206.
- Iqbal, R.M., Rao, A.R., Rasul, E., Wahid, A., 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (Ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc., New York, U.S.A., pp. 803–810.
- Joly, C.A., Crawford, R.M.M., 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33, 799–809.
- Jones, R., 1972. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging: V. The uptake of iron and manganese by dune and dune slack plants. *J. Ecol.* 60, 131–139.
- Junk, W.J., 1993. Wetlands of tropical South America. In: Whigham, D. F.; Hejny, S.; Dykyjova, D. (eds). *Wetlands of the World*. Kluwer Publishers, The Netherlands, pp. 679-739.
- Kawase, M., 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Hort. Sci.* 16, 30-34.
- Kozlowski, T.T., 1984. Plant responses to flooding of soil. *Bioscience* 34, 162–167.
- Kozlowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Mon.* 1, 1-29.
- Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G., 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. In: Kozlowski, T. T. (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, pp. 165-193.
- Li, M., Yang, D., Li, W., 2007. Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. *Photosynthetica* 45(2), 222-228.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 2003. Does flood tolerance explain tree species diversity in seasonally flooded habitats? *Oecologia* 136,193–204
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 2007. Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* 154,35–43.

- Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Stat.* 18, 50–60.
- Marques, M.C.M., Joly, C.A., 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrofila do sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 23, 107–112.
- Mielke, M.S., Almeida, A-A.F., Gomes, F.P., Aguilar, A.G., Mangabeira, P.A.O., 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 50, 221–231
- Nevo, E., 1993. Adaptive speciation at the molecular and organismal levels and its bearing on Amazonian biodiversity. *Evolución Biológica* 7, 207–249.
- Nishio, J.N., 2000 Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement. *Plant Cell Environ.* 23, 539-548.
- Nuñez-Elisea, R., Schaffer, B., Fisher, J.B., Colls, A.M., Crane, J.H., 1999. Influence of flooding on net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. *Ann. Bot.* 84, 771-780.
- Parolin, P., 2000. Phenology and CO₂ assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *J. Tropical Ecol.* 16, 465–473.
- Parolin, P., Junk, W.J., Piedade, M.T.F., 2001. Gas exchange of six tree species from Central Amazonian floodplains. *Tropical Ecol.* 42(1), 15-24.
- Parolin, P., 2002. Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian floodplains. *Phyton* 42, 169–186.
- Parolin, P., De Simone, O., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kesselmeier, J., Kleiss, B., Schmidt, W., Piedade, M.T.F., Junk, W.J., 2004. Central Amazonian Floodplain Forests: Tree Adaptations in a Pulsing System. *The Botanical Review* 70(3), 357–380.
- Pezeshki, S. R., DeLaune, R. D., Pan, S. Z., 1991. Relationship of soil hydrogen sulfide level to net carbon assimilation of *Panicum hemitomon* and *Spartina patens*. *Vegetatio* 95, 159-166.
- Pezeshki, S.R., 1994. Plant response to flooding. In: Wilkinson, R.E. (Ed.), *Plant-Environment Interactions*. Marcel Dekker, New York, pp. 289-321.
- Pezeshki, S.R., 1995. Plant responses to flooding. In: Wilkinson, R.E. (Ed.), *Plant-Environment Interactions*. Marcel Dekker, New York, pp. 289–321.
- Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., Delaune, R.D., 1996. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. – *Tree Physiol.* 16, 453-458.

- Pezeshki, S.R., Anderson, P.A., 1997. Responses of three bottomland wood species with different flood-tolerance capabilities to various flooding regimes. *Wetland Ecol. Manage.* 4, 245-256.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D. 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. *Environ. Exp. Bot.* 40, 123-133.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., Anderson, P.D., 1999. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. *J. Plant Nutr.* 22, 1481-1494.
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46, 299-312.
- 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. (Eds.), *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, pp. 209–234.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J., Parolin, P., 2000. The flood and photosynthetic response of trees in a White water floodplain (várzea) of the Central Amazon, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limmol.* 27, 1734-1739.
- Pimenta, J.A., Orsi, M.M., Medri, M.E., 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Coleus blumei* Benth. Submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. *Rev. Bras. Biol.* 53(4), 427-433.
- Ponnamperuma, F.N., 1972. The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24, 29–96.
- Prance, G.T., 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. *Brittonia* 31, 26–38.
- Reid, D.M., Bradford, K.J., 1984. Effects of flooding on hormone relations. In: Kozłowski, T. T. (Ed). *Flooding and plant growth*. Academic Press, London. pp. 195-219.
- Santos Junior, U.M., Gonçalves, J.F.C., Feldpausch, T.R., 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 226:299-309.
- Sena Gomes, A.R., Kozłowski, T.T., 1986. Effect of flooding on water relations and growth of *Theobroma cacao* var. catongo seedlings. *J. Hort. Sci.* 61, 265-276.
- Sena Gomes, A.R., Kozłowski, T.T., 1988. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. *Biotropica* 20, 286-293.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B., Chen, H.J., 1968. A comparative study of various tests of normality. *J. Am. Stat. Assoc.* 63, 1343–1372

- Sippel, S.J., Hamilton, S.K., Melack, J.M., Novo, E.M.M., 1998. Passive microwave observations of inundation area and the area/stage relation in the Amazon river floodplain. *Intern. J. Remote Sens.* 19, 3055–3074.
- Smethurst, C.F., Garnett, T., Shabala, S., 2005. Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil* 270, 31–45
- Sousa, C.A.F., Sodek, L., 2002. The metabolic response of plants to oxygen deficiency. *Brazilian J. Plant Physiol.* 14(2), 83-94.
- ter Steege, H., 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100, 356–367.
- Thomson, C.J., Atwell, B.J., Greenway, H., 1989. Response of wheat seedlings to low O₂ concentrations in nutrient solution: II. K⁺/Na⁺ selectivity of root tissue of different age. *J. Exp. Bot.* 40, 993–999.
- Topa, M.A., Cheeseman, J.M., 1993. P uptake and transport to shoots in *Pinus serotina* seedlings under aerobic and hypoxic growth conditions. *Physiol. Plant* 87, 125–133.
- 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. Environ.*, 24: 237-252.
- Wellburn, A.R., Higginson, C., Robinson, D., Walmsley, C., 1981. Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulphur dioxide plus nitrogen dioxide upon plants. *New Phytol.* 88, 223-237.
- Yordanova, R.Y., Uzunova, A.N., Popova, L.P., 2005. Effects of short-term soil flooding on stomatal behaviour and leaf gas exchange in barley plants. *Biol. Plant.* 49, 317-319.
- Zhang, J., Davies, W.J., 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomata of flooded plants. *J. Exp. Bot.* 37, 1479-1491.
- Zhang, J., Zhang, X., 1994. Can early wilting of old leaves account for much of the ABA accumulation in flooded pea plants? *J. Exp. Bot.* 45, 1335-1342.

Capítulo II. Efeitos do alagamento sobre a fluorescência da clorofila *a* em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central³

1. Introdução

Em diversas regiões do planeta, o alagamento do solo e os fatores relacionados à inundação são muitas vezes grandes entraves para a sobrevivência e para o estabelecimento das plantas. Quando ocorre de maneira artificial o alagamento em ambientes florestais tem aumentado significativamente o grau de estresse fisiológico causado a vegetação. Dentre as ocorrências artificiais, a construção de barragens (e.g. barragens de usinas hidrelétricas (UHE)), a construção de canais de água e o desvio de rios do seu leito original contribuem substancialmente para impactar as plantas na sua fisiologia e no seu metabolismo (Dat et al., 2004). Além disso, com as mudanças no clima, as inundações vêm ganhando maior relevância, pois alguns cientistas têm demonstrado que a diminuição da cobertura florestal pode aumentar a frequência e a severidade das inundações nos próximos anos (Bradshaw et al., 2007).

Na Amazônia, o estudo da resposta das plantas ao alagamento e seus efeitos sobre as plantas é de suma importância, considerando que muitas espécies vegetais vivem em áreas alagáveis. Os ambientes inundáveis, de forma natural, na Amazônia podem ser divididos em várzea e igapó (Prance, 1979) ocupando áreas equivalentes a 200.000 e 100.000 km², respectivamente (Junk, 1993). Por sua vez, atividades antrópicas como a construção de hidrelétricas podem ser responsáveis por inundar uma área de floresta equivalente a 100.000 km² na Amazônia brasileira (Fearnside, 1995), expondo a vegetação que anteriormente crescia em condições não alagadas ao estresse pelo déficit de oxigênio.

Assim, as atividades antrópicas (e.g. desmatamento; construção de hidrelétricas) e sua influência nas mudanças do clima podem promover alterações significativas sobre ambientes florestais em equilíbrio, fazendo com que a sobrevivência, o estabelecimento e a continuidade das espécies no sistema estejam relacionados com sua estratégia e capacidade em ajustar seu metabolismo as novas condições ambientais (i.e. áreas alagadas) (Parolin, 2001, 2003; De Simone et al., 2003; Ferreira et al., 2007).

Nesse cenário, a investigação das estratégias das espécies em captar e utilizar os recursos primários como luz, água, oxigênio e CO₂, e em regular seu metabolismo são

³ Escrito conforme as normas da revista *Environmental and Experimental Botany*

importantes para a compreensão do porque algumas plantas conseguem sobreviver e se estabelecer em áreas alagadas e outras não. Uma das maneiras de se estudar as mudanças no metabolismo das plantas causadas por condições de estresse é a análise do desempenho fotossintético associado à eficiência na captura e utilização da energia disponível. Assim, esse trabalho adquire relevância no estudo de espécies arbóreas que na ausência de mudanças sazonais extremas de temperatura, irradiância e deficiência hídrica crescem em áreas alagáveis, já que a hipoxia ou em casos extremos, como a anoxia se caracteriza fator ambiental bastante limitante a sobrevivência, ao estabelecimento e ao desempenho das plantas nesses ambientes (Rengifo et al., 2005).

Para analisar o desempenho das plantas aos diferentes tipos de estresse a técnica da fluorescência da clorofila *a* tem sido amplamente utilizada. A análise da fluorescência da clorofila *a* é uma ferramenta rápida, fácil e não destrutiva de avaliação do desempenho fotossintético das plantas, fornecendo dados precisos e objetivos sobre a eficiência fotoquímica e os processos termais envolvidos na conversão da energia luminosa sob diferentes condições de estresse, a saber: geada (Strauss et al., 2006), deficiência hídrica (Oukarroum et al., 2007; van Heerden et al., 2007), metais pesados (Appenroth et al., 2001), irradiância (Gonçalves et al., 2005; Gonçalves and Santos Junior, 2005a, b; Gonçalves et al., 2007), deficiência nutricional (Morales et al., 2000), ozônio (Clark et al., 2000; Bussotti et al., 2006), salinização (Misra et al., 2001) e temperatura (De Ronde et al., 2004; Parpanova et al., 2004). Adicionalmente, em alguns trabalhos têm sido estudado os efeitos do alagamento sobre os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (Smethurst et al., 2005; Panda et al., 2006). Contudo ainda são escassos os trabalhos relacionados ao efeito do alagamento sobre espécies arbóreas tropicais crescendo em seus ambientes naturais (Parolin, 2001; Waldhoff et al., 2002; Rengifo et al., 2005) e com um nível de detalhamento baseado nas investigações mais atuais que contemplem as descobertas dos últimos anos (ver Strasser et al., 2004; Lazar, 2006).

Portanto, o objetivo desse trabalho foi investigar as mudanças provocadas pelo efeito do alagamento nas concentrações de pigmentos e na fluorescência da clorofila *a* em espécies tolerantes e não tolerantes ao alagamento na Amazônia Central. Para este fim, foram analisadas a eficiência na captura e no uso da energia luminosa e o desempenho por meio da análise das mudanças nas concentrações das clorofilas e dos carotenóides, das mudanças no comportamento dos transientes OJIP de fluorescência da clorofila *a*, dos parâmetros de fluorescência e do índice de desempenho.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em áreas alagadas pelo rio Uatumã, a montante e a jusante da barragem da Usina Hidrelétrica (UHE) de Balbina, Presidente Figueiredo-AM (01° 55'S e 59° 28' W). Segundo a classificação de Koppen, o clima da região é do tipo Amw designativo de clima tropical chuvoso quente e úmido, com chuvas predominantemente de verão e alta umidade relativa do ar. No período em que o experimento foi realizado (2005-2007) a precipitação média anual foi de 2391,6 mm e os valores médios para temperatura mínima e máxima foram iguais a 23,27 e 33,95 °C, respectivamente (As informações sobre os dados meteorológicos foram fornecidas pela Manaus Energia). Os dados pluviométricos foram determinados por meio de pluviômetro Ville de Paris (JCTM) com uma área de captação de 400 cm² e a temperatura do ar com um termômetro digital (JCTM), todos fixados sobre a barragem da UHE de Balbina. Os dados fisiológicos foram coletados em dois períodos de alagamento distintos, sendo o período não alagado caracterizado por valores da cota da barragem variando de 47,64 a 48,21 (meses de Janeiro e Fevereiro de 2006 e 2007) e o período alagado caracterizados por valores da cota da barragem que variaram de 50,41 a 50,69 (meses de Junho e Julho de 2006 e 2007).

2.2. Seleção das espécies

Após a coleta de informações sobre as espécies mais frequentes nas áreas que ficam temporariamente inundadas do entorno do reservatório e das ilhas da UHE Balbina e em áreas a jusante da barragem, foram selecionadas dez espécies que visualmente são frequentes nessas áreas. Na área do reservatório da UHE Balbina foram selecionadas oito espécies sendo cinco tolerantes ao alagamento (*Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs) e *Parinari excelsa* (Pe)) e três espécies de crescimento rápido que apesar de muito frequentes, morrem quando a cheia da represa é mais intensa (*Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis* (Vj)). A jusante da barragem duas espécies tolerantes foram selecionadas, a saber: *Nectandra amazonum* (Na) e *Macrobium angustifolium* (Ma). Após a seleção das espécies no campo foi coletado material biológico fértil para a identificação botânica das mesmas no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Após a identificação das espécies, dez plantas por espécie foram selecionadas e georeferenciadas na área de estudo entre Junho de 2005 e Janeiro de 2006, seguindo os seguintes critérios: a) todas as plantas selecionadas estavam em

fase adulta, pois só foram marcadas plantas que apresentavam flor e/ou frutos; b) ocupavam áreas sujeitas ao alagamento; c) as plantas da mesma espécie distavam em, no mínimo 200 m, entre si, e quando possível ocupavam ilhas diferentes.

2.3. Concentração de pigmentos

As concentrações de pigmentos foram determinadas entre Janeiro de 2006 e Janeiro de 2007 em folhas saudias do ponto de vista fitopatológicos e completamente expandidas. Foram coletadas folhas de dez indivíduos por espécie. O número de folhas variou de 2 (e.g.: *Cecropia concolor*) a 10 (e.g.: *Parinari excelsa*) por planta de acordo com o número e o tamanho de folhas que a espécie apresenta. As folhas foram coletadas do terço médio das plantas, envolvidas em papel alumínio, armazenadas em caixas térmicas com gelo e levadas ao Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (MCT-INPA), onde as concentrações de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*) e carotenóides (C_{x+c}) foram determinadas de acordo com a metodologia de Lichtenthaler e Wellburn (1983). O solvente utilizado para a extração dos pigmentos foi a acetona e as leituras espectrofotométricas foram realizadas utilizando-se o Spectrum UV-Vis SP 2000 UV com precisão de ± 1 nm. As concentrações dos pigmentos foram calculadas conforme as equações descritas por Hendry e Price (1993).

2.4. Fluorescência da clorofila *a* teste OJIP

A fluorescência da clorofila *a* foi mensurada utilizando-se um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser-MK2- 9600 – Hansatech, Norfolk, UK) em folhas saudias e completamente expandidas no período entre Janeiro de 2006 e Julho de 2007. As mensurações foram realizadas entre 10:30 e 14:00 horas em dez plantas por espécie por período de alagamento (período não alagado e período alagado). Em cada planta foram medidas em média cinco folhas. As folhas escolhidas foram submetidas a um período de 30 minutos de adaptação ao escuro e após este período, as folhas foram expostas a um pulso de luz saturante de intensidade de $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ emitidos por seis diodos (comprimento de onda de 650 nm) por cinco segundos. Os transientes de fluorescência foram gravados de 10 μs a 5s com 12 bits de resolução e os parâmetros provenientes da curva OJIP foram calculados a partir dos valores de fluorescência $F_{50\mu\text{s}}$ (considerado F_0 nesse estudo), $F_{100\mu\text{s}}$, $F_{300\mu\text{s}}$, $F_{2\text{ms}}$, $F_{30\text{ms}}$ e F_M , de acordo com as equações do teste JIP. (Strasser and Govindjee, 1992; Strasser et al., 2000; Strasser and Tsimilli-Michael, 2001; Strasser et al., 2004) (ver Apêndice A). Parâmetros adicionais como a fluorescência variável (F_V), a inclinação inicial da fluorescência normalizada (M_0), a fluorescência variável relativa a 300 μs (V_K), 2ms (V_J) e

30ms (V_t), a fração do complexo de evolução do oxigênio (OEC), a área relativa entre F_M e F_t (= tamanho do *pool* de carreadores de elétrons por centro de reação (RC) do fotossistema II (PS II) - S_m) e a taxa de retorno de quinonas A (Q_A) reduzidas e re-oxidadas (N) foram calculados a partir dos transientes de fluorescência medidos (Strasser et al., 2004).

O teste JIP representa a tradução dos dados originais gravados dos parâmetros biofísicos que quantificam as etapas do fluxo de energia através do PS II. Os parâmetros referentes ao tempo zero são: (i) os fluxos específicos expressos por centro de reação (ABS/RC; TR_O/RC ; DI_O/RC ; ET_O/RC); e (ii) os fluxos fenomenológicos expressos por seção transversal (ABS/CS; TR_O/CS ; DI_O/CS ; ET_O/CS) foram derivados da teoria do fluxo de energia de biomembranas (Sironval et al., 1981) no qual ABS se refere a absorção de fótons pelas moléculas de clorofila do complexo antena, TR_O se refere a energia absorvida que é capturada pelos centros de reação do PS II (P_{680}), DI_O se refere a energia dissipada na forma de calor e fluorescência e, ET_O se refere a parte da energia capturada pelo centro de reação do PS II que é convertida em energia red-ox e direcionada para a cadeia transportadora de elétrons através da Q_A e Q_B (Strasser et al., 2000); e (iii) os rendimentos e.g. a eficiência quântica máxima do PS II ($\phi_{P_0} = TR_O/ABS$), a eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica ($\phi_{D_0} = DI_O/ABS$) e, a probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC do PS II ($\psi_0 = ET_O/TR_O$) e de um fóton absorvido ($\phi_{E_0} = ET_O/ABS$) mover um elétron após a Q_A . Também foi determinada a densidade de centros de reação ativos do PS II (RC) por seção transversal (RC/CS). As fórmulas utilizadas para calcular cada um desses parâmetros estão detalhadas no Apêndice A.

O índice de desempenho (PI) está relacionado com um conjunto de parâmetros de fluorescência da clorofila *a* que fornecem informações quantitativas sobre o estado das plantas e suas respectivas vitalidades derivada dos princípios das reações Red-Ox conforme descrita pelas equações de Nernst, a saber: $PI_{ABS} = (RC/ABS)[\phi_{P_0}/(1 - \phi_{P_0})][\psi_0/(1 - \psi_0)]$. (ver detalhes em Tsimilli-Michel et al., 1998; Srivastava et al., 1999; Strasser et al., 2000)

2.5. Desenho experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, obedecendo esquema fatorial 10x2 com 10 espécies e dois períodos de alagamento (alagado e não alagado), tendo dez repetições (indivíduos) por espécie por período. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância. A normalidade dos dados foi testada utilizando-se o teste W Shapiro-Wilk (Shapiro et al., 1968) e a homogeneidade das variâncias foram testadas utilizando-se o teste Brown e Forsythe (Brown and Forsythe, 1974). Nos dados considerados paramétricos

(dados com distribuição normal e variâncias homogêneas), as diferenças entre as médias das variáveis entre os períodos de alagamento para cada espécie foram determinados por meio do teste *t* de Student. Nos dados considerados não paramétricos, as diferenças entre as médias das variáveis entre os períodos de alagamento para cada espécie foram determinados por meio do teste *U* Mann-Whitney (Mann and Whitney, 1947). O programa estatístico utilizado na análise dos dados foi o Statistica versão 6.0 para Windows (StatSoft Inc., 2003 East 14th Street, Tulsa, OK, USA).

Resultados

3.1. Concentração de pigmentos

Nas espécies estudadas as concentrações de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), clorofila total (Chl *a+b*) e carotenóides (C_{x+c}) variaram entre: 365-617, 119-242, 585-860 e 138-208 $\mu\text{mol m}^{-2}$ no período alagado; e 275-628, 107-231, 382-851 e 121-214 $\mu\text{mol m}^{-2}$ no período não alagado, respectivamente (Tabela 1). Os efeitos do alagamento nas concentrações de pigmentos foram significativos em *Gs*, *Cc*, *Vg* e *Vj* que apresentaram uma diminuição de 27, 36, 37 e 31% para Chl *a*; 27, 29, 35 e 26% para Chl *a+b*; e 22, 31, 24 e 17% para C_{x+c} , respectivamente (Tabela 1). Para Chl *b* somente *Gs* (26%) e *Vg* (29%) exibiram diminuição significativa (Tabela 1). Os resultados mostraram que a Chl *a* foi mais suscetível a degradação devido aos efeitos do alagamento que a Chl *b*, o que acarretou em um decréscimo significativo na razão Chl *a*/ Chl *b* (e.g. *Ma*, *Pe*, *Cc* e *Vj*), em especial, nas espécies não tolerantes ao alagamento como *Cc* e *Vj* apresentando diminuição de 21 e 20% nos valores de Chl *a*/ Chl *b*, respectivamente.

3.2. Análise dos transientes de fluorescência da Chl *a* e dos parâmetros JIP

As diferenças nos transientes originais de fluorescência da Chl *a* e dos parâmetros JIP entre os períodos alagados e não alagados para cada espécie estão apresentados na Figura 1. As plantas exibiram um típico transiente polifásico da fluorescência da Chl *a*, apresentando um aumento nos valores de fluorescência desde a fluorescência inicial (F_0) até a fluorescência máxima (F_M) (Fig 1.A-J). Os transientes originais de fluorescência da Chl *a* exibiram diferenças para F_0 , $F_{100\mu\text{s}}$, $F_{300\mu\text{s}}$, $F_{2\text{ms}}$, $F_{30\text{ms}}$ e F_M com evidência para a diminuição dos valores de F_M em *Ad*, *Gs*, *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj* sob alagamento. Para F_0 observou-se que o alagamento promoveu diminuição nos valores em *Gs* e *Pe* e aumento em *Cc*. Os efeitos do alagamento nos parâmetros JIP foram mais evidentes nas espécies não tolerantes a hipoxia (*Cc*, *Vg*, *Vj*) e

nas espécies tolerantes que tendem a perder folhas no período alagado (*Ad* e *Gs*) (Fig 1.A1-J1). A área relativa abaixo da curva de fluorescência entre F_O e F_M , em geral, foram menores nas plantas sob alagamento, especialmente em *Ma* (16%), *Ad* (16%), *Gs* (45%), *Pe* (30%), *Cc* (41%), *Vg* (37%) e *Vj* (57%), indicando um decréscimo no tamanho do *pool* de elétrons do PS II incluindo Q_A , Q_B e PQ (Joliot and Joliot, 2002). Foi observado também que o alagamento promoveu um aumento nos valores de V_K , V_J e V_I em *Gs* (34, 17 e 7,7%), *Cc* (72, 38 e 17%), *Vg* (76, 45 e 7%) e *Vj* (56, 40 e 12%) (Fig 1.F.1, H.1-J.1). Adicionalmente, foi observado menores valores de OEC em *Ad* (4,2%), *Gs* (8,6%), *Cc* (14%), *Vg* (17%) e *Vj* (7,8%) sob o alagamento comparado com o período não alagado.

Tabela 1

Efeito do alagamento nas concentrações de pigmentos em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	C_{x+c}	Chl <i>a</i> / Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i> / C_{x+c}
	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$					
<i>Na</i>	617 (+1,8%)	242 (-7,9%)	860 (-1,0%)	208 (+2,9%)	2,59 (+9,3%) *	4,14 (-3,6%)
<i>Ma</i>	421 (+3,8%)	135 (+16%)	557 (+6,6%)	162 (+4,3%)	3,18 (-11%) **	3,42 (+2,3%)
<i>Ad</i>	567 (-10%)	220 (-11%)	788 (-11%)	175 (+21%) ***	2,58 (+1,2%)	4,51 (-26%) ***
<i>Bl</i>	535 (+12%)	208 (+11%)	742 (+12%)	182 (+4,4%)	2,62 (+0,4%)	4,07 (+7,9%)
<i>Cr</i>	432 (12%)	166 (+17%)	597 (+13%)	138 (+27%) **	2,71 (-6,6%)	4,31 (-9,5%) *
<i>Gs</i>	472 (-27%) **	186 (-26%) *	659 (-27%) **	156 (-22%) *	2,56 (-2,3%)	4,22 (-5,5%)
<i>Pe</i>	365 (+2,5%)	119 (+14%)	484 (+6%)	139 (-9,4%)	3,09 (-9,7%) *	3,49 (+16%) **
<i>Cc</i>	468 (-36%) **	169 (-21%)	637 (-29%) *	195 (-31%) **	2,78 (-21%) **	3,25 (-2,5%)
<i>Vg</i>	434 (-37%) **	151 (-29%) *	585 (-35%) **	159 (-24%) **	2,92 (-11%)	3,69 (-17%) *
<i>Vj</i>	542 (-31%) ***	207 (-15%)	749 (-26%) **	195 (-17%) **	2,67 (-20%) ***	3,83 (-10%)

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nas concentrações de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), clorofila total (Chl *a+b*), carotenóides (C_{x+c}) e nas razões clorofila *a* / clorofila *b* (Chl *a* / Chl *b*) e clorofila total / carotenóides (Chl *a+b* / C_{x+c}). As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados paramétricos e pelo teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente.

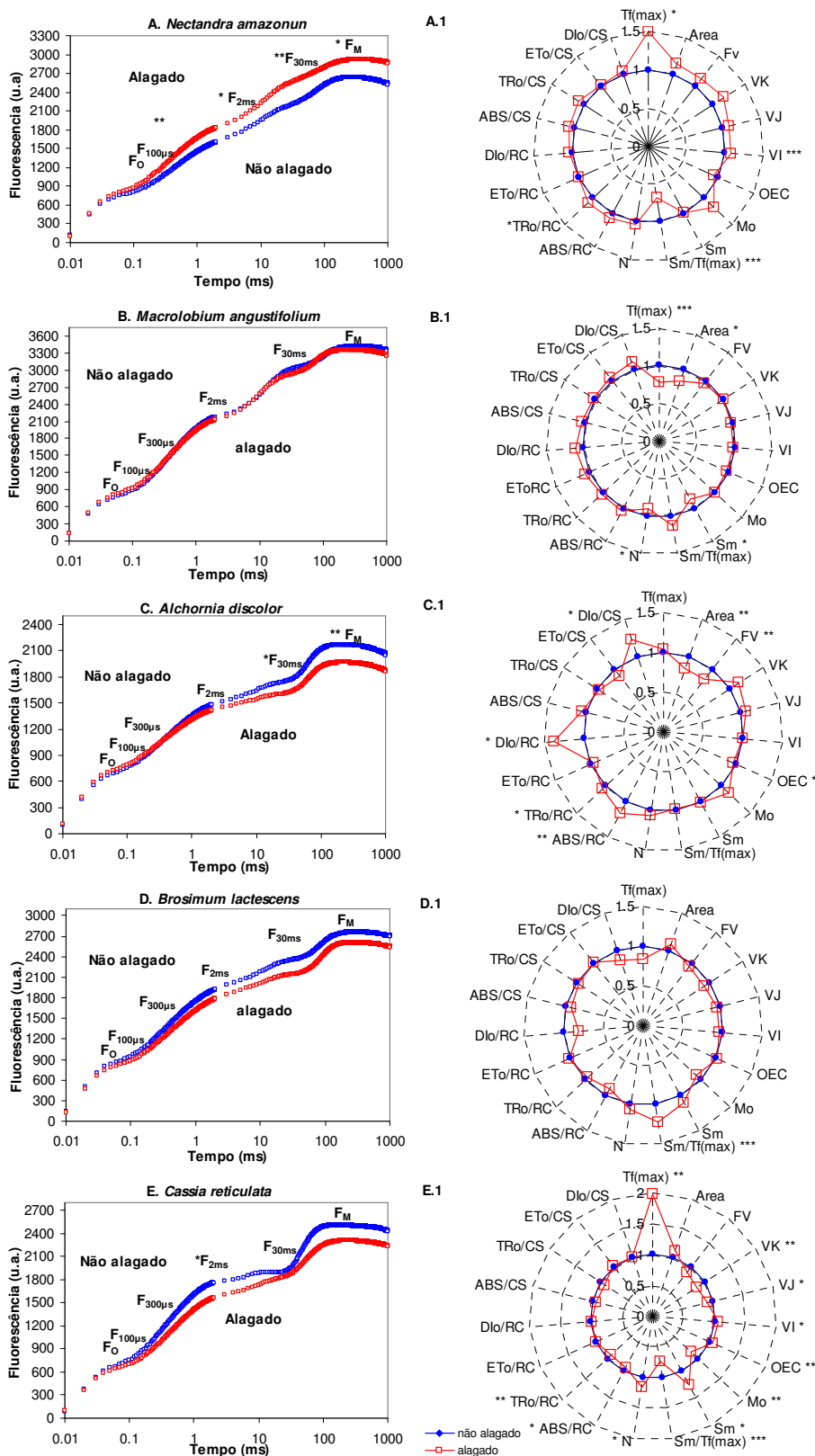


Figura 1. (A, A1) *Nectandra amazonum*; (B, B1) *Macrolobium angustifolium*; (C, C1) *Alchornea discolor*; (D, D1) *Brosimum lactescens*; (E, E1) *Cassia reticulata*; (F, F1) *Genipa spruceana*; (G, G1) *Parinari excelsa*; (H, H1) *Cecropia concolor*; (I, I1) *Vismia guianensis*; (J, J1) *Vismia japurensis*. Gráficos à esquerda: para cada espécie a média dos transientes de fluorescência estão registrados (média de 50 folhas por cada transiente), para ambos os períodos alagado e não alagado.

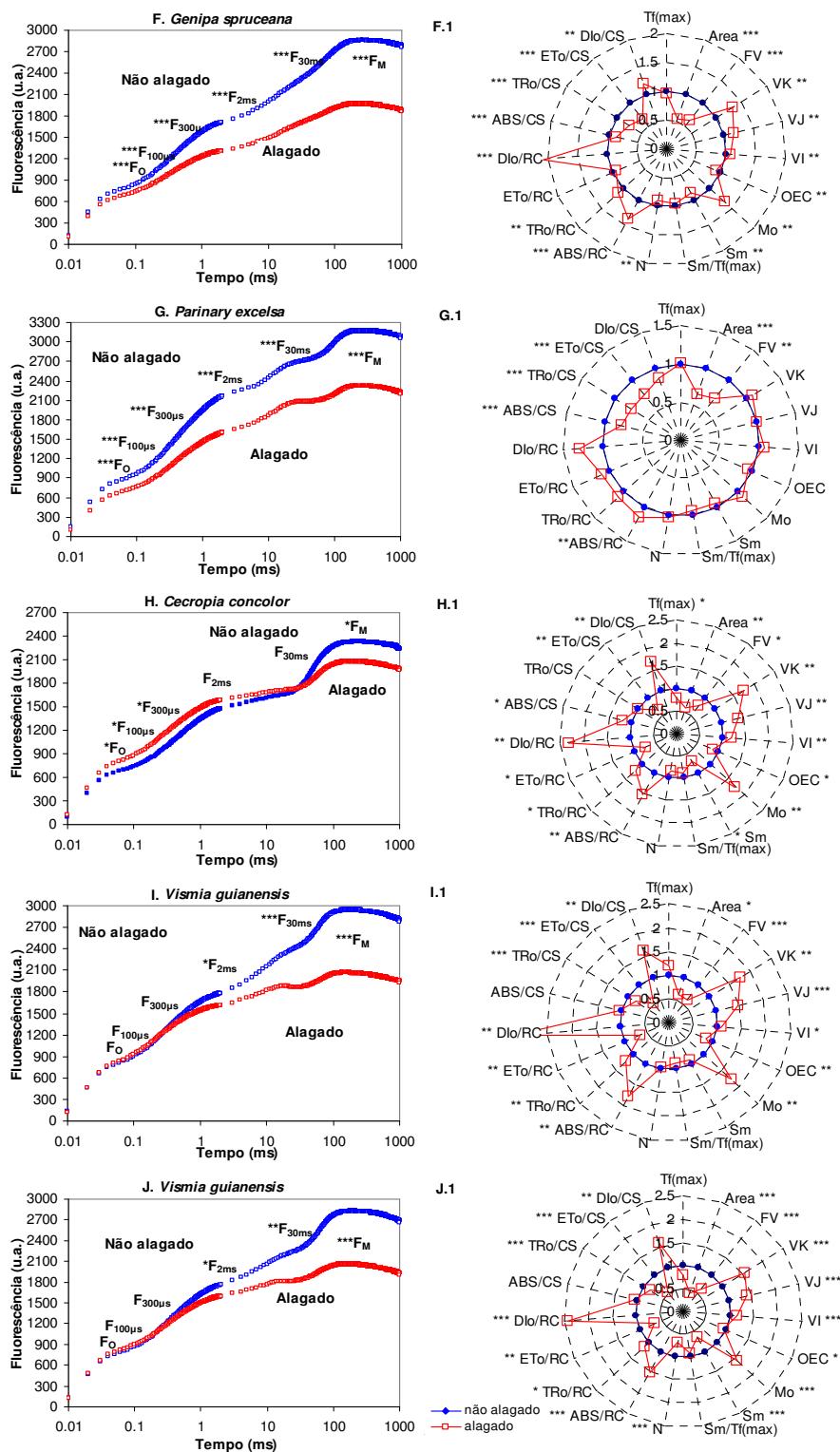


Figura 1 cont. Gráficos à direita: para cada espécie é mostrado a análise do teste JIP por meio das médias no “gráficos de radar” (cada parâmetro é apresentado pela média da razão dos valores no período “alagado/não alagado”). Os valores obtidos no período não alagado foram usados como referência e fixada como unidade. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney -test para os dados considerados como não paramétricos.

As mudanças nos fluxos específicos e fenomenológicos estão apresentadas na Figura 1.A1-J1. Quanto ao fluxo específico de energia (por RC) foi observado aumento de 16, 37, 53, 75 e 47% no tamanho funcional do complexo antena (ABS/RC) e 6, 12, 21, 19 e 10% nas taxas de captura de elétrons por centro de reação do PS II (TR_O/RC) em *Ad*, *Gs*, *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj* sob alagamento, respectivamente. Nas espécies não tolerantes a hipoxia, apesar do aumento nos valores de ABS/RC sob alagamento, observou-se diminuição de 27 (*Cc*), 35 (*Vg*) e 35% (*Vj*) na taxa de transporte de elétrons por centro de reação ativo (ET_O/RC). As taxas de dissipação de energia na forma de calor por centro de reação (DI_O/RC) foram afetadas pelo alagamento, em especial em *Ad* (38%), *Gs* (108%), *Pe* (29%), *Cc* (130%), *Vg* (217%) e *Vj* (143%) que exibiram aumento nos valores de DI_O/RC . Considerando o fluxo fenomenológico, foi observado aumento de 18% nos valores de ABS/CS em *Cc* e um aumento de 24 e 25% em *Gs* e *Pe*, respectivamente. Em *Gs* e *Pe* o decréscimo nos valores de ABS/CS foi acompanhado por um decréscimo nos valores de TR_O/CS e ET_O/CS nas plantas sob alagamento. Para DI_O/CS , *Ad*, *Gs*, *Cc*, *Vg* e *Vj* apresentaram valores mais altos sob alagamento comparado com o período não alagado.

3.3. Análise dos transientes normalizados de fluorescência da clorofila *a*

Para visualizar as mudanças causadas pelo alagamento na cinética de fluorescência mais claramente, os transientes OJIP foram normalizados entre O (F_O) e P (F_M) (Fig. 2.A-J). Nas plantas tolerantes os transientes normalizados de fluorescência das plantas sob alagamento foram muito semelhantes ao das plantas no período não alagado. Por outro lado, nas plantas não tolerantes, a saber, *Cc*, *Vg* e *Vj*, foi observado um aumento na região do pico J causado pelos efeitos do alagamento (Fig 2.H1-J1).

As diferenças entre as curvas de fluorescência (ΔV) obtidas nos diferentes períodos de alagamento foram construídas a partir da subtração dos transientes normalizados (O-P) (Fig 2.A1-J1) e (O-J) (Fig 2.A2-J2) das plantas no período alagado pelos transientes normalizados das plantas no período não alagado para cada espécie. Com base nas diferenças entre os transientes entre O e P, foi observado que as espécies não tolerantes (Fig 2.H1-J1) apresentaram maiores intensidades de fluorescência em torno de 2 ms (pico J) que as espécies tolerantes (Fig 2.A1-G1) no período alagado. Esse aumento na intensidade de fluorescência em torno de 2 ms sugere um acúmulo da fração de quinona A reduzida (Q_A^-). As diferenças nos valores relativos de fluorescência entre O e J (Fig 2.A2-J2) apresentaram evidente formação da banda K, especialmente, em *Gs*, *Vj*, *Cc* e *Vg* (Fig 2.F2 e J2) com picos mais pronunciados em *Cc* e *Vg* sob alagamento (Fig 2.H2 e I2).

3.4. Rendimentos e índice de desempenho

Os resultados dos rendimentos demonstraram que o alagamento promoveu diminuição nos valores da máxima eficiência fotoquímica do PS II (ϕ_{P_0}) e um aumento na eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica (ϕ_{D_0}) em espécies tolerantes que perdem folhas no período alagado (*Ad* e *Gs*) e nas espécies não tolerantes (*Cc*, *Vg* e *Vj*) (Tabela 2). Associado a diminuição nos valores de ϕ_{P_0} e ao aumento nos valores de ϕ_{D_0} foi observado em *Gs*, *Cc*, *Vg* e *Vj* diminuição nos valores de probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC do PS II mover um elétron após a Q_A (Ψ_0) e diminuição nos valores de probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a Q_A (ϕ_{E_0}) (Tabela 2). Adicionalmente, o alagamento induziu significativa inativação de centros de reação por seção transversal (RC/CS) em *Ad*, *Gs*, *Pe*, *Cc*, *Vg* e *Vj* (Tabela 2).

Tabela 2

Efeitos do alagamento no índice de desempenho (PI_{ABS}), rendimentos e densidade de centros de reação ativos por seção transversal (RC/CS) (ver Apêndice A) em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	ϕ_{P_0}	Ψ_0	ϕ_{E_0}	ϕ_{D_0}	RC/CS	PI_{ABS}
<i>Na</i>	0,72 (+1,7%)	0,54 (-6,6%)	0,39 (-4,6%)	0,28 (-4,3%)	336 (+0,1%)	1,61 (-1,3%)
<i>Ma</i>	0,78 (-2,1%)	0,46 (+2,5%)	0,36 (+0,2%)	0,22 (+7,3%)	362 (+0,1%)	1,55 (-7,7%)
<i>Ad</i>	0,69 (-7,7%)**	0,44 (-8,6%)	0,31 (-15%)	0,31 (+17%)**	268 (-7,9%)**	1,10 (-34%)*
<i>Bl</i>	0,68 (+2,2%)	0,42 (+6,1%)	0,29 (+7,0%)	0,32 (-4,7%)	336 (-0,4%)	0,95 (-1,8%)
<i>Cr</i>	0,74 (-2,1%)	0,40 (+11%)*	0,30 (+7,5%)	0,26 (+6,0%)	284 (+2,7%)	1,02 (10%)
<i>Gs</i>	0,74 (-13%***)	0,54 (-14%)**	0,40 (-22%***)	0,26 (+36%***)	320 (-30%***)	1,50 (-38%)**
<i>Pe</i>	0,73 (-3,6%)	0,43 (+1,0%)	0,32 (-2,0%)	0,27 (+9,8%)	395 (-30%***)	1,06 (-12%)
<i>Cc</i>	0,72 (-15%)**	0,51 (-36%)**	0,37 (-41%)**	0,28 (+38%)**	299 (-17%)**	1,50 (-60%)**
<i>Vg</i>	0,73 (-20%)**	0,52 (-42%***)	0,38 (-48%***)	0,27 (+54%)**	299 (-29%***)	1,48 (-71%***)
<i>Vj</i>	0,72 (-18%***)	0,51 (-39%***)	0,37 (-45%***)	0,28 (+48%***)	320 (-24%***)	1,40 (-66%***)

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores de índice de desempenho (PI_{ABS}), eficiência quântica máxima do fotossistema II (ϕ_{P_0}), probabilidade da energia de excitação capturada pelo centro de reação do PS II em mover um elétron após a Q_A^- (Ψ_0), probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a Q_A^- (ϕ_{E_0}), eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica (ϕ_{D_0}) e densidade de centros de reação por seção transversal (RC/CS). As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados paramétricos e pelo teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente.

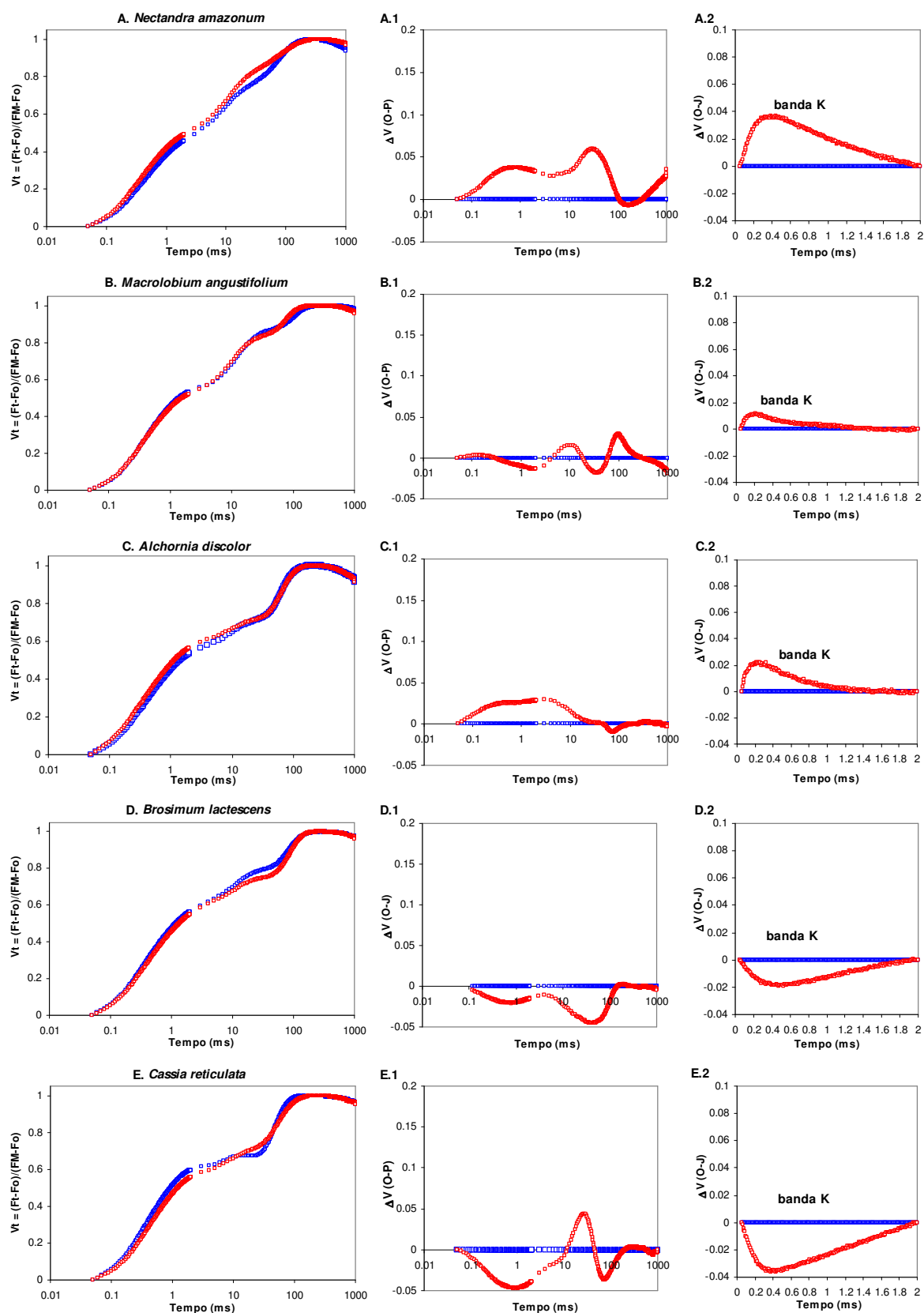


Figura 2. (A, A1, A2) *Nectandra amazonum*; (B, B1, B2) *Macrobium angustifolium*; (C, C1, C2) *Alchornea discolor*; (D, D1, D2) *Brosimum lactescens*; (E, E1, E2) *Cassia reticulata*; (F, F1, F2) *Genipa spruceana*; (G, G1, G2) *Parinari excelsa*; (H, H1, H2) *Cecropia concolor*; (I, I1, I2) *Vismia guianensis*; (J, J1, J2) *Vismia japurensis*. Gráficos à esquerdo: para cada espécie a média dos transientes de fluorescência normalizados entre O e P estão registrados (média de 50 folhas por cada transiente), para ambos os períodos alagado e não alagado.

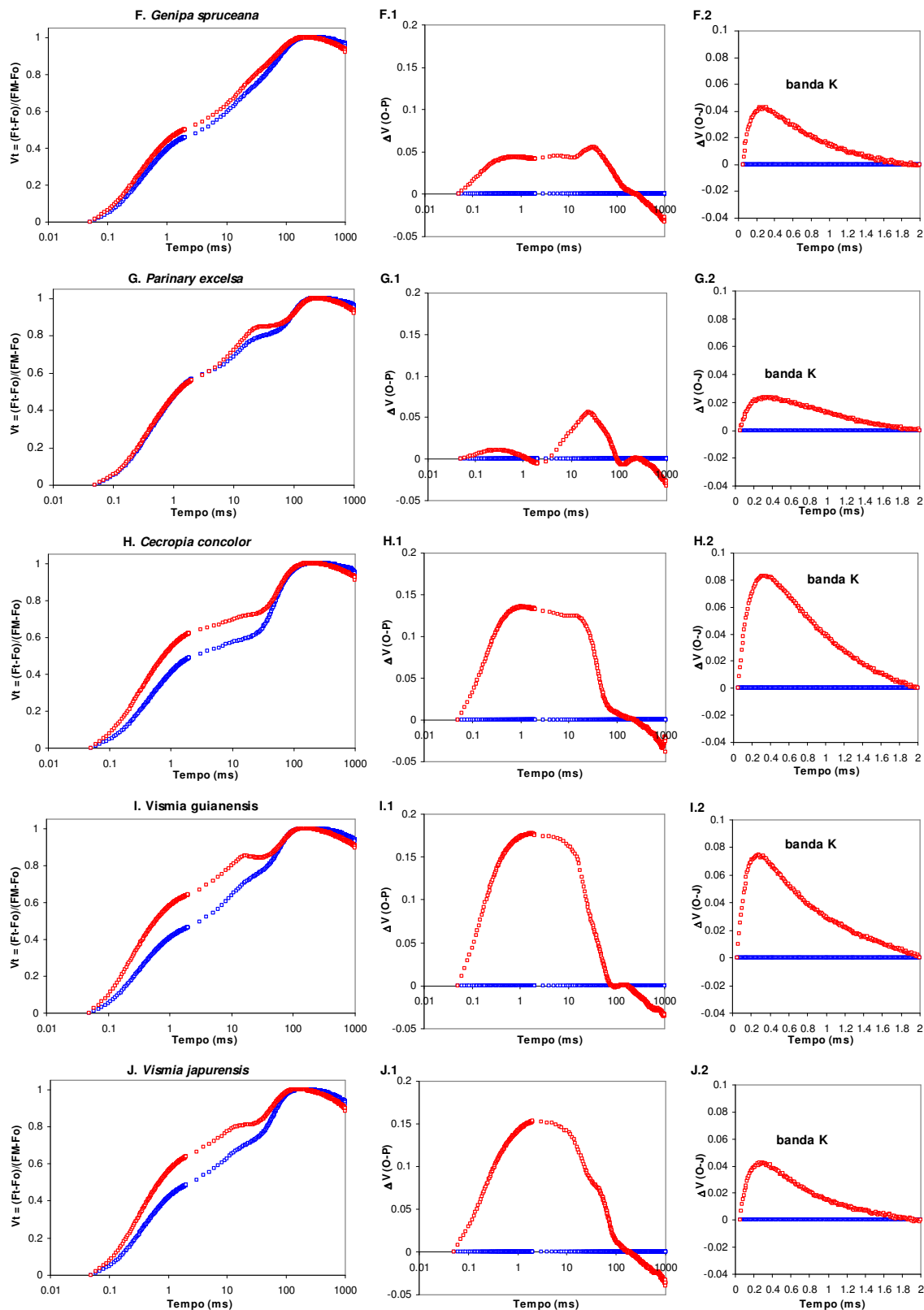


Figura 2 (continuação). Gráficos no centro: Para cada espécie em cada período as mudanças na forma dos transientes de fluorescência normalizados O e P (V_{OP}) - $\Delta V_{OP} = (V_{OP(\text{alagado})} - V_{OP(\text{não alagado})})$ estão registrados. Gráficos à direita: Para cada espécie em cada período as mudanças na forma dos transientes de fluorescência normalizados entre O e J (V_{OJ}) - $\Delta V_{OJ} = (V_{OJ(\text{alagado})} - V_{OJ(\text{não alagado})})$ mostrando a banda K estão registrados.

O índice de desempenho (PI_{ABS}) é uma associação de três etapas funcionais independentes (tais como: a densidade de centros de reação e a taxa de energia de excitação que é capturada e convertida em energia a ser direcionada para o transporte de elétrons) que regulam a atividade fotossintética através das reações ocorridas no PS II em uma única expressão multi-paramétrica (Strasser et al., 2000, 2004; Tsimilli-Michael et al., 2000). Quanto ao índice de desempenho foi observado que *Ad*, *Gs*, *Cc*, *Vg*, e *Vj* exibiram as maiores diferenças entre os períodos, tendo os efeitos do alagamento promovido diminuição significativa nos valores de PI_{ABS} nestas espécies (Tabela 2). A análise dos componentes de “vitalidade” (PI_{ABS}) revelaram que nas espécies tolerantes que perdem folhas no período alagado (*Ad* e *Gs*) a diminuição nos valores de PI_{ABS} foram mais influenciados pelo termo $[\phi_{Po}/(1-\phi_{Po})]$ comparado com o termo $[\Psi_O/(1-\Psi_O)]$ e a densidade de RCs por clorofilas (RC/ABS) enquanto nas espécies não tolerantes (*Cc*, *Vg*, *Vj*) o decréscimo nos valores de PI_{ABS} foram mais influenciados pelo termo $[\Psi_O/(1-\Psi_O)]$ comparado com o termo $[\phi_{Po}/(1-\phi_{Po})]$ e com RC/ABS (Fig. 3).

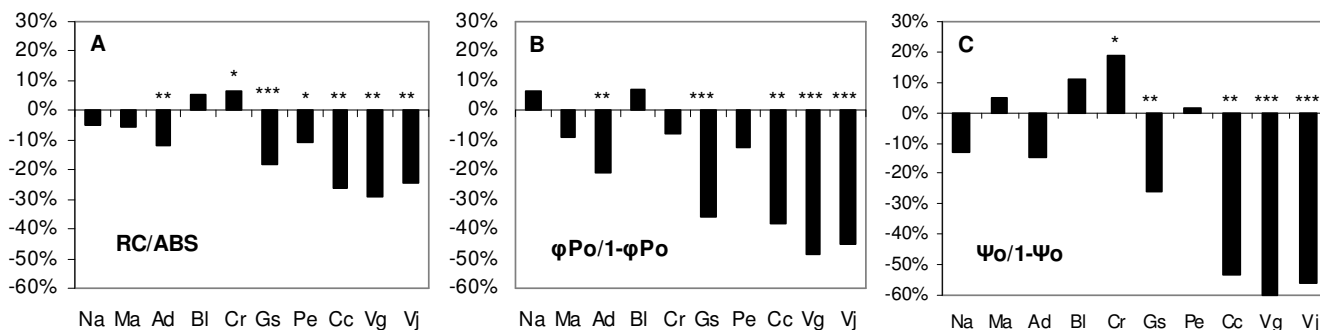


Figura 3. Mudanças relativas específicas (em %) em: (A) nos centros de reação por clorofilas (RC/ABS); (B) na eficiência fotoquímica primária $[\phi_{Po}/(1-\phi_{Po})]$; e (C) na eficiência da conversão da energia de excitação para o transporte de elétrons $[\Psi_O/(1-\Psi_O)]$ induzido pelo alagamento relativo ao período não alagado. Esses termos são componentes do índice de desempenho (ver Apêndice A). Diferenças significativas ($P<0,05$, $P<0,01$ e $P<0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados considerados como paramétricos e teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.

A função logarítmica do índice de desempenho relativo $[\log(PI_{ABS})_{rel} = \log(PI_{ABS(alagado)}/PI_{ABS(não\ alagado)})]$ apresentou relação linear ($R^2 = 0,982$) com a função log da atividade de transporte de elétrons relativa $[\log(ET_O/ABS)_{rel} = \log(ET_O/ABS_{(alagado)}/ET_O/ABS_{(não\ alagado)})]$ (Fig. 4). Na Figura 4 foi observado que as espécies não tolerantes (*Cc*, *Vg* e *Vj*) exibiram os menores valores (valores mais negativos nos dois eixos), as espécies tolerantes que perdem folhas no período alagado exibiram valores intermediários (*Ad* e *Gs*) e

as demais espécies tolerantes (*Na*, *Ma*, *Bl*, *Cr* e *Pe*) exibiram os maiores valores de $\log(\text{PI}_{\text{ABS}})_{\text{rel}}$ e $\log(\text{ET}_0/\text{ABS})_{\text{rel}}$.

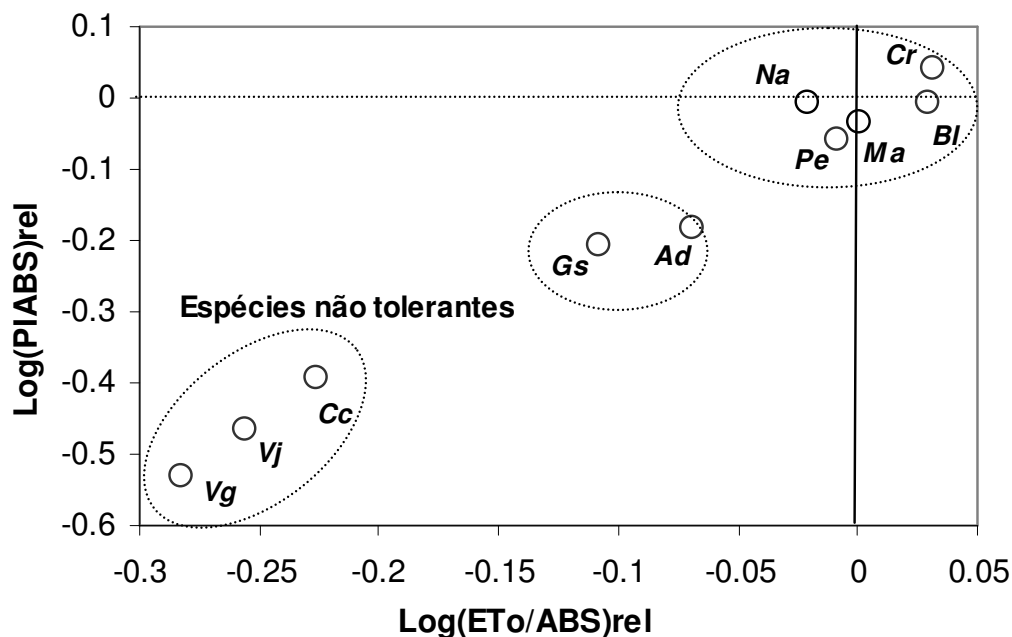


Figura 4. Relação entre o log da função do índice de desempenho relativo ($\text{Log}(\text{PI}_{\text{ABS}})_{\text{rel}}$) [=Log($\text{PI}_{\text{ABS}}(\text{alagado}) / \text{PI}_{\text{ABS}}(\text{não alagado})$)] e o log da função do rendimento do transporte de elétrons relativo ($\text{Log}(\text{ET}_0/\text{ABS})_{\text{rel}}$) [=Log($\text{ET}_0/\text{ABS}(\text{alagado}) / \text{ET}_0/\text{ABS}(\text{não alagado})$)].

Discussão

Este estudo demonstrou que as mudanças nas concentrações de pigmentos variaram conforme a espécie, com destaque para as estratégias de tolerância ao alagamento utilizado pelas mesmas. Em *Gs* o decréscimo na concentração de pigmentos foi ocasionado pela estratégia da espécie em perder as folhas mais velhas e concomitantemente emitir novas folhas no período alagado. Nesse caso, as menores concentrações de pigmentos podem estar relacionadas com a maturidade das folhas (folhas mais novas) no período alagado, quando comparado com o período não alagado. O mesmo comportamento foi observado em *Symmeria paniculata* na qual as mudanças nas concentrações de clorofilas estavam mais associadas com a idade da folha do que com a profundidade e a duração do alagamento, apesar dessa espécie ser classificada como sempre verde (Waldhoff et al., 2002). Em *Ad*, algumas plantas apresentaram elevada taxa de senescência no período alagado (não como *G. spruceana* no qual quase todos os indivíduos georeferenciados apresentaram troca de 100% das folhas), embora não tenha apresentado diferença significativa nas concentrações de clorofilas. Nas demais espécies tolerantes (*Na*, *Ma*, *Bl*, *Cr* e *Pe*) não foram observadas diferença nas concentrações de clorofilas, confirmando a idéia de que as concentrações

foliares de clorofilas diminuem em algumas espécies quando submetidas a alagamento enquanto em outras nenhuma diferença é detectada (McKlevin et al., 1995; Pezeshki et al., 1996 a, b, Pezeshki, 2001; Rengifo et al., 2005). Nas espécies não tolerantes, a saber, *Cc*, *Vg* e *Vj*, o alagamento promoveu diminuição nas concentrações de pigmentos. Esse resultado pode ser explicado pela ação do etileno induzido pelo alagamento que promoveu sintomas visíveis de epinastia, degradação de pigmentos e senescência precoce seguida pela queda das folhas (observada em quase todos os indivíduos estudados de *Cc*, *Vg* e *Vj*) (Yamamoto and Kozlowski, 1987; Pimenta et al., 1994; Marques et al., 1996).

Visando buscar mais evidências para explicar as questões referentes à tolerância ao alagamento, no que tange a fotossíntese, análises da fluorescência da clorofila *a* também foram implementadas, haja vista que esta técnica tem sido considerada precisa e capaz de fornecer informações detalhadas no estudo do desempenho fotossintético, especialmente no que tange ao comportamento do fotossistema II (PS II) (Krause and Weis, 1991; Lazar, 2003, 2006; Strasser et al., 2004). Em plantas saudáveis e sob condições não estressantes, as curvas de fluorescência da clorofila *a* das plantas exibem um típico e bem caracterizado transiente OJIP polifásico quando exposto a uma luz actínica saturante (Strasser et al., 1995). Por outro lado, sob condições de estresse o comportamento dos transientes OJIP pode apresentar mudanças quanto a sua forma (caracterizada por diferenças nas inflexões da curva). Nesse estudo, a forma dos transientes OJIP demonstrou sensibilidade quanto ao estresse causado pelo alagamento. No transiente OJIP, a rápida elevação nos valores de fluorescência do ponto O até J reflete as reações fotoquímicas sendo por isso chamada de fase fotoquímica da curva enquanto a subsequente etapa de elevação da curva de J até P é chamada de fase termal. (ver Neubauer and Schreiber, 1987; Strasser et al., 1995; Tomek et al., 2003; Lazar 2006).

Para visualizar claramente as mudanças causadas pelo alagamento em cada etapa dos transientes de fluorescência da Chl *a* as curvas foram normalizadas entre F_0 (O) e F_M (P) (Fig 2A-J). De acordo com Haldimann and Strasser (1999) a curva normalizada pela expressão experimental $[V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)]$ reflete a mensuração da fração do acceptor primário do PS II em seu estado reduzido $[Q_A^-/Q_{A(\text{total})}]$ facilitando a comparação entre as amostras quando a dinâmica do acúmulo de Q_A em sua forma reduzida Q_A^- é considerada. A rápida elevação no transiente de fluorescência da Chl *a* observado em *Cc*, *Vg* e *Vj* (Fig 2.H-J) pode ser induzido pelo bloqueio no transporte de elétrons entre a Q_A e Q_B , e pela inibição da separação primária de cargas (Strasser, 1997). Adicionalmente, o aumento na intensidade de fluorescência no ponto J é associado a uma inibição no transporte de elétrons entre a Q_A e a Q_B (Toth et al., 2005). Como apresentado na Fig 2.A2-J2 a hipoxia promoveu a formação da banda K entre

0,24 e 0,36 ms nas espécies não tolerantes *Cc*, *Vg* e *Vj* no período alagado. A presença da banda K tem sido observada em diferentes espécies de plantas crescendo em ambientes secos e quentes (Srivastava et al., 1997). Nesse estudo, a semelhança da deficiência hídrica, o alagamento pode promover o fechamento dos estômatos (diminuição da condutância estomática – vide capítulo 1) e, conseqüentemente, a diminuição da dissipação de calor latente pela transpiração (Pezeshki and Chambers, 1985; Osonubi and Osundina, 1987). De acordo com Strasser (1997) o aparecimento da banda K pode ser explicado por um desbalanço no PS II, quando a taxa de fluxo de elétrons do P680 até o lado acceptor do PSII excede o fluxo de elétrons do lado doador do PS II até o P680. Esse resultado tem sido associado com a dissociação do OEC e com um emparelhamento da cadeia transportadora de elétrons (Guissé et al., 1995; De Ronde et al., 2004; Lazár, 2006).

Quanto aos rendimentos, os valores de ϕ_{P_0} observados nesse estudo variaram entre 0,58 e 0,76, no qual as espécies não tolerantes *Cc*, *Vg* e *Vj* exibiram valores abaixo de 0,61 quando expostas a um curto período de alagamento (10-30 dias). Em algumas espécies tropicais como demonstrado no trabalho de Parolin (2001) nenhuma diferença quanto aos valores de ϕ_{P_0} foi observada durante o período alagado. Adicionalmente, valores de ϕ_{P_0} entre 0,73 e 0,78 foram encontrados por Rengifo et al. (2005) estudando cinco espécies tropicais sob alagamento, das quais *Acosmium nitens*, *Campsiandra laurifolia* e *Symmeria paniculata* exibiram valores menores quando comparados com o período seco. Waldhooff et al. (2002) por sua vez, encontrou valores de ϕ_{P_0} superiores a 0,66 na maioria das folhas de *S. paniculata* tendo também encontrado valores entre 0,1 e 0,4 em algumas folhas submersas (1-7,8 m de profundidade) após 160-180 dias de alagamento.

Os baixos valores de ϕ_{P_0} em *Ad*, *Gs*, *Vg* e *Vj* sob alagamento foram influenciados pela diminuição nos valores de F_M enquanto em *Cc* o baixo valor de ϕ_{P_0} foi influenciado pelo aumento no valor de F_0 . Em adição, os baixos valores de ϕ_{P_0} em *Ad*, *Gs*, *Cc*, *Vg* e *Vj* sob alagamento pode ser explicado, em parte, pela inativação dos centros de reação e pelo aumento no número de centros de reação silenciosos (ou centros de fonte de calor), que pode ter favorecido uma maior dissipação da energia absorvida como demonstrada pelos altos valores de ϕ_{D_0} . De acordo com Herman et al. (2003) os centros silenciosos absorvem a irradiância da mesma maneira que os centros de reações ativos, mas não são capazes de armazenar a energia de excitação na forma de energia redox, dissipando assim a energia na forma de calor. Assim, a diminuição da fração de centros de reação ativos pode ser considerada como um mecanismo de regulação, para dissipar o excesso de energia absorvida por uma via controlada, ou seja, não prejudicial a planta como no direcionamento da energia

para a produção de espécies reativas de oxigênio (Strasser et al., 2004; Bussoti et al., 2006). O mecanismo de regulação em *Ad*, *Gs* e *Pe* parece ser uma realidade, embora, em *Cc*, *Vg* e *Vj* a diminuição de RC/CS pode ser resultado da degradação causada pelos processos fisiológicos relacionados com a senescência foliar precoce (Oh et al., 2003; Liu et al., 2006). Isso pode ser verificado nas altas taxas de dissipação de energia por centro de reação (DI_O/RC) e pela formação da banda K.

Associado com os baixos valores de ϕ_{P_0} , *Gs*, *Cc*, *Vg* e *Vj* apresentaram baixos valores de Ψ_o sob alagamento, indicando uma redução no *pool* de plastoquinona em seu estado oxidado e a inibição da reoxidação da Q_A^- e, indicando que além da perda de energia para Q_A , a perda de energia de excitação após a Q_A também foi significativa (Force et al., 2003). Os resultados demonstram também que nas espécies não tolerantes o alagamento afetou mais intensamente a eficiência no transporte de elétrons após a Q_A (Ψ_o) que a máxima eficiência na captura da energia pelo centro de reação do PS II (ϕ_{P_0}). Como consequência dos baixos valores de ϕ_{P_0} e Ψ_o , *Gs*, *Cc*, *Vg* e *Vj* apresentaram baixos valores de probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a Q_A (ϕ_{E_0}) no período alagado quando comparado com o período não alagado. A perda de eficiência no transporte de elétrons no processo fotoquímico pode ter sido resultante da ação do etileno nas folhas que por sua vez tem sido o responsável pela epinastia e pela senescência foliar precoce. Assim, especialmente nas espécies não tolerantes, a senescência precoce pode ter sido acompanhada por uma desestruturação das membranas dos tilacóides, pela degradação das clorofilas, pela perda de atividade na cadeia transportadora de elétrons e pela degradação de proteínas estromáticas dos cloroplastos (Gepstein, 1988; Noóden, 1988; Noóden et al., 1997). Os danos provocados em partes do PS II, no complexo coletor de luz associado ao PS II (LHC II), no complexo de evolução do oxigênio (OEC) e nos centros de reação (RC), ou o bloqueio do transporte de elétrons para o PS I em qualquer outra etapa pode afetar significativamente a assimilação de carbono.

O índice de desempenho (PI_{ABS}) demonstrou ser um parâmetro sensível para detectar e os efeitos do alagamento em espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia. Os resultados mostraram que as espécies não tolerantes apresentaram uma diminuição mais intensa nos valores PI_{ABS} devido aos efeitos do alagamento que as plantas tolerantes. Os baixos valores de PI_{ABS} foram mais afetados pela diminuição na eficiência da conversão da energia de excitação no transporte de elétrons [$\Psi_o/(1 - \Psi_o)$] do que devido a diminuição na eficiência dos processos fotoquímicos primários [$\phi_{P_0}/(1 - \phi_{P_0})$] ou na densidade de centros de reação por concentração de clorofilas (RC/ABS). Os resultados também sugerem que a grande diminuição em [$\Psi_o/(1 -$

Ψ_O] está associado com um aumento significativo na intensidade de fluorescência no ponto J do transiente de fluorescência (ver Fig 2) (Strauss et al., 2006)

Comparando-se os valores de PI_{ABS} com F_V/F_M pode-se observar que o parâmetro PI_{ABS} é mais sensível e mais robusto que o parâmetro F_V/F_M para a investigação dos efeitos causados pelo alagamento sobre o aparato fotossintético de plantas tolerantes e não tolerantes a hipoxia. Isso tem sido comprovado também em estudos com plantas sob condições diversas de estresse como geada (van Heeden et al., 2004; Strauss et al., 2006), deficiência hídrica (Bukhov and Carpentier, 2004; Oukarroum et al., 2007) e irradiância (Gonçalves and Santos Junior, 2005b; Gonçalves et al., 2007). Adicionalmente, como observado nos trabalhos de Parolin (2001), Waldhoff et al., (2002) e Rengifo et al. (2005) os valores de F_V/F_M não demonstraram sensibilidade para detectar os efeitos do alagamento, exceto sob condições extremas (Waldhoff et al., 2002). Uma das razões dessa diferença na sensibilidade de PI_{ABS} e F_V/F_M está no fato de que F_V/F_M reflete apenas a função dos valores de fluorescência F_O e F_M , enquanto PI_{ABS} reflete a função da fluorescência F_O e F_M considerando a trajetória da fluorescência do ponto inicial até alcançar seu valor máximo (Strauss et al., 2006)

A relação entre o $\log (PI_{ABS})$ e $\log (ET_O/ABS)$ pode ser considerada como uma propriedade da capacidade da planta em transformar a energia luminosa em energia química (NADPH), da qual é direcionada para os processos metabólicos da etapa bioquímica da fotossíntese (Hermans et al., 2003). A linearidade entre as funções logarítmicas do índice de desempenho (PI_{ABS}) e da atividade do transporte de elétrons (ET_O/ABS) tem permitido a análise da susceptibilidade e tolerância de diferentes genótipos e espécies a diversos tipos de estresse (Misra et al., 2001; Oukarroum et al., 2007). Nesse estudo a mesma relação foi usada para confirmar o comportamento das espécies tolerantes e não tolerantes ao alagamento demonstrando que as espécies não tolerantes, a saber, *Cc*, *Vg* e *Vj*, apresentaram o pior desempenho quando comparado com as plantas tolerantes (Fig 4). Além disso, essa relação também permitiu separar as espécies tolerantes em dois grupos, a saber, as que perdem folhas no período alagado (*Gs* e *Ad*), sendo a estratégia das espécies *Gs* e *Ad* um reflexo de sua regulação do metabolismo quanto a tolerância ao alagamento e o grupo das espécies tolerantes sempre verdes.

Conclusão

Portanto, conclui-se que o alagamento pode promover mudanças nas concentrações de pigmentos cloroplásticos, no comportamento dos transientes de fluorescência da clorofila *a* e nos parâmetros JIP tais como os rendimentos e o índice de desempenho em algumas

espécies e em outras não. Os efeitos do alagamento foram claros nas espécies tolerantes que perdem folhas no período alagado (*A. discolor* e *G. spruceana*) e bastante evidentes nas espécies não tolerantes (*C. concolor*, *V. guianensis* e *V. japurensis*), no qual o alagamento induziu a diminuição nas concentrações de pigmentos e na eficiência da captura e do uso da energia luminosa nos processos fotossintéticos. As espécies tolerantes incluindo *G. spruceana* e *A. discolor*, apresentaram estratégias que envolveram uma regulação nas reações de transferência de elétrons e no desempenho fotossintético. Por outro lado, as espécies não tolerantes apesar de apresentarem em um primeiro momento uma regulação do seu metabolismo tendem a ser incapazes de ajustar seu metabolismo a condição de hipoxia que dependendo da duração do período de inundação (em geral curtos períodos) pode provocar a morte de plantas como observada no campo.

A técnica da fluorescência da clorofila *a* pode ser de grande valia para detectar e mapear as mudanças promovidas pelo alagamento no aparato fotossintético de espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia crescendo em áreas alagadas natural (e.g. várzea e igapó) ou artificialmente (e.g. barragens de UHE). Além disso, essa técnica pode ainda ser usada para identificar espécies tolerantes ao alagamento que podem ser utilizadas em projetos de reflorestamento de áreas ao redor de barragens e de matas ciliares como também monitorar os efeitos do alagamento e novas áreas inundadas por UHE e o comportamento de plantas crescendo em áreas sujeitas a alagamento como resultado do aumento dos riscos e da severidade de alagamentos promovidos pelas mudanças no clima.

Apêndice A. Fórmulas e definições dos parâmetros do teste JIP

	Fórmulas	Definições
<i>Parâmetros de fluorescência</i>		
$F_O = F_{50\mu s}$ (O)		Fluorescência em 50 μs
$F_J = F_{2ms}$ (J)		Fluorescência em 2 ms
$F_I = F_{30ms}$ (I)		Fluorescência em 30 ms
PA = F_M (P)		Fluorescência máxima
$F_{100\mu s}$		Fluorescência em 100 μs
$F_{300\mu s}$		Fluorescência em 300 μs
T_{Fmax}		Tempo para alcançar F_M (ms)
<i>Parâmetros calculados</i>		
F_v	$= (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável
V_K	$= (F_{300\mu s} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável relativa a 300 μs
V_J	$= (F_{2ms} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável relativa a 2 ms
V_I	$= (F_{30ms} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável relativa a 30 ms
OEC	$= 1 - (V_K / V_J)$	Complexo de evolução do oxigênio
M_O	$= [4 \cdot (F_{300\mu s} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})]$	Taxa líquida de PSII fechados
Área		Área da curva
S_M	$= (area / F_v)$	Área normalizada
S_M / T_{Fmax}	$= S_M / T_{Fmax}$	Média do estado redox Q_A^- / Q_A no tempo de de 0 a T_{Fmax}
N	$= S_M \cdot M_O \cdot (1 / V_J)$	Número de retornos da Q_A^-
<i>Fluxos específicos (centro de reação(RC))</i>		
ABS/RC	$= [(TR_O / RC) / (TR_O / ABS)]$	Tamanho efetivo do complexo antena por RC ativo
TR _O /RC	$= (M_O / V_J)$	Máxima captura por RC
DI _O /RC	$= [(ABS/RC) - (TR_O/RC)]$	Dissipação do RC ativo
ET _O /RC	$= [(TR_O/RC) (ET_O / TR_O)]$	Taxa de transporte de elétrons por RC
<i>Fluxos fenomenológicos (Seção transversal(CS))</i>		
ABS/CS	Proporcional a F_O	Número de fótons absorvidos por CS
TR _O /CS	$= (ABS/CS) (TR_O / ABS)$	Energia capturada por CS
DI _O /CS	$= (ABS/CS) - (TR_O/CS)$	Energia dissipada por CS
ET _O /CS	$= (ET_O/RC) (RC/CS)$	Transporte de elétrons por CS
RC/CS	$= (ABS/CS) (RC/ABS)$	Densidade de centros de reação por CS
<i>Rendimentos</i>		
ϕ_{P_0} (TR _O /ABS)	$= F_v / F_M = 1 - (F_{50\mu s} / F_M)$	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
ϕ_{D_0} (DI _O /ABS)	$= DI_O / ABS = 1 - \phi_{P_0} = (F_{50\mu s} / F_M)$	Eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica
Ψ_0 (ET _O /TR _O)	$= 1 - V_J$	Probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC II mover um elétron após a Q_A^-
ϕ_{E_0} (ET _O /ABS)	$= \phi_{P_0} \cdot \Psi_0 = [1 - (F_{50\mu s} / F_M)] (1 - V_J)$	Probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a Q_A^-
<i>Índice de vitalidade</i>		
PI_{ABS}	$= (RC/ABS)[\phi_{P_0} / (1 - \phi_{P_0})][\Psi_0 / (1 - \Psi_0)]$	Índice de desempenho

* Strasser et al. (2004)

Bibliografia⁴

- Appenroth, K.J., Stockel, J., Srivastava, A., Strasser, R.J., 2001. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll *a* fluorescence measurements. *Environ. Pollut.* 115, 49-64.
- Bradshaw, C.A., Sodhi, N.S., Peh, K.S.H., Brook, B.W., 2007. Global evidence that deforestation amplifies flood risk and severity in the developing world. *Global Change Biology.* 13, 1-17.
- Bukhov, N.G., Carpentier, R., 2004. Effects of water stress on photosynthetic efficiency of plants. In: Papageorgiou, G.C., Govindjee (Eds), *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Springer, Dordrecht, pp.623-635.
- Bussotti, F., Strasser, R.J., Schaub, M., 2006. Photosynthetic behavior of woody species under high ozone exposure probed with the JIP-test: A review. *Environ. Pollut.* 147, 430-437.
- Clark AJ, Landolt W, Bucher JB, Strasser RJ., 2000 Beech (*Fagus sylvatica*) response ozone exposure assessed with a chlorophyll *a* fluorescence performance. *Environ. Pollut.* 109, 501-507.
- Dat, J.F., Capelli, N., Folzer, H., Bourgeade, P., Badot, P., 2004. Sensing and signaling during plant flooding. *Plant Physiol. Biochem.* 42, 273-282.
- De Ronde, J.A., Cress, W.A., Kruger, G.H.J., Strasser, R.J., Van Staden, J., 2004. Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis P5CR* gene, during heat and drought stress. *J. Plant Physiol.* 161, 1211-24.
- De Simone, O., Junk, W.J., Schimidt, W., 2003. Central Amazon Floodplaining Forests: Root Adaptations to Prolonged Flooding. *Russ. J. Plant Physiol.* 50, 943-951.
- Fearnside, P.M., 1995. Hydroelectric dams in the Brazilian Amazon as sources of greenhouse gases. *Environ. Conserv.* 22, 7-19.
- Ferreira, C.S., Piedade, M.T.F., Junk, W.J., Parolin, P., 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environ. Exp. Bot.* 60, 477-483.
- Force, L., Critchley, C., Rensen, J.J.S., 2003. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photosynth. Res.* 78, 17-33.

⁴ Escrito conforme as normas da revista *Environmental and Experimental Botany*

- Gepstein, S., 1988. Photosynthesis. In: Noodén, L.D., Leopold, A.C. (Eds), Senescence and aging in plants. Academic, San Diego, CA, pp 85-109.
- Gonçalves, J.F.C., Barreto, D.C.S., Santos Junior U.M., Fernandes, A.V., Sampaio, P.T.B, Buckeridge, M.S., 2005. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Braz. J. Plant Physiol.* 17, 325-34.
- Gonçalves, J.F.C., Santos Junior, U.M., 2005a Assimilação de carbono e indicadores de estresse da Amazônia. In: Nogueira RJMC, Araújo EL, Willadino LG, Cavalcante UMT, editors. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária; p. 500 (Chapter 15:165-181 ISBN 85-87459-20-1).
- Gonçalves, J.F.C., Santos Junior, U.M., 2005b. Utilization of the chlorophyll *a* fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Braz. J. Plant. Physiol.* 17, 307-13.
- Gonçalves, J.F.C., Santos Junior, U.M., Nina Junior, A.R., Chevreuil, L.R., 2007. Energetic flux and performance index in copaíba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Braz. J. Plant Physiol.* 19, 171-184.
- Guisse, B., Srivastava, A., Strasser, R.J., 1995. The polyphasic rise of the chlorophyll *a* fluorescence (O-K-J-I-P) in heat stressed leaves. *Arch. Sci.* 48, 147-160
- Haldimann, P., Strasser., R.J., 1999. Effects of anaerobiosis as probed by the polyphasic chlorophyll *a* fluorescence rise kinetic in pea (*Pisum sativum* L.). *Photosynth. Res.* 62, 67-83.
- Hermans, C., Smeyers, M., Rodriguez, R.M., Eyletters, M., Strasser, R.J., Delhaye, J.P., 2003. Quality assessment of urban trees: A comparative study of physiological characterization, airborne imaging and on site fluorescence monitoring by the OJIP-test. *J. Plant Physiol.* 160, 81-90.
- Hendry G.A.F., Price, A.H., 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G.A.F., Grime, J.P. (Eds), *Methods in Comparative Plant Ecology*. Chapman & Hall, London, pp. 148-152.
- Joliot P, Joliot A., 2002. Cyclic electron transport in plant leaf. *Proc Nat Acad Sci USA.* 99, 10209-14.
- Junk, W.J., 1993. Wetlands of tropical South-America. In: Whigham, D., Hejny, S., Dykyjov´a, D. (Eds.), *Wetlands of the World*. Kluve, Dordrecht, pp. 679-739.

- Krause, G.H., Weis, E., 1991 Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 313-349.
- Lazár, D., 2003. Chlorophyll *a* fluorescence rise induced by high light illumination of dark-adapted plant tissue studied by means of photosystem II and considering photosystem II heterogeneity. *J. Theor. Biol.* 220, 469-503.
- Lazár, D., 2006. The polyphasic chlorophyll *a* fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Func. Plant Biol.* 33, 9-30.
- Lichtenthaler, H.K.; Wellburn, A.R., 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.* 11, 591-592.
- Liu, Q., Zhu, Y., Tao, H., Wang, N., Wang, Y., 2006. Damage of PS II during senescence of *Spirodela polyrrhiza* explants under long-day conditions and its prevention by 6-benzyladenine. *J. Plant Res.* 119, 145-152.
- Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Stat.* 18, 50-60.
- Marques, M.C.M., Pimenta, J.A., Colli, S., 1996. Aspectos do metabolismo e a morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. *Braz. Arch. Biol. Tech.* 39, 385-392.
- McKlevin, M.R., Hook, D.D., McKee, W.H., 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and drained soils. *Tree Physiol.* 15, 753-758.
- Misra, A.N., Srivastava, A., Strasser, R.J., 2001. Utilization of fast chlorophyll *a* technique in assessing the salt/ion sensitivity of mung bean and brassica seedlings. *J. Plant Physiol.* 158, 1173-81.
- Morales, F., Belkhodja, R., Abadia, A., Abadia, J., 2000. Photosystem II efficiency and mechanisms of energy dissipation in iron-deficient, field-grown pear trees (*Pyrus communis* L.). *Photosynth. Res.* 63, 9-21.
- Neubauer, C., Schreiber, U., 1987. The polyphasic rise of chlorophyll fluorescence upon onset of strong continuous illumination: 1. Saturation characteristics and partial control by the Photosystem II acceptor side. *Z. Naturforsch* 42, 1246-1254
- Noodén, L.D., 1988. The phenomenon of senescence and aging. In: Noodén, L.D., Leopold, A.C. (Eds), *Senescence and aging in plants*. Academic, San Diego, CA, pp 1-50.
- Noodén, L.D., Guiamet, J.J., John, I., 1997. Senescence mechanisms. *Physiol. Plant.* 101, 746-753.
- Osonubi, O., Osondina, M.A., 1987. Stomatal responses of woody seedlings to flooding in relation to nutrients status in leaves. *J. Exp. Bot.* 38, 1166-1173.

- Oh, M.H., Moon, Y.H., Lee, C.H., 2003. Increased stability of LHCII by aggregate formation during dark-induced leaf senescence in the Arabidopsis mutant, ore10. *Plant Cell Physiol.* 44,1368–1377
- Oukarroum, A., Madidi, S., Schansker, G., Strasser, R.J., 2007. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll *a* fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environ. Exp. Bot.* 60, 438-446.
- Panda, D., Rao, D.N., Sharma, S.G., Strasser, R.J., Sarkar, R.K., 2006. Submergence effects on rice genotypes during seedlings stage: Probing of submergence driven changes of photosystem II by chlorophyll *a* fluorescence induction O-J-I-P transients. *Photosynthetica* 44, 69-75.
- Parolin, P., 2001. Morphological and physiological adjustment to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplaining trees. *Oecologia* 128, 326-335.
- Parolin, P., 2003. Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers. *Flora* 198, 436-443.
- Parvanova, D., Popova, A., Zaharieva, I., Lambrev, P., Konstantinova, T., Taneva, S., Atanassov, A., Goltsev, V., Djilianov, D., 2004. Low temperature tolerance of tobacco plants transformed to accumulate proline, fructans, or glycine betaine. Variable chlorophyll fluorescence evidence. *Photosynthetica* 42, 179-185.
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46, 299-312.
- Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., DeLaune, R.D., 1996a. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil oxygen deficiency. *Tree Physiol.* 16, 453-458.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., Kludze, H.K., Choi, H.S., 1996b. A comparative study of gas exchange characteristics of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicense*) to soil redox conditions. *Aquat. Bot.* 54, 25-35.
- Pezeshki, S.R., Chambers, J.L., 1985. Response of cherry-bark oak (*Quercus falcata* var. *Pagodaefolia*) seedlings to short-term flooding. *For. Sci.* 31, 760-771.
- Pimenta, J.A., Orsi, M.M., Medri, M.E., 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Coleus blumei* Benth. Submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. *Rev. Bras. Biol.* 53, 427-433.
- Prance, G.T., 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. *Brittonia* 31, 26–38.

- Rengifo, E., Tezara, W., Herrera, A., 2005. Water relations, Chlorophyll *a* fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica* 43, 203-210.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B., Chen, H.J., 1968. A comparative study of various tests of normality. *J. Am. Stat. Assoc.* 63, 1343–1372
- Sironval, C, Strasser, R.J., Brouers, M., 1981. Equivalence entre la theorie des flux et la theorie des relations entre proportions de pigments pour la description de la repartition de lenergie lumineuse absorbee par les membranas photoactives. *Bull. Acad. R. Belg.* 67, 248-59.
- Smethurst, C.F., Garnett, T., Shabala, S., 2005. Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucene (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil* 270, 31-45.
- Srivastava, A., Guiss'e, B., Greppin, H., Strasser, R.J., 1997. Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient: OKJIP. *Biochim. Biophys. Acta* 1320, 95–106.
- Srivastava ,A., Strasser, R.J., Govindjee, 1999. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica* 37,365-92.
- Strasser, B.J., 1997. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll *a* fluorescence transients. *Photosynth. Res.* 52, 147–155.
- Strasser R.J, Govindjee, 1992. The F₀ and O-J-I-P fluorescence rise in higher plants and algae. In: Argyroudi-Akoyunoglou JH, (Ed), *Regulation of chloroplast biogenesis*. New York, Plenum Press, pp. 423-426.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee, 1995. Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem Photobiol.* 61,32-42.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M., 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P., (Eds), *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*. London: Publishers Taylor and Francis; pp. 445-483.
- Strasser, R.J, Tsimilli-Michael, M., 2001. Stress in plants from daily rhythm to global changes, detect and quantified by the JIP test. *Chim Nouvelle (SRC)* 75, 3321-6.

- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M., 2004. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient. In Papageorgiou, G.C., Govindjee (Eds.), *Photosynthesis and Respiration*, Vol. 19. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 321-362.
- Strauss, A.J., Kruger, G.H.J., Strasser, R.J., van Heerden, P.D.R., 2006. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by chlorophyll *a* fluorescence transient O-J-I-P. *Environ. Exp. Bot.* 56, 147-157.
- Tomek, P., Ilík, P., Lazár, D., Štroch, M., Nauš, J. 2003. On the determination of QB-non-reducing photosystem II centres from chlorophyll *a* fluorescence induction. *Plant Sci.* 164, 665-670.
- Tóth, S.Z., Schansker, G., Strasser, R.J., 2005. In intact leaves, the maximum fluorescence level (F_M) is independent of the redox state of the plastoquinone pool: a DCMU-inhibition study. *BBA-Bioenergetics* 1708, 275-282.
- Tsimilli-Michael, M., Pêcheux, M., Strasser, R.J., 1998. Vitality and stress adaptation of the symbionts of coral reef and temperate foraminifers probed in hospite by the fluorescence kinetics OJIP. *Arch. Sci. Genève* 51, 205-240.
- Tsimilli-Michael, M., Eggenberg, P., Biro, B., Koves-Péchy, K., Voros, I., Strasser, R.J., 2000. Synergistic and antagonistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers on the photosynthetic activity of alfalfa, probed by polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient O-J-I-P. *Appl. Soil Ecol.* 15, 169-82.
- Van Heerden, P.D.R., Strasser, R.J., Kruger, G.H.J., 2004. Reduction of dark chilling stress in N_2 -fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll *a* fluorescence kinetics. *Physiol. Plant.* 121, 239-249.
- Van Heerden, P.D.R., Swanepoel, J.W., Kruger, G.H.J., 2007. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C_3 -mode CO_2 assimilation. *Environ. Exp. Bot.* 61, 124-136.
- Waldhoff, D., Furch, B., Junk, W.J., 2002. Fluorescence parameters, Chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Environ. Exp. Bot.* 48, 225-235.
- Yamamoto, F., Kozłowski, T.T., 1987. Effects of flooding, tilting of stems, and Ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus densiflora* seedling. *J. Exp. Bot.*, 38, 293-310.

Capítulo III. Efeitos da temperatura foliar nas trocas gasosas de espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central⁵

Introdução

Emissões de gases do efeito estufa provenientes de ações antrópicas como a queima de combustíveis fósseis e o aumento do desmatamento das florestas tropicais (e.g. floresta amazônica) têm aumentado significativamente nas últimas décadas. Associado ao aumento dos gases de efeito estufa tem sido observado aumento da temperatura média da terra a níveis preocupantes. Se considerarmos os últimos resultados sobre o aumento da temperatura no planeta, observa-se de maneira preocupante que a temperatura média na superfície da terra aumentou aproximadamente 0,6 °C no último século e as projeções é que aumente entre 1,4 a 5,8 °C até 2100 (IPCC 2001).

O impacto desse aumento na temperatura sobre o planeta terra tem sido um dos temas mais debatidos no meio científico nos últimos anos, no qual dentre as várias linhas de pesquisa têm se destacado o impacto do aumento da temperatura sobre os diferentes tipos de florestas, no que tange ao balanço de carbono, e a produtividade de culturas agrícolas (Clark et al. 2003; Sharkey 2005; Tribuzy 2005, Feeley et al. 2007; Kattge and Knorr 2007; Kim et al., 2007).

A temperatura exerce grande influência nos processos fisiológicos da planta, dentre os quais a fotossíntese é considerada um dos processos mais sensíveis ao aumento da temperatura (Berry and Björkman 1980; Wahid et al., 2007). Nesse sentido, um melhor entendimento da resposta da fotossíntese ao aumento da temperatura em diferentes espécies e / ou tipos funcionais de vegetação sob diferentes condições ambientais (e.g. seca, alagamento) poderá contribuir para prever as potenciais mudanças na composição de espécies e no balanço de C de diferentes ecossistemas florestais diante do aquecimento global.

Nas plantas C₃ a temperatura ótima para o processo fotossintético pode variar de 20 a 35 °C (Schrader et al. 2007). Estudos de trocas gasosas usando câmaras controladas (e.g. IRGA) têm demonstrado que para espécies tropicais a temperatura ótima pode variar de 26 a 34° C (Koch et al. 1994; Ishida et al. 1999; Keller and Lerdau 1999; Lerdau and Throop 1999; Graham et al. 2003, Tribuzy 2005). A medida que a temperatura foliar vai aumentando acima da temperatura ótima para a fotossíntese a planta tende a perder a capacidade em

⁵ Escrito conforme as normas da revista Trees

assimilar carbono estando este fato relacionado, principalmente, com as mudanças na propriedade da Rubisco ativase e com as propriedades cinéticas da Rubisco (Feller et al., 1998; Crafts-Brandner and Salvucci; 2000; Portis, 2003; Haldimann and Feller, 2004, 2005; Sharkey 2005).

Tendo em vista a importância da temperatura nos processos de trocas gasosas, o objetivo desse trabalho foi investigar como o aumento na temperatura pode afetar as trocas gasosas em espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido em áreas alagadas pelo rio Uatumã, a montante e a jusante da barragem da Usina Hidrelétrica (UHE) de Balbina, Presidente Figueiredo-AM (01° 55'S e 59° 28' W). Segundo a classificação de Koppen, o clima da região é do tipo Amw designativo de clima tropical chuvoso quente e úmido, com chuvas predominantemente de verão e alta umidade relativa do ar. No período em que o experimento foi realizado (2005-2007) a precipitação média anual foi de 2391,6 mm e os valores médios para temperatura mínima e máxima foram iguais a 23,27 e 33,95 °C, respectivamente (As informações sobre os dados meteorológicos foram fornecidos pela Manaus Energia.- Ver detalhes no capítulo 1 desta Tese). Os dados pluviométricos foram mensurados por meio de um pluviômetro Ville de Paris (JCTM) com uma área de captação de 400 cm² e a temperatura do ar com um termômetro digital (JCTM), todos fixados sobre a barragem da UHE de Balbina. Os dados fisiológicos foram coletados em dois períodos de alagamento distintos sendo o período não alagado caracterizado por valores da cota da barragem variando de 47,64 a 48,21 (meses de Janeiro e fevereiro de 2006 e 2007) e o período alagado caracterizados por valores da cota da barragem que variaram de 50,41 a 50,69 (meses de Junho e Julho de 2006 e 2007).

Seleção das espécies

Na área do reservatório da UHE Balbina foram selecionadas oito espécies sendo cinco tolerantes ao alagamento (*Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs) e *Parinari excelsa* (Pe)) e três espécies de

crescimento rápido que apesar de muito freqüentes, morrem quando a cheia da represa é mais intensa (*Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis* (Vj)). A juzante da barragem duas espécies tolerantes foram selecionadas, a saber: *Nectandra amazonum* e *Macrolobium angustifolium*.

Curvas de respostas da fotossíntese a temperatura foliar

As mensurações das curvas de resposta da fotossíntese a temperatura foliar (P_n -T) foram realizadas em folhas saudáveis e completamente expandidas de dez plantas por espécie (dez espécies) por período de alagamento (não alagado e alagado). As curvas P_n -T foram coletadas entre 7:30 e 16:30 horas utilizando-se um analisador de gás infravermelho (IRGA) modelo LI-6400 (Li-cor, USA) equipado com uma fonte de luz 6400-02B *Red Blue*. As curvas P_n -T foram determinadas manualmente aumentando-se a temperatura do bloco da câmara do IRGA. Cada curva de temperatura foi determinada entre 40 e 70 minutos, dependendo da espécie e da temperatura ambiente, tendo seu início com a temperatura de $\sim 27,5 \pm 0,5$, e posteriormente aumentando a temperatura em intervalos de $\sim 1,5^\circ\text{C}$ até $\sim 41 \pm 1^\circ\text{C}$. O aumento da temperatura elevou a demanda evaporativa e o déficit de pressão de vapor (VPD) e diminuiu a umidade relativa (RH) dentro da câmara de medição. O Li-cor 6400 foi ajustado para trabalhar com fluxo de $400 \mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 (proveniente da mistura de CO_2 do cilindro com o CO_2 atmosférico) e as folhas foram expostas a uma irradiância de $1000 \mu\text{mol (quanta) m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As mudanças na temperatura, VPD e RH estavam fortemente correlacionados não sendo possível determinar o fator que melhor se correlacionou com as taxas de trocas gasosas.

Os dados de fotossíntese provenientes das curvas de resposta a temperatura foram utilizados para determinar a dependência da temperatura. O modelo quadrático foi utilizado para descrever os dados obtidos das curvas P_n -T, a saber:

$$P_n = aT^2 + bT + c$$

No qual P_n representa a fotossíntese líquida em determinada temperatura (T) em $^\circ\text{C}$. a , b e c são as constantes do modelo. A temperatura ótima para fotossíntese (T_{opt}) foi calculada como: $T_{\text{opt}} = -b/2a$; e a fotossíntese na temperatura ótima ($P_{n_{\text{opt}}}$) foi calculada como $P_{n_{\text{opt}}} = (4ac - b^2)/4a$.

Quanto aos dados de transpiração (E) e de condutância estomática (g_s), o modelo polinomial de terceira ordem foi utilizado para descrever as curvas de resposta a temperatura foi:

$$E = aT^3 + bT^2 + cT + d \quad e$$

$$g_s = aT^3 + bT^2 + cT + d$$

No qual E representa a transpiração e g_s representa a condutância estomática em determinada temperatura (T) em °C; e *a*, *b*, *c* e *d* são as constantes do modelo. As curvas E-T e g_s -T foram modeladas utilizando-se o programa Sigmaplot 8.02 (2002) e a partir da análise dos pontos dos gráficos fornecidos pelo foram extraídos os valores de temperatura ótima para transpiração (TE_{opt}) e condutância (Tg_{sopt}); e a transpiração (E_{opt}) e condutância estomática (g_{sopt}) na temperatura ótima.

Desenho experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado em esquema fatorial 10x2 com 10 espécies e dois períodos de alagamento (alagado e não alagado), tendo dez repetições (indivíduos) por espécie por período. Os resultados obtidos foram submetidos a análise de variância. A normalidade dos dados foi testada utilizando-se o teste W Shapiro-Wilk (Shapiro et al., 1968) e a homogeneidade das variâncias foram testadas utilizando-se o teste Brown e Forsythe (Brown and Forsythe, 1974). Nos dados considerados paramétricos (dados com distribuição normal e variâncias homogêneas), as diferenças entre as médias das variáveis entre os períodos de alagamento para cada espécie foram determinados por meio do teste *t* de Student. Nos dados considerados não paramétricos, as diferenças entre as médias das variáveis entre os períodos de alagamento para cada espécie foram determinados por meio do teste *U* Mann-Whitney (Mann and Whitney, 1947). O programa estatístico utilizado na análise dos dados foi o Statistica versão 6.0 para Windows (StatSoft Inc., 2003 East 14th Street, Tulsa, OK, USA).

Resultados

Resposta da fotossíntese ao aumento da temperatura

Os valores de temperatura ótima para fotossíntese (TPn_{opt}) entre as espécies variaram de 28,93 (*Bl*) a 32,22 °C (*Na*) no período não alagado (PNA) e 31,32 a 33,84 °C (*Vg*) no período alagado. Em geral as espécies apresentaram tendência de aumento de TPn_{opt} no

período alagado com destaque para *Bl*, *Cr*, *Vg* e *Vj* (Tabela 1). Quanto a fotossíntese na temperatura ótima ($P_{n_{opt}}$) foi observado que o alagamento promoveu diminuição de 11,5, 17,7, e 13,3% nos valores de $P_{n_{opt}}$ nas espécies tolerantes *Ma*, *Ad* e *Cr*, respectivamente. Nas espécies não tolerantes a hipoxia (*Cc*, *Vg* e *Vj*) a diminuição dos valores de $P_{n_{opt}}$ induzida pelo alagamento foi mais intensa, sendo superiores a 83% (Tabela 1).

Tabela 1. Temperatura ótima para a fotossíntese ($TP_{n_{opt}}$), fotossíntese na temperatura ótima ($P_{n_{opt}}$), mudança percentual da fotossíntese com o aumento da temperatura ótima até 42 °C ($\delta P_{n_{opt}}^{42}$) e coeficiente de determinação (r^2) referente a Figura 1 em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	$TP_{n_{opt}}$ (°C)	$P_{n_{opt}}$	$\delta P_{n_{opt}}^{42}$ (PNA / PA)	r^2 (PNA / PA)
<i>Na</i>	32,22 (-1,6%)	14,57 (-3,6%)	-29% / -50%	0,977 / 0,986
<i>Ma</i>	31,27 (+3,7%)	11,13 (-11,5%)*	-37,8% / -54,8%	0,962 / 0,904
<i>Ad</i>	30,55 (+5,3%)	12,59 (-17,7%)*	-61,8% / -91,9%	0,947 / 0,978
<i>Bl</i>	28,93 (+8,3%***)	8,87 (-13,3%)*	-60,7% / -58,8%	0,988 / 0,987
<i>Cr</i>	31,84 (+5,3%**)	22,23 (-2,2%)	-15,5% / -41,6%	0,761 / 0,975
<i>Gs</i>	31,37 (+1,9%)	12,09 (-0,1%)	-22,2% / -56%	0,914 / 0,942
<i>Pe</i>	31,21 (+3,6%)	11,17 (-9,9%)	-46,3% / -69,7%	0,981 / 0,91
<i>Cc</i>	31,93 (+1,4%)	19,90 (-83,6%***)	-46,7% / -99,8%	0,925 / 0,945
<i>Vg</i>	29,74 (+13,8%***)	11,55 (-83,2%***)	-61% / -87,5%	0,987 / 0,849
<i>Vj</i>	29,67 (+12,1%**)	10,36 (-83%***)	-63,4% / -59,9%	0,971 / 0,804

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores $TP_{n_{opt}}$ e $P_{n_{opt}}$. As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste *t* de Student para os dados paramétricos e pelo teste *U* de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. PNA = período não alagado; PA = período alagado.

Na Figura 1 estão as curvas de resposta da fotossíntese a temperatura, no qual pode ser observada que os valores de fotossíntese foram menores no período alagado quando comparado com o período não alagado. Para a fotossíntese na temperatura de 27 °C nas espécies tolerantes foi observado que os valores de P_n foram de 20,9 (*Ma*) a 42,9% (*Ad*) menores (com exceção de *Na* cuja diferença de 5,9% não foi significativa) no período alagado quando comparado com o período não alagado, enquanto que nas espécies não tolerantes a diminuição de P_n induzida pelo alagamento foi de 86,6 (*Cc*) a 92,4% (*Vg*) (Figura 1). Para a temperatura de 34,5 °C as diferenças foram mais evidentes foram observados nas espécies não tolerantes. Para a temperatura de 42 °C, com exceção de *Bl* todas as espécies exibiram diferença entre os valores de P_n quando comparado com os períodos de alagamento, no qual a diminuição nos valores de P_n induzida pelo alagamento variou de 32,1 (*Na*) a 82,6% (*Ad*) nas espécies tolerantes e 81,4 (*Vj*) a 99,9% (*Cc*) nas espécies não tolerantes (Figura 1)

Os efeitos da elevação da temperatura foliar foram mais evidentes nas plantas sob alagamento, com decréscimo nos valores de fotossíntese na temperatura de 42 °C entre 50

(*Na*) a 99,8% (*Vj*) quando comparado com a fotossíntese na temperatura ótima (ver Tabela 1). No período não alagado a diferença entre os valores de P_n na temperatura ótima e P_n em 42 °C ($\delta P_n^{opt}_{42}$) variou de 29 (*Na*) a 65,4% (*Vj*).

Resposta da transpiração ao aumento da temperatura

A transpiração aumentou com o aumento da temperatura e a demanda de evaporação da folha até a temperatura ótima para a transpiração (TE_{opt}) que foi superior a TPn_{opt} (comparar Tabela 1 com Tabela 2). Considerando todas as espécies observou-se que a TE_{opt} foi em média 6,45 e 4,5 °C superior aos valores de TPn_{opt} no período não alagado e alagado, respectivamente. Quanto a transpiração na temperatura ótima (E_{opt}) foi observado que o alagamento induziu diminuição significativa nos valores de E_{opt} nas espécies tolerantes *Na* (23,7%), *Cr* (25,1%), *Gs* (28,5%) e *Pe* (26,9%). Nas espécies não tolerantes a hipoxia a diminuição da taxa transpiratória induzida pelo alagamento foi de 84,6, 66,8 e 60,6% em *Cc*, *Vg* e *Vj*, respectivamente (Tabela 2).

Na Figura 2 estão as curvas de resposta da transpiração a temperatura nos dois períodos de alagamento. Nas espécies tolerantes, foi observado que com exceção de *Bl* e *Pe* todas exibiram diminuição significativa nos valores de transpiração na temperatura de 42 °C (Figura 2). Nas plantas não tolerantes foi observada diminuição da transpiração superior a 60% nas temperaturas de 27, 34,5 e 42 °C nas plantas submetidas ao alagamento (Figura 2).

Os efeitos da elevação da temperatura foliar sobre a transpiração (δE^{opt}_{42}) foram mais evidentes nas plantas sob alagamento, excetuando *Vg* (Tabela 2).

Resposta da condutância estomática ao aumento da temperatura

A temperatura ótima para condutância estomática (Tg_{sopt}) ficou em média 0,89 e 0,36 °C abaixo do valor médio de TPn_{opt} no período não alagado e alagado, respectivamente (comparar Tabela 1 com Tabela 3). Comparando-se os períodos foi observado que o alagamento induziu um aumento nos valores de Tg_{sopt} , com destaque para *Ma*, *Ad*, *Bl*, *Cc*, *Vg* e *Vj*. Para os valores de condutância estomática na temperatura ótima (g_{sopt}) foi observado que dentre as espécies tolerantes *Bl*, *Cr* e *Gs* apresentou diminuição de 21, 35,3 e 30,9% no período alagado, enquanto que nas espécies não tolerantes *Cc*, *Vg*, *Vj* a diminuição foi de 88, 73,7 e 66,7% (Tabela 3).

Tabela 2. Temperatura ótima para a transpiração (TE_{opt}), transpiração na temperatura ótima (E_{opt}), mudança percentual da transpiração com o aumento da temperatura ótima até 42 °C (δE_{opt}^{42}) e coeficiente de determinação (r^2) referente a Figura 2 em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	TE_{opt} (°C)	E_{opt}	δE_{opt}^{42} (PNA / PA)	r^2 (PNA / PA)
<i>Na</i>	39,63 (-5,5%)*	7,32 (-23,7%)**	-10,1% / -30,4%	0,962 / 0,991
<i>Ma</i>	38,66 (-3,4%)*	4,78 (-13,6%)	-26,1% / -66,9%	0,997 / 0,994
<i>Ad</i>	35,91 (-2,4%)	5,87 (-22,8%)	-55,8% / -81,8%	0,982 / 0,993
<i>Bl</i>	35,35 (+2,9%)	2,61 (+3,2%)	-36,8% / -48,9%	0,951 / 0,938
<i>Cr</i>	40,58 (-6,1%)*	13,62 (-25,1%)**	-4,9% / -31,6%	0,995 / 0,991
<i>Gs</i>	37,81 (-3,3%)	7,12 (-28,5%)**	-17,7% / -56,8%	0,973 / 0,991
<i>Pe</i>	36,11 (-0,2%)	5,07 (-26,9%)*	-70,7% / -79,7%	0,978 / 0,991
<i>Cc</i>	37,33 (-0,8%)	8,35 (-84,6%***)	-43,7% / -66,1%	0,992 / 0,991
<i>Vg</i>	35,90 (+7,8%***)	3,95 (-66,8%***)	-58,8% / -52%	0,973 / 0,98
<i>Vj</i>	35,96 (+3,8%)	3,74 (-60,6%)**	-49,6% / -56,7%	0,989 / 0,988

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores TE_{opt} e E_{opt} . As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados paramétricos e pelo teste U de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. PNA = período não alagado; PA = período alagado.

Na Figura 3 estão apresentadas as curvas de resposta da condutância estomática a temperatura, no qual pode ser observado que para as temperaturas de 27 e 42 °C a maioria das espécies tolerantes exibiram diminuição dos valores de g_s , excetuando *Na* e *Ma* na temperatura de 27 °C e *Ad* e *Bl* na temperatura de 42°C. Na temperatura de 34,5 °C apenas *Gs* exibiu diferença entre os períodos. Quanto as espécies não tolerantes foi observado diferença em todas as temperaturas entre os períodos de alagamento (Figura 3).

A semelhança da fotossíntese e da transpiração foi observado que os efeitos da elevação da temperatura foliar sobre a condutância ($\delta g_s^{opt}_{42}$) foram mais evidentes nas plantas sob alagamento (Tabela 3).

Tabela 3. Temperatura ótima para a condutância estomática (Tg_{sopt}), condutância estomática na temperatura ótima (g_{sopt}), mudança percentual da condutância estomática com o aumento da temperatura ótima até 42 °C ($\delta g_s^{opt}_{42}$) e coeficiente de determinação (r^2) referente a Figura 3 em dez espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Espécies	Tg_{sopt} (°C)	g_{sopt}	$\delta g_s^{opt}_{42}$ (PNA / PA)	r^2 (PNA / PA)
<i>Na</i>	29,51 (+4,3%)	0,295 (-8,3%)	-50,8% / -67,6%	0,995 / 0,993
<i>Ma</i>	31,21 (+5,6%)*	0,157 (-4,1%)	-54,3% / -80,6%	0,996 / 0,993
<i>Ad</i>	30,57 (+5,7%***)	0,257 (-18%)	-67,8% / -88,1%	0,989 / 0,995
<i>Bl</i>	28,76 (+11,4%***)	0,121 (-21%)*	-58,5% / -72,1%	0,992 / 0,997
<i>Cr</i>	30,61 (+3,1%)	0,892 (-35,3%)*	-32,1% / -62,5%	0,989 / 0,997
<i>Gs</i>	29,03 (+5,5%)	0,307 (-30,9%)*	-61,5% / -82,0%	0,997 / 0,993
<i>Pe</i>	31,15 (+2,4%)	0,216 (-27,3%)	-83,4% / -93,1%	0,991 / 0,989
<i>Cc</i>	30,16 (+7,8%)**	0,416 (-88%***)	-75,5% / -86,8	0,99 / 0,965
<i>Vg</i>	29,00 (+17,3%***)	0,179 (-73,7%***)	-79,4% / -82,2%	0,987 / 0,992
<i>Vj</i>	29,93 (+9,2%)**	0,151 (-66,7%)**	-65,8% / -76,3%	0,985 / 0,868

Média de dez repetições por espécie no período não alagado e porcentagens entre parêntesis referentes as mudanças promovidas pelo alagamento (positiva ou negativa relativas aos valores obtidos no período não alagado) nos valores Tg_{sopt} e g_{sopt} . As diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicados por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados paramétricos e pelo teste U de Mann-Whitney para os dados considerados não paramétricos, respectivamente. PNA = período não alagado; PA = período alagado.

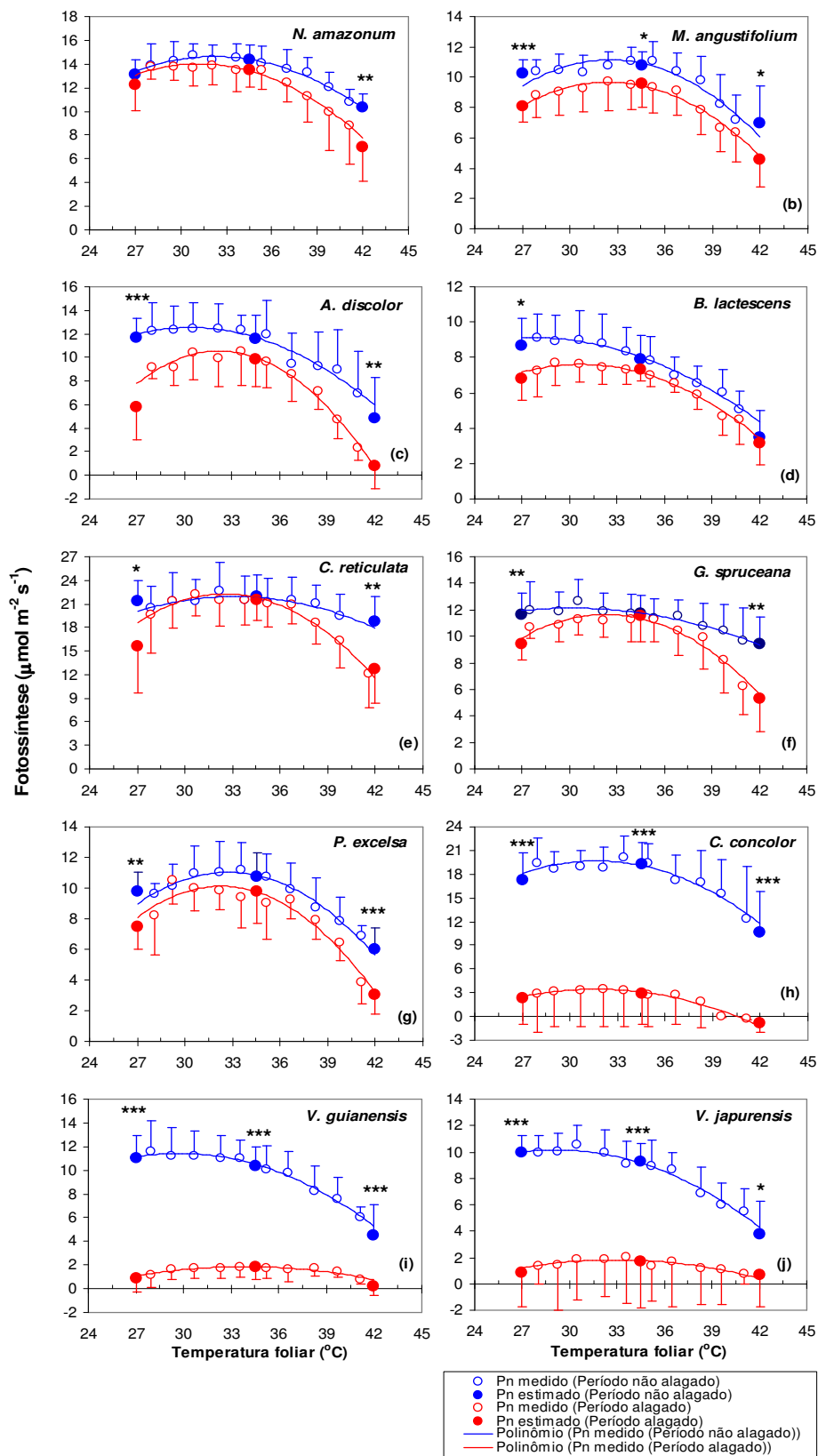


Figura 1. Curvas de resposta da fotossíntese (P_n) a temperatura foliar (T) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.

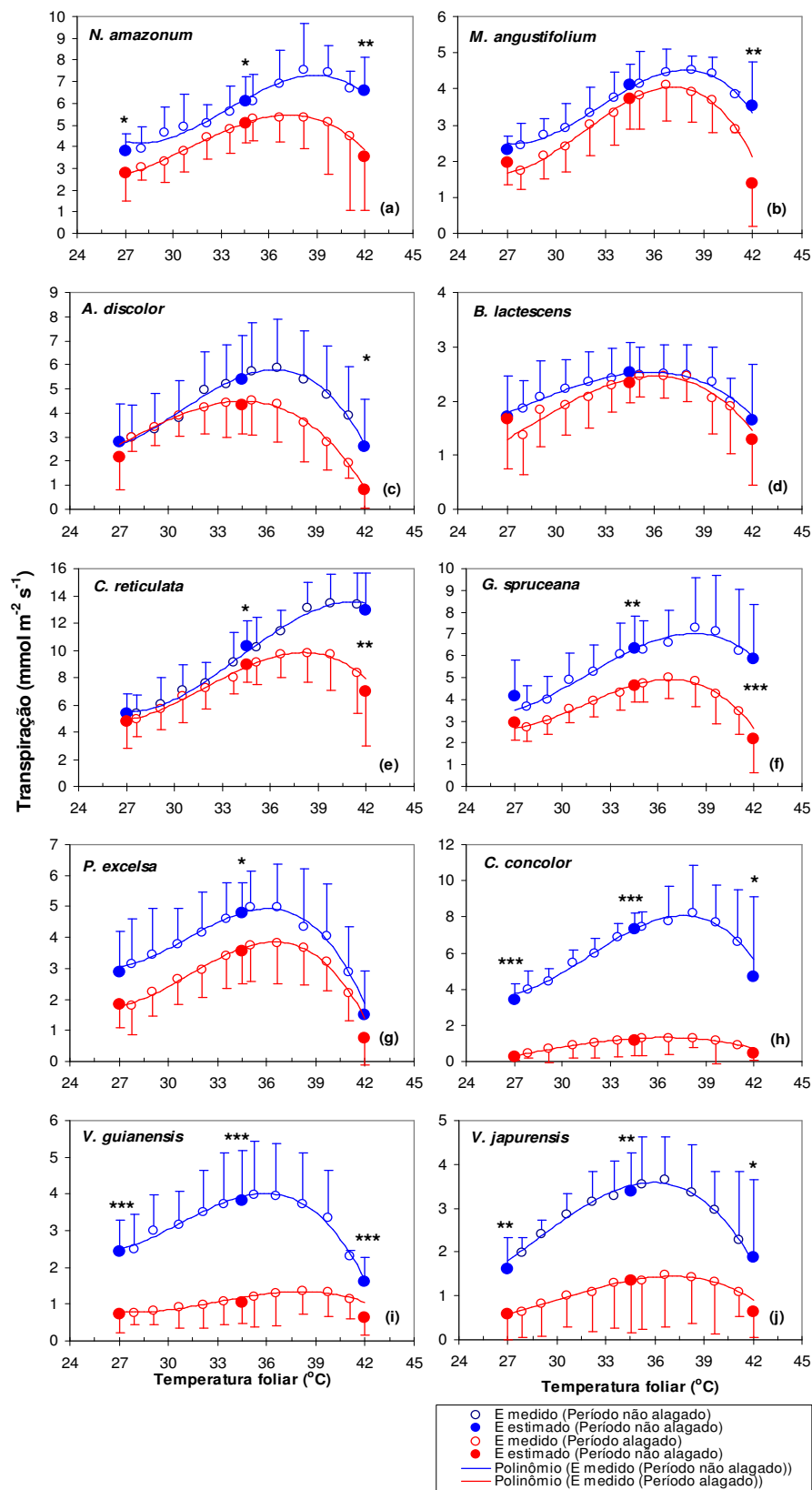


Figura 2. Curvas de resposta da transpiração (E) a temperatura foliar (T) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.

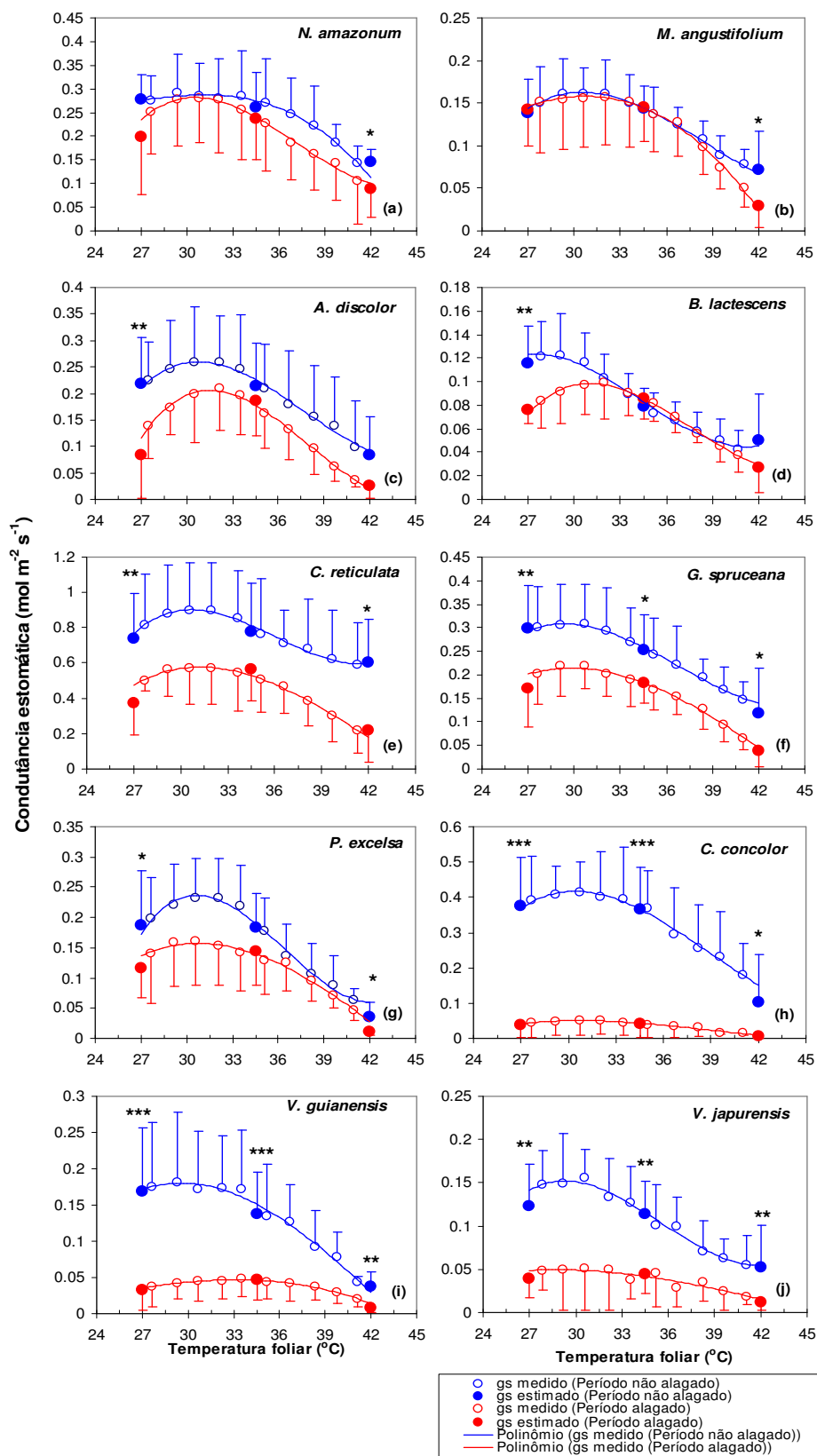


Figura 3. Curvas de resposta da condutância estomática (E) a temperatura foliar (T) em dez espécies arbóreas tropicais (a-j) em dois períodos de alagamento. Diferenças significativas ($P < 0,05$, $P < 0,01$ e $P < 0,001$) relativas aos valores obtidos no período não alagado estão indicadas por *, ** e *** pelo teste t de Student para os dados considerados como paramétricos e teste U de Mann-Whitney para os dados considerados como não paramétricos.

Discussão

Nas regiões tropicais as temperaturas poderão aumentar de 2 a 5° C com o aquecimento global (Cramer et al. 2004, Zhang et al 2001), sendo esperado que as temperaturas nos trópicos aumentem menos que nas regiões temperadas e árticas. Contudo, plantas crescendo em regiões tropicais tendem a apresentar mais sensibilidade ao aumento da temperatura que plantas de regiões temperadas, considerado que as plantas de regiões temperadas estão mais adaptadas a grande amplitude de temperatura quando comparada com espécies tropicais o que indica que os impactos negativos do aquecimento global sobre as florestas tropicais podem ser maiores que em regiões temperadas (Cunningham and Read, 2002; 2003).

Plantas crescendo sob condições que promovam um aumento da temperatura foliar (e.g. alta irradiância, baixa umidade relativa do ar, altas temperaturas, deficiência hídrica) em geral tendem a apresentar um aumento na temperatura ótima para a fotossíntese (TPn_{opt}) comparada com as mesmas plantas sob condições ideais (Battaglia et al., 1996; Cunningham and Read, 2002; Tribuzi, 2005; Kattge and Knorr, 2007; Niu et al., 2007). Nesse estudo, o valor de TPn_{opt} aumentou em média (considerando todas as espécies) 1,63 °C (espécies adaptadas ~ 1,16 °C; espécies não adaptadas ~ 2,72 °C) devido ao alagamento (Tabela 1). Esse aumento em TPn_{opt} foi acompanhado por um aumento médio de 2,16 °C na temperatura ótima para a condutância estomática (Tg_{sopt}) (Tabela 2). O aumento nos valores de TPn_{opt} e Tg_{sopt} sob alagamento pode ser uma resposta de aclimatação do aparato fotossintético ao aumento da temperatura foliar ocasionado pela diminuição da capacidade de dissipação do calor latente pela transpiração, já que no período alagado a transpiração diminuiu em média 35,6% (plantas adaptadas ~ -20,5% e plantas não adaptadas ~ -70,7%) (ver Tabela 2). Por sua vez, um dos fatores mais determinantes para a diminuição da transpiração das plantas sob alagamento deve ter sido a diminuição da condutância estomática ocasionado pelo fechamento dos estômatos (ver Figura 3 e Tabela 3) sendo esta diminuição uma das primeiras respostas da planta ao alagamento tanto em espécies tolerantes quanto em espécies não tolerantes a hipoxia (Lavinsky et al., 2007; Lopez and Kursar 1999; Davanso et al, 2002; Mielke et al., 2003; 2005). Pequenas taxas de transpiração podem significar uma diferença de alguns graus na temperatura foliar que em condições de alta temperatura do ar pode significar a diferença entre a sobrevivência e o colapso fisiológico / morte dos tecidos.

A fotossíntese na temperatura ótima (Pn_{opt}) diminuiu como consequência dos efeitos do alagamento. Essa diminuição pode ser atribuída tanto ao fechamento estomático quanto a

fatores não estomáticos (Pezeshki 2001). Contudo, a limitação estomática provavelmente seja o fator mais decisivo para a redução da fotossíntese (Koslowski 1997). Nesse estudo pode ser observado que as espécies não tolerantes exibiram a maior redução de Pn_{opt} e que por sua vez também apresentaram as maiores reduções de g_{sopt} , indicando a forte relação entre Pn_{opt} e g_{sopt} (Mielke et al., 2003; Li et al., 2007).

A resposta da fotossíntese ao aumento da temperatura é parabólica aumentando até a temperatura ótima e decrescendo a medida que a temperatura aumenta a valores extremos (Figura 1). Comportamento semelhante tem sido observado em diversos trabalhos (Tribuzi, 2005; Niu et al. 2007; Pimentel et al., 2007; Alonso et al., 2008). Analisando-se os efeitos do aumento da temperatura sobre a capacidade das plantas em assimilar carbono foi observado que a fotossíntese líquida diminuiu em média 44,4% no período não alagado e 67% no período alagado quando comparadas a fotossíntese na temperatura ótima e na temperatura de 42°C, indicando que o aumento na temperatura afetou pelo menos uma das etapas do processo fotossintético (Figura 1 e na Tabela 1). Dentre os efeitos causados pelo aumento da temperatura na diminuição da fotossíntese das plantas podemos citar: o aumento da respiração, a diminuição da estabilidade das membranas, danos causados no aparato fotoquímico, aumento da fotorrespiração, a desestruturação / inativação de enzimas envolvidas na fixação e redução do CO₂, a diminuição da difusão do CO₂ no mesófilo foliar, o aumento da resistência estomática, um acúmulo de carboidratos e uma diminuição do fator especificidade da Rubisco (Baldochi and Amthor, 2001; Medlyn et al., 2002 a, b; Pons and Welschen, 2003; Bernachi et al., 2001; Sage and Kubien, 2007; Schrader et al., 2007). Adicionalmente, Fuller (2006) estudando folhas expostas ao sol verificou que a baixa ativação da Rubisco sob alta temperatura causada por uma inativação mais rápida da Rubisco e por uma reativação mais lenta da enzima termosensitiva que a Rubisco ativase conduz a uma limitação da fotossíntese, enquanto que a cadeia transportadora de elétrons ainda pode continuar funcionando, indicando que a etapa bioquímica da fotossíntese é mais sensível ao aumento da temperatura que a etapa fotoquímica da fotossíntese. Nesse estudo verificou-se que a diminuição da fotossíntese com o aumento da temperatura a partir de TPn_{opt} foi acompanhada pela diminuição da condutância estomática, sugerindo que parte da redução da Pn até a temperatura de 42 °C pode ser em parte explicada pela redução nos valores de g_s (ver Figuras 1 e 3). Resultados semelhantes foram observados por Pons e Welschen (2003) estudando *Eperua glandiflora* e Chang e Lin (2007) estudando *Litchi chinensis* que concluíram que a diminuição da abertura estomática com o aumento da temperatura foliar contribuiu para a diminuição da fotossíntese.

A temperatura foliar das plantas no campo pode exceder em 10 °C a temperatura do ar (Moore et al., 1998; Haldimann et al., 2005, Tribuzi, 2005). Sendo assim, a transpiração exerce um papel determinante para a manutenção da temperatura foliar em níveis adequados para a fotossíntese. As altas taxas de transpiração podem ser efetivas na prevenção de altas temperaturas foliares quando estas estão expostas à alta irradiância, considerando que grande parte dessa energia pode ser dissipada na forma de calor latente (Nobel, 1991; Bazzaz, 1996). Segundo Gates (1964) uma taxa de transpiração de 1,84 mmol m⁻² s⁻¹ pode promover uma diminuição da temperatura foliar em até 5°C. Nesse estudo, pode-se verificar que o alagamento promoveu uma diminuição mais intensa da transpiração da TE_{opt} até TE de 42°C, quando comparada com as plantas no período seco. Esses resultados sugerem que a diminuição da capacidade da planta em manter a temperatura foliar em níveis adequados para os processos fotossintéticos como consequência da diminuição da capacidade de troca de calor entre a folha e o ambiente podem ter contribuído para a diminuição da fotossíntese no período alagado. Nesse sentido, as plantas crescendo em áreas alagáveis estariam bem mais suscetíveis ao aumento da temperatura do ar causado pelo aquecimento global que plantas sob condições ideais, pois a semelhança de plantas sob condições de baixa disponibilidade hídrica (Liberato et al., 2006) a diminuição da transpiração em plantas alagadas permitiriam um aumento mais rápido temperatura foliar a temperaturas críticas, prejudicando o aparato enzimático da etapa bioquímica da fotossíntese e conseqüentemente diminuindo mais acentuadamente a capacidade dessas plantas em assimilar carbono.

Os resultados de δPn_{42}^{opt} , δE_{42}^{opt} e $\delta g_s^{opt}_{42}$ também demonstraram que os efeitos ao aumento da temperatura sobre as trocas gasosas está mais relacionado com a espécie do que com a estratégia de tolerância ao alagamento (ver Tabelas 1, 2 e 3). Por exemplo, *Ad* exibiu maiores reduções de fotossíntese com o aumento da temperatura que as espécies de *Vismia* (Tabela 1) e *Ad* e *Pe* exibiram maior diminuição da transpiração e da condutância com o aumento da temperatura que *Cc*, *Vg* e *Vj* (Tabelas 2 e 3). Nesse sentido, alguns trabalhos têm demonstrado que características relacionadas a morfologia foliar (e.g. tamanho, coloração, presença de estruturas como tricomas, espessura e composição da cutícula foliar, tamanho e densidade dos estômatos) e a tolerância a altas temperaturas devem ser consideradas quanto a resposta das mesmas ao aumento da temperatura (Sharkey 2005; Wahid et al., 2007; Nicotra et al., 2008). Adicionalmente, as diferenças entre as espécies foram consideradas por Niu et al. (2007) como o ponto chave das controvérsias quanto aos efeitos do aquecimento global sobre as trocas gasosas foliares. Os resultados neste estudo também sugerem que o aumento da temperatura poderá promover mudanças na distribuição e composição de espécies que

habitam áreas alagáveis, pois plantas tolerantes ao alagamento poderão sair do sistema por não conseguirem superar as condições desfavoráveis causadas pelo efeito conjunto do alagamento com o aumento da temperatura.

Conclusão

O alagamento promoveu mudanças na temperatura ótima para as trocas gasosas das espécies, indicando um mecanismo de aclimação das plantas sob alagamento quanto a resposta ao aumento da temperatura. A resposta estomática demonstrou ser determinante no que tange as mudanças na fotossíntese e na transpiração. Sob altas temperaturas, as plantas tendem a apresentar o fechamento estomático, diminuindo significativamente a capacidade de assimilação de carbono e a transpiração. Essa diminuição da fotossíntese e da transpiração foi agravada no período alagado, pois a hipoxia / anoxia é uma condição que por si só promove a diminuição da condutância estomática e conseqüentemente das trocas gasosas. Em adição a limitação da entrada de CO₂ no mesofilo foliar promovido pelo alagamento, a perda de capacidade de resfriamento foliar permeada pela transpiração pode agravar a diminuição da fotossíntese.

Bibliografia⁶

- Alonso A, Pérez P, Morcuende R, Martínez-Carrasco R (2008) Future CO₂ concentrations, though not warmer temperatures, enhance wheat photosynthesis temperature responses. *Physiol Plant* 132:102–112.
- Baldocchi DD, Amthor JS (2001) Canopy photosynthesis: history, measurements and models. In: Roy J, Saugier B, Mooney HA (eds), *Terrestrial Global Productivity*. pp.9-31. Academic Press, San Diego.
- Battaglia M, Beadle C, Loughhead S (1996) Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiol* 16:81–89.
- Bazzas FA (1996) *Plants in Changing Environments: Linking physiological, population, and community ecology*. University Press, Cambridge. 320 p.

⁶ Escrito conforme as normas da revista *Trees*

- Bernacchi CJ, Singaas EL, Pimentel C, Portis AR, Long SP (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ* 24:253-259.
- Berry J, Bjorkman O (1980) Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher-Plants. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol* 31:491-543.
- Chang J-C, Lin T-S (2007) Gas exchange in litchi under controlled and field conditions. *Scientia Horticulturae* 114:268–274
- Clark DA, Piper SC, Keeling CD, Clark DB (2003) Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 5852-5857.
- Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2000) Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97, 13430-13435.
- Cramer W, Bondeau A, Schaphoff S, Lucht W, Smith B, Sitch S (2004) Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 359:331-343.
- Cunningham SC, Read J, (2002) Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: photosynthetic responses to growth temperature. *Oecologia* 133:112–119.
- Cunningham SC, Read J (2003) Do temperate rainforest trees have a greater ability to acclimate to changing temperatures than tropical rainforest trees? *New Phytol* 157:55-64.
- Davanso VM, Souza LA, Medri ME, Pimenta JA, Bianchini E (2002) Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanadae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz Arch Biol Technol* 45:375–384
- Fearnside PM (1995) Hydroelectric dams in the brazilian amazon as sources of greenhouse gases. *Environ Conserv* 22:7-19.
- Feeley KJ, Wright SJ, Nur Supardi MN, Kassim AR, Davies SJ (2007) Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters* 10:
- Feller U, Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (1998) Moderately high temperatures inhibit ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase-mediated activation of Rubisco. *Plant Physiol* 116:539-546.
- Feller U (2006) Stomatal opening at elevated temperature an underestimated regulatory mechanism? *Gen. Appl. Plant Physiology, Special issue*, 19-31.

- Gates DM (1964) Leaf temperature and transpiration. *Agronomy Journal* 56: 273-277.
- Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright SJ (2003) Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:572-576.
- Haldimann P, Feller U (2004) Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, *Plant Cell Environ* 27:1169-1183.
- Haldimann P, Feller U (2005) Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (*Pisum sativum* L.) leaves, *Plant Cell Environ* 28:302-317.
- Haldimann P, Gallé A, Feller U (2005). Impact of drought and heat stress on the photosynthetic apparatus of *Quercus pubescens*: a field study. In: *Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global perspectives*, Eds. A. van der Est, D. Bruce, International Society of Photosynthesis, 601-603.
- Intergovernmental Panel of Climate Change (2001). *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, New York.
- Ishida A, Toma T, Marjenah (1999) Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. *Tree Physiol* 19:467-473.
- Junk WJ (1993) Wetlands of tropical South-America. In: Whigham, D., Hejny, S., Dykyjov' a, D. (Eds.), *Wetlands of the World*. Kluve, Dordrecht, pp. 679-739.
- Kattge J, Knorr W (2007) Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant Cell Environ* 30:1176-1190.
- Keller M, Lerda M (1999) Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. *Global Biogeochemical Cycles* 13:19-29.
- Kim SH, Gitz DC, Sicher RC, Baker JT, Timlin DJ, Reddy VR (2007) Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO₂. *Environ Exp Bot* 61:224-236
- Koch GW, Amthor JS, Goulden ML (1994) Diurnal Patterns of Leaf Photosynthesis, Conductance and Water Potential at the Top of a Lowland Rain-Forest Canopy in Cameroon - Measurements from the Radeau-Des-Cimes. *Tree Physiol* 14:347-360.
- Kozlowski TT (1997) Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Mon.* 1: 1-29.

- Lavinsky AO, Sant'Ana CS, Mielke MS, Almeida A-AF, Gomes PA, França S, Silva DC (2007) Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New For* 34:41–50
- Lerdau MT, Throp HL (1999) Isoprene emission and photosynthesis in a tropical forest canopy: Implications for model development. *Ecological Applications*, 9:1109-1117.
- Li M, Yang D, Li W (2007) Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. *Photosynthetica* 45(2):222-228.
- Liberato MAR, Gonçalves JFC, Chevreuil LR, Nina Junior AR, Fernandes AV, Santos Junior UM (2006). Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Braz J Plant Physiol* 18(2):315-323.
- Lopez OR, Kursar TA (1999) Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiol* 19:925–932.
- Marengo JA, Nobre CA (2005). Lições do Catarina e do Katrina. As mudanças do clima e os fenômenos extremos. *Ciência Hoje* 37:22-27
- Medlyn BE, Dreyer E, Ellsworth D, (2002a) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell Environ* 25:1167–1179.
- Medlyn BE, Loustau D, Delzon S (2002b) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Plant Cell Environ* 25:1155–1165.
- Mielke MS, Almeida A-AF, Gomes FP, Mangabeira PAO, Silva DC (2005) Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New For* 29:161–168
- Mielke MS, Almeida A-AF, Gomes FP, Aguilar AG, Mangabeira PAO (2003) Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exp Bot* 50:221–231
- Moore R, Clark WD, Vodopich DS (1998). *Botany*, second edition. WCB/McGraw-Hill, New York.
- Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia* 154:625–635
- Niu S, Li Z, Xia J, Hana Y, Wu M, Wan S (2007) Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China.

- Environ Exp Bot xxx, xxx–xxx
- Nobel PS (1991) Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press, New York.
- Pezeshki SR (2001) Wetland plant responses to soil flooding. Environ Exp Bot 46:299-312.
- Pimentel C, Bernacchi C, Long S (2007). Limitations to photosynthesis at different temperatures in the leaves of *Citrus limon*. Braz J Plant Physiol 19(2):141-147.
- Pons TL, Welschen RAM (2003). Midday depression of net photosynthesis in ten tropical rainforest tree *Eperua grandiflora* contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning, Tree Physiol 23(14):937-947.
- Portis AR (2003) Rubisco activase – Rubisco’s catalytic chaperone. Photosynth Res 75:11-27.
- Sage R, Kubien DS (2007). The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. Plant Cell Environ 30:1086–1106.
- Schrader SM, Kleinbeck KR, Sharkey TD (2007) Rapid heating of intact leaves reveals initial effects of stromal oxidation on photosynthesis. Plant Cell Environ 30:671–678
- Sharkey TD (2005) Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. Plant Cell Environ 28:269–277.
- Tribuzy ES (2005) Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central. Tese. Universidade de São Paulo.
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR (2007) Heat tolerance in plants: An overview. Environ Exp Bot 61:199–223
- Zhang H, Henderson-Sellers A, McGuffie K (2001) The compounding effects of tropical deforestation and greenhouse warming on climate. Climatic Change 49:309-338.

Capítulo IV. Uma análise comparativa de três modelos de fotossíntese em resposta a irradiância em espécies arbóreas tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central⁷

Introdução

As florestas tropicais desempenham importante papel na manutenção dos fluxos regionais e globais de CO₂ podendo contribuir com até 50% da produtividade primária global (Grace et al. 2001). Assim, vários estudos têm sido realizados com o intuito de quantificar a assimilação e a emissão de CO₂ em diferentes tipos de florestas e nas diferentes espécies que compõem esses ecossistemas florestais (Zhan et al. 2003; Oren et al. 2006; Stoy et al. 2006; Mercado et al. 2006).

Estudos recentes têm sugerido que as florestas tropicais maduras podem estar agindo como drenos de carbono. Outros trabalhos, envolvendo modelagem terrestre, têm sugerido que a floresta Amazônica não perturbada pode ser um forte dreno de CO₂, em especial, quando as condições climáticas são favoráveis, ou pode contribuir para emissão de carbono em períodos climáticos desfavoráveis (e.g. períodos severos de El Niño) (Tian et al. 1998). Assim, o impacto das mudanças climáticas na floresta Amazônica tem sido um motivo de grandes controvérsias, com estimativas variando de uma massiva assimilação até uma massiva emissão de carbono pelas florestas (Fearnside 2005).

Uma das alternativas para se compreender o balanço dos fluxos de CO₂ na floresta têm sido os estudos de modelagem (Zhan et al. 2003; Oren et al. 2006; Stoy et al. 2006; Mercado et al. 2006). Os modelos de fotossíntese têm desempenhado um papel chave nas estimativas de produção primária da vegetação sob diferentes condições e tem sido utilizado na modelagem de ecossistemas (Zhan et al. 2003; Gao et al. 2004; Stoy et al. 2006). Nesse cenário, modelos mecanísticos de fotossíntese como o modelo bioquímico desenvolvido por Farquhar et al. (1980), para plantas C₃ tem sido preferidos e largamente utilizados por muitos cientistas para estudar os mecanismos da fotossíntese (Peri et al. 2005). Contudo, esses modelos são, em geral, derivados do conhecimento de relações quantitativas de diversos tipos de moléculas envolvidas nos processos bioquímicos da fotossíntese, requerendo a calibração extensiva de grande número de parâmetros bem como uma parametrização complexa (Cannell and Thornley 1998). Além disso, o detalhamento dos processos bioquímicos requeridos nos

⁷ Escrito conforme as normas da revista Trees

modelos mecanísticos nem sempre são vantajosas quando comparadas com modelos empíricos utilizados para quantificar a fotossíntese de uma simples folha (Gao et al. 2004).

Devido a complexidade dos modelos mecanísticos (modelos bioquímicos), os modelos empíricos têm sido usados para obter informações a partir das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância em plantas sob diferentes condições (Sullivan et al. 1996; Eschenbach et al. 1998; Mielke et al. 2003; Morais 2003).

Como resultado da utilização de diferentes modelos empíricos na literatura, têm sido observadas grandes diferenças na estimativa de parâmetros importantes como a fotossíntese líquida máxima (P_{nmax}), a respiração no escuro (R_d) e o rendimento quântico aparente (α) e essas diferenças tem promovido erros significativos na interpretação de cunho biológico dos dados. Contudo, apesar das diferenças entre os modelos usados na literatura, a comparação das características e do comportamento entre os modelos empíricos no que tange a estimativa de parâmetros fotossintéticos e precisão no ajuste tem recebido pouca atenção no ambiente científico.

Portanto, o objetivo deste estudo foi investigar as diferenças na estimativa dos principais parâmetros fotossintéticos obtidos da curva de resposta da fotossíntese a irradiância, a saber, P_{nmax} , R_d e α a partir de três modelos empíricos tradicionais (hipérbole não retangular, hipóbole retangular e exponencial) e analisar a precisão dos modelos no ajuste dos dados observados obtidos de dez espécies arbóreas tropicais no período alagado e não alagado em área de hidroelétrica na Amazônia central.

Material e métodos

Área de estudo e espécies estudadas

O estudo foi conduzido em áreas alagadas pelo rio Uatumã, a montante e a juzante da barragem da Usina Hidrelétrica (UHE) de Balbina, Presidente Figueiredo-AM (01° 55'S e 59° 28' W). Segundo a classificação de Koppen, o clima da região é do tipo Amw designativo de clima tropical chuvoso quente e úmido, com chuvas predominantemente de verão e alta umidade relativa do ar. As espécies estudadas foram: *Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs) *Macrolobium angustifolium* (Ma), *Nectandra amazonum* (Na), *Parinari excelsa* (Pe); *Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis* (Vj), sendo as três últimas não tolerantes ao alagamento (alta taxa de mortalidade sob hipoxia).

Determinação das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância

As curvas de resposta da fotossíntese a irradiância (P_n -I) (“curvas de luz”) foram realizadas em folhas sadias e completamente expandidas de dez plantas por espécie (dez espécies) por período (períodos não alagado e alagado), gerando em um total de 200 curvas (P_n -I). As mensurações foram realizadas entre 7:30 e 16:30 h utilizando-se Analisador de gás infra-vermelho (IRGA) modelo LI-6400 (Li-cor, USA) equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B *Red Blue*. As curvas P_n -I foram mensuradas usando-se a rotina das “curvas de luz” do software OPEN 3.4 modificada para gravar os dados de fotossíntese em 11 níveis de irradiância (PPFD: 0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em ordem decrescente. O tempo mínimo de adaptação permitida para a realização da leitura em cada nível de luz (PPFD) foi de 120 s e o tempo máximo para a gravação de cada leitura foi de 300 s com valores máximos de coeficiente de variação (C.V.) de 1%. O Li-cor 6400 foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 (proveniente da mistura do CO_2 proveniente de um cilindro com o CO_2 atmosférico) e H_2O dentro da câmara de medição em torno de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 3 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente, e temperatura do bloco de $31 \pm 1^\circ\text{C}$. Antes da determinação das curvas de luz as folhas eram submetidas a uma irradiância de 1000 $\mu\text{mol (quanta) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante um período de 5 a 10 min para a adaptação da folha a câmara de medição e só depois de adaptada as determinações das curvas P_n -I foram realizadas.

Descrição dos modelos

Os três modelos testados foram: (1) A hipérbole não retangular (Marshall and Biscoe 1980), (2) a hipérbole retangular (Thornley 1976) e (3) o exponencial (Iqbal et al. 1997) (ver Tabela 1).

Tabela 1. Descrição dos Modelos

Descrição	Modelos
Hipérbole não retangular (NRH, 1)	$P_n = \{[(\alpha I + P_{n\max} + R_d) - ((\alpha I + P_{n\max} + R_d)^2 - 4\alpha I \theta (P_{n\max} + R_d))^{0.5}]/2\theta\} - R_d$
Hipérbole retangular (RH, 2)	$P_n = \alpha I (P_{n\max} + R_d) / [\alpha I + (P_{n\max} + R_d)] - R_d$
Exponencial (EXP, 3)	$P_n = (P_{n\max} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{n\max} + R_d)]\} - R_d$

Nos modelos I é a irradiância (PPFD); P_n é a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); $P_{n\text{max}}$ é a fotossíntese líquida máxima; R_d é a respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) correspondente ao valor de P_n quando $I = 0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; θ é a convexidade (adimensional); e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$).

A hipérbole não retangular (NRH) foi ajustada de acordo com o modelo 1 (ver tabela 1). Para evitar a correlação entre α e θ durante o ajuste da curva, α foi primeiramente calculado a partir do coeficiente angular da regressão linear referente a porção inicial da curva P_n -I, incluindo o ponto 0 (R_d) da curva (PPFD entre 0-100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). O resultado do efeito α nas estimativas de α foi analisado nesse estudo. Nos modelos RH e EXP os valores de α foram estimados pelos modelos.

Nesse estudo foram analisadas duas situações: na primeira todos os parâmetros fotossintéticos foram estimados pelo modelo, a saber, R_d , $P_{n\text{max}}$ e α ou θ (dependendo do modelo usado); na segunda situação o valor de R_d medido pelo equipamento (IRGA) foi adicionado no modelo e somente $P_{n\text{max}}$ e α ou θ foram estimados pelo modelo. O valor medido (ou observado) de α foi considerado como sendo o coeficiente angular da regressão linear referente a porção inicial da curva de resposta de P_n a I (PPFD) entre 0-100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; o valor observado de R_d foi considerado como o valor do fluxo de CO_2 quando $\text{PPFD} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; e o valor medido de $P_{n\text{max}}$ foi considerado como a média dos valores de P_n quando $\text{PPFD} \geq 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Análise estatística

Cada modelo foi ajustado para cada uma das 200 curvas P_n -I usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica, versão Windows 6.0 (StatSoft Inc., 2003 East 14th Street, Tulsa, OK, USA). Os valores de entrada de $P_{n\text{max}}$, R_d , α e θ foram considerados como 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 0,1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 0,01 $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ fótons and 0,1, respectivamente, de acordo com a coerência dos valores preditos. Em alguns casos os valores de entrada de $P_{n\text{max}}$, R_d , α e θ foram modificados.

Para cada modelo, o melhor ajuste foi verificado plotando a média das curvas modeladas para cada uma das dez curvas medidas para cada espécie em cada período, pela análise de resíduos, o coeficiente de determinação (r^2), o erro comum de estimativa (*Aud*) e a raiz quadrada da média da soma dos erros ao quadrado (*RMSE*). O coeficiente r^2 foi usado para avaliar a quantidade de variação explicada pela regressão, e é usada com frequência na seleção da melhor regressão. Adicionalmente, devido ao coeficiente r^2 proporcionar pesos

grandes aos valores observados que apresentem magnitudes grandes, foi usado também o erro comum de estimativa ($Aud\% = \Sigma (|(predito-observado)|/medido)*100/n$), para verificar o melhor ajuste. Como uma estatística alternativa para confirmar o melhor ajuste dos modelos foi apresentada à raiz quadrada da média da soma dos erros ao quadrado ($RMSE$) calculado como $\sqrt{\Sigma Erro^2/n}$.

Resultados

Comparação do ajuste das curvas P_n -I e das estimativas de P_{nmax} , R_d , α e θ pelos modelos

Todos os três modelos estudados foram considerados adequados ($P < 0,013$ para as espécies nos dois períodos) e apresentaram altos coeficientes de determinação ($r^2 > 0,94$) para todas as espécies nos períodos não alagado (**PNA**) e alagado (**PA**) (Tabela 2). Comparando a qualidade de ajuste entre os modelos, foi observado que o modelo da hipérbole retangular (**RH**) apresentou, em geral, o melhor ajuste como demonstrado pelos baixos valores do erro comum de estimativa ($Aud\%$) e raiz quadrada do erro médio ($RMSE$) para todas as espécies estudadas (Tabela 2). Por outro lado, o modelo da hipérbole não retangular (**NRH**) mostrou o pior ajuste quando comparado com os modelos **RH** e exponencial (**EXP**).

Os três modelos exibiram uma distribuição ao acaso dos resíduos em torno dos valores preditos para todas as espécies nos dois períodos (Fig. 1). O modelo **RH** apresentou os menores valores de resíduos em todos os níveis de PPFD quando comparado com os modelos **NRH** e **EXP** (Fig. 1). Em geral, os modelos **NRH** e **EXP** apresentaram subestimativa nos valores de P_n em PPFD = 0, 25, 500, 750 e 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ uma superestimativa nos valores de P_n em PPFD = 50, 75, 100, 250, 1500 e 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 1).

Nas Figuras 2.a-b, 2.c-d e 2.e-f estão plotados os valores preditos de fotossíntese líquida máxima (P_{nmax}), respiração no escuro (R_d) e rendimento quântico aparente (α) estimados pelos modelos, respectivamente, em relação aos respectivos valores medidos para 200 plantas de dez espécies nos dois períodos de alagamento (alagado e não alagado). A melhor estimativa de P_{nmax} foi exibida pelo modelo **EXP** enquanto os modelos das hipérboles apresentaram superestimativa de P_{nmax} (Fig. 2a-b; Tabela 3). O modelo **NHR** exibiu valores preditos de P_{nmax} que variaram de 33,7 a 80,5% (**PNA**) e de 7,3 a 62,4% (**PA**) maiores que os valores medidos de P_{nmax} e o modelo **RH** apresentou valores de P_{nmax} que variaram de 11 a 31,1% (**PNA**) e de 5,2 a 36,9% (**PA**) maiores que o valor de P_{nmax} medidos nas espécies estudadas (Tabela 3). Por outro lado, o modelo **EXP** apresentou boa estimativa dos valores de

P_{nmax} em todas as espécies. Em adição, o modelo EXP apresentou a melhor correlação entre os valores medidos e estimados de P_{nmax} enquanto NHR apresentou o pior. Para R_d foi observado que o modelo RH apresentou boa estimativa, exibindo superestimativa média de 5,8% (PNA) e 9,9% (PA) quando considerada todas as espécies (Tabela 4). Por outro lado, os modelos NRH e EXP exibiram clara tendência em subestimar os valores de R_d . Foi observado também que em todos os modelos foram encontrados valores negativos de R_d estimados, indicando problemas quanto a interpretação desses dados (Fig. 2c-d).

Comparando as estimativas de α pela regressão linear foi observado que os valores de α estimados a partir das regressões em que os pontos da região onde ocorre o efeito kok foram excluídos ($PPFD < 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) diminuíram em média 7,6% (PNA) e 8,9% (PA) comparado com os valores de α medidos (considerando todos os pontos - $PPFD \sim 0-100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Tabela 5). Adicionalmente, foi verificado que o valor de α estimado pelo modelo RH foi em média 43,8 (PNA) e 70,0% (PA) maiores que os valores de α medido enquanto que os valores de α estimados pelo modelo EXP apresentaram subestimativa de 1,2% para o período não alagado e uma superestimativa de 13,8% para o período alagado comparado com os valores de α medidos, considerando todas as espécies (Tabela 5)

Tabela 2. Índices estatísticos para acessar o desempenho quantitativo dos modelos da hipérbole não retangular (NRH), hipérbole retangular (RH) e exponencial (EXP) utilizados para descrever a resposta da fotossíntese ao aumento da irradiância, quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos, em dez espécies tropicais no período não alagado (PNA) e no período alagado (PA).

Espécies	Hipérbole não retangular						Hipérbole retangular						Exponencial					
	Não alagado (PNA)			Alagado (PA)			Não alagado (PNA)			Alagado (PA)			Não alagado (PNA)			Alagado (PA)		
	r^2	Aud(%)	RMSE	r^2	Aud(%)	RMSE	r^2	Aud(%)	RMSE	r^2	Aud(%)	RMSE	r^2	Aud(%)	RMSE	r^2	Aud(%)	RMSE
<i>N. amazonum</i>	0,993	27,8	0,496	0,994	22,9	0,450	0,999	5,3	0,166	0,999	5,5	0,175	0,997	12,8	0,343	0,997	9,4	0,313
<i>M.angustifolium</i>	0,990	20,4	0,456	0,992	14,9	0,354	1,000	4,7	0,099	0,998	6,3	0,168	0,993	11,4	0,368	0,996	5,9	0,246
<i>A. discolor</i>	0,990	31,3	0,595	0,990	20,9	0,482	0,999	3,9	0,153	0,999	4,9	0,110	0,993	20,9	0,487	0,993	15,5	0,396
<i>B. lactescens</i>	0,975	28,3	0,605	0,984	21,6	0,440	0,994	9,7	0,300	0,998	4,4	0,136	0,977	24,4	0,578	0,988	16,5	0,392
<i>C. reticulata</i>	0,997	33,7	0,623	0,996	17,8	0,661	0,999	15,4	0,284	1,000	5,5	0,184	0,999	5,0	0,246	0,999	4,5	0,270
<i>G. spruceana</i>	0,995	19,3	0,402	0,994	16,1	0,353	0,999	6,4	0,203	0,998	6,2	0,184	0,998	8,8	0,246	0,998	6,9	0,220
<i>P. excelsa</i>	0,992	19,4	0,377	0,995	12,0	0,268	1,000	3,4	0,075	0,996	9,9	0,241	0,996	10,7	0,280	0,998	3,3	0,164
<i>C. concolor</i>	0,996	26,9	0,541	0,975	17,8	0,211	0,999	8,3	0,249	0,999	4,2	0,051	0,999	8,4	0,244	0,982	12,0	0,177
<i>V. guianensis</i>	0,987	17,1	0,523	0,972	16,1	0,128	0,999	4,4	0,133	0,989	10,2	0,081	0,990	10,3	0,456	0,983	8,1	0,099
<i>V. japurensis</i>	0,981	31,4	0,587	0,971	16,7	0,150	0,996	7,8	0,257	0,999	5,3	0,032	0,984	24,7	0,545	0,987	9,5	0,100
Média	0,990	25,6	0,520	0,986	17,7	0,350	0,998	6,9	0,192	0,998	6,2	0,136	0,993	13,8	0,379	0,992	9,2	0,238

Coefficiente de determinação (r^2); erro comum de estimativa (Aud(%)); raiz quadrada da média da soma dos erros ao quadrado (RMSE).

Tabela 3. Valores medidos e estimados da fotossíntese máxima (P_{nmax}) pelos três modelos quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos, em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.

Espécies	Medido		Hipérbole não retangular				Hipérbole retangular				Exponencial			
	Não alagado	Alagado	Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado	
	Média (min-max)	Média (min-max)	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2
<i>N. amazonum</i>	15,1 (11,6-19,3)	14,2 (11,7-17,1)	38,5	0,888	36,1	0,766	16,4	0,995	16,2	0,998	-2,0	0,996	-1,9	0,994
<i>M.angustifolium</i>	11,9 (9,3-15,6)	10,4 (7,5-13,0)	33,7	0,987	29,7	0,508	11,9	0,997	12,2	0,996	-3,5	0,998	-2,3	0,995
<i>A. discolor</i>	14,4 (10,1-18,2)	11,6 (6,5-16,9)	70,9	0,473	62,4	0,671	25,8	0,778	22,4	0,940	1,5	0,920	-0,1	0,982
<i>B. lactescens</i>	10,4 (7,2-13,4)	9,2 (5,9-10,9)	80,5	0,414	55,1	0,641	11,0	0,971	14,2	0,967	-3,2	0,995	-2,0	0,983
<i>C. reticulata</i>	27,3 (24,8-30,1)	26,6 (21,3-32,4)	43,3	0,754	49,5	0,525	31,1	0,877	36,9	0,945	3,1	0,974	5,2	0,982
<i>G. spruceana</i>	14,4 (12,0-16,5)	12,0 (10,5-15,3)	34,4	0,982	31,0	0,978	17,1	0,975	15,3	0,997	-1,5	0,993	-1,6	0,996
<i>P. excelsa</i>	11,1 (9,6-14,3)	9,6 (7,1-12,9)	37,5	0,889	24,6	0,952	14,0	0,985	13,3	0,992	-2,4	0,994	-2,0	0,990
<i>C. concolor</i>	22,8 (17,2-27,7)	3,0 (0,1-9,3)	45,4	0,779	29,5	0,949	27,4	0,898	7,6	0,998	1,9	0,970	-6,8	0,998
<i>V. guianensis</i>	11,6 (7,7-16,1)	1,5 (0,8-2,5)	43,2	0,671	20,7	0,818	16,3	0,861	10,0	0,972	-0,5	0,860	-2,7	0,977
<i>V. japurensis</i>	11,1 (7,8-13,1)	2,1 (0,0-4,9)	59,0	0,639	7,3	0,988	16,6	0,876	5,2	0,998	-1,4	0,907	-4,9	0,999
Todas as espécies	15,0 (7,2-30,1)	10,0 (0,0-32,4)	48,3	0,861	41,0	0,958	20,8	0,980	20,9	0,986	-0,2	0,992	-0,1	0,997

Média (min-max) de dez repetições por espécie nos períodos não alagado e alagado. As porcentagens (%) representam as mudanças (positivo ou negativo relativo ao valor medido) que ocorreu em P_{nmax} estimado pelos modelos NRH, RH e EXP. r^2 é o coeficiente de determinação.

Tabela 4. Valores medidos e estimados da respiração no escuro (R_d) pelos três modelos em dez espécies tropicais nos dois períodos

Espécies	Medido		Hiperbole não retangular				Hiperbole retangular				Exponencial			
	Não alagado	Alagado	Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado	
	Média (min-max)	Média (min-max)	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2
<i>N. amazonum</i>	1,44 (0,77-2,51)	1,37 (0,95-2,79)	-62,6	0,916	-60,5	0,955	16,2	0,890	18,4	0,893	-27,3	0,852	-23,8	0,872
<i>M. angustifolium</i>	0,61 (0,43-0,88)	0,80 (0,43-1,04)	-128,9	0,412	-85,2	0,829	26,1	0,882	25,7	0,780	-56,1	0,240	-26,3	0,783
<i>A. discolor</i>	1,73 (0,86-2,27)	1,84 (1,19-2,69)	-60,2	0,891	-50,2	0,878	-9,0	0,680	-6,1	0,815	-37,9	0,777	-32,8	0,794
<i>B. lactescens</i>	0,74 (0,45-1,17)	0,83 (0,54-1,17)	-150,3	0,328	-104,7	0,655	-36,5	0,339	-20,5	0,509	-122,3	0,219	-74,8	0,513
<i>C. reticulata</i>	1,63 (0,79-2,18)	2,04 (1,32-2,67)	-67,4	0,903	-48,5	0,823	16,9	0,904	12,6	0,540	-21,6	0,880	-13,8	0,613
<i>G. spruceana</i>	1,00 (0,59-1,45)	0,78 (0,61-1,06)	-75,2	0,869	-86,5	0,761	29,1	0,969	32,4	0,833	-26,3	0,939	-22,4	0,685
<i>P. excelsa</i>	0,56 (0,30-1,03)	0,72 (0,47-1,43)	-130,3	0,759	-67,6	0,252	20,4	0,810	42,8	0,714	-64,7	0,731	-9,0	0,393
<i>C. concolor</i>	1,50 (0,99-2,49)	0,97 (0,40-1,69)	-68,6	0,612	-38,4	0,682	15,7	0,601	1,7	0,921	-26,3	0,561	-13,8	0,805
<i>V. guianensis</i>	1,08 (0,77-1,48)	0,88 (0,45-1,20)	-77,1	0,488	-25,0	0,963	10,0	0,664	5,5	0,907	-39,1	0,518	-2,6	0,972
<i>V. japurensis</i>	1,21 (0,70-2,04)	0,68 (0,40-1,00)	-92,1	0,802	-45,8	0,637	-26,7	0,706	3,4	0,963	-71,6	0,730	-8,7	0,851
<i>Todas as espécies</i>	1,15 (0,30-2,51)	1,09 (0,40-2,79)	-81,7	0,770	-58,3	0,692	5,8	0,749	9,9	0,839	-43,1	0,707	-23,0	0,741

Média (min-max) de dez repetições por espécie nos períodos não alagado e alagado. As porcentagens (%) representam as mudanças (positivo ou negativo relativo ao valor medido) que ocorreu em R_d estimado pelos modelos NRH, RH e EXP. r^2 é o coeficiente de determinação.

Tabela 5. Valores medidos (incluindo os pontos da região do efeito kok) e estimado do rendimento quântico aparente (α) a partir da inclinação inicial excluindo os pontos do efeito kok, e α estimado pelos modelos RH e EXP quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos, em dez espécies tropicais nos dois períodos.

Espécies	Medido		α estimado excluindo o efeito kok				Hiperbole retangular				Exponencial			
	Não alagado	Alagado	Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado	
	Média (min-max)	Média (min-max)	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2
<i>N. amazonum</i>	0,054 (0,047-0,061)	0,052 (0,047-0,054)	-6,0	0,952	-6,0	0,916	53,8	0,209	57,8	0,166	2,8	0,247	5,9	0,218
<i>M. angustifolium</i>	0,048 (0,043-0,053)	0,046 (0,038-0,053)	-6,5	0,918	-8,3	0,988	61,9	0,009	79,5	0,670	6,4	0,001	19,7	0,652
<i>A. discolor</i>	0,047 (0,036-0,055)	0,041 (0,030-0,052)	-9,6	0,952	-12,0	0,930	31,6	0,885	37,0	0,773	-9,5	0,862	-9,5	0,735
<i>B. lactescens</i>	0,043 (0,033-0,054)	0,036 (0,027-0,045)	-9,4	0,974	-12,3	0,926	24,6	0,034	36,2	0,818	-24,7	0,178	-13,8	0,793
<i>C. reticulata</i>	0,058 (0,053-0,068)	0,052 (0,045-0,059)	-7,0	0,626	-3,9	0,948	35,8	0,638	30,4	0,509	2,7	0,451	1,4	0,554
<i>G. spruceana</i>	0,049 (0,043-0,067)	0,044 (0,038-0,048)	-5,3	0,982	-6,7	0,884	56,5	0,946	65,1	0,580	6,0	0,952	12,9	0,201
<i>P. excelsa</i>	0,041 (0,034-0,052)	0,041 (0,026-0,057)	-7,5	0,989	-4,6	0,975	54,4	0,832	79,4	0,808	1,2	0,786	20,6	0,713
<i>C. concolor</i>	0,056 (0,047-0,066)	0,020 (0,007-0,041)	-6,6	0,457	-15,6	0,993	38,2	0,317	117,5	0,774	0,4	0,304	38,7	0,762
<i>V. guianensis</i>	0,049 (0,038-0,057)	0,017 (0,012-0,021)	-7,4	0,902	-13,9	0,781	56,5	0,637	184,2	0,013	2,9	0,509	73,5	0,125
<i>V. japurensis</i>	0,041 (0,033-0,049)	0,018 (0,005-0,034)	-12,2	0,882	-22,6	0,994	21,7	0,665	147,5	0,753	-15,2	0,567	51,2	0,794
<i>Todas as espécies</i>	0,049 (0,033-0,068)	0,037 (0,005-0,059)	-7,6	0,923	-8,9	0,986	43,8	0,572	70,0	0,607	-1,2	0,647	13,8	0,680

Média (min-max) de dez repetições por espécie nos períodos não alagado e alagado. As porcentagens (%) representam as mudanças (positivo ou negativo relativo ao valor medido) que ocorreu em α estimado excluindo o efeito kok e estimado pelos modelos RH e EXP. r^2 é o coeficiente de determinação.

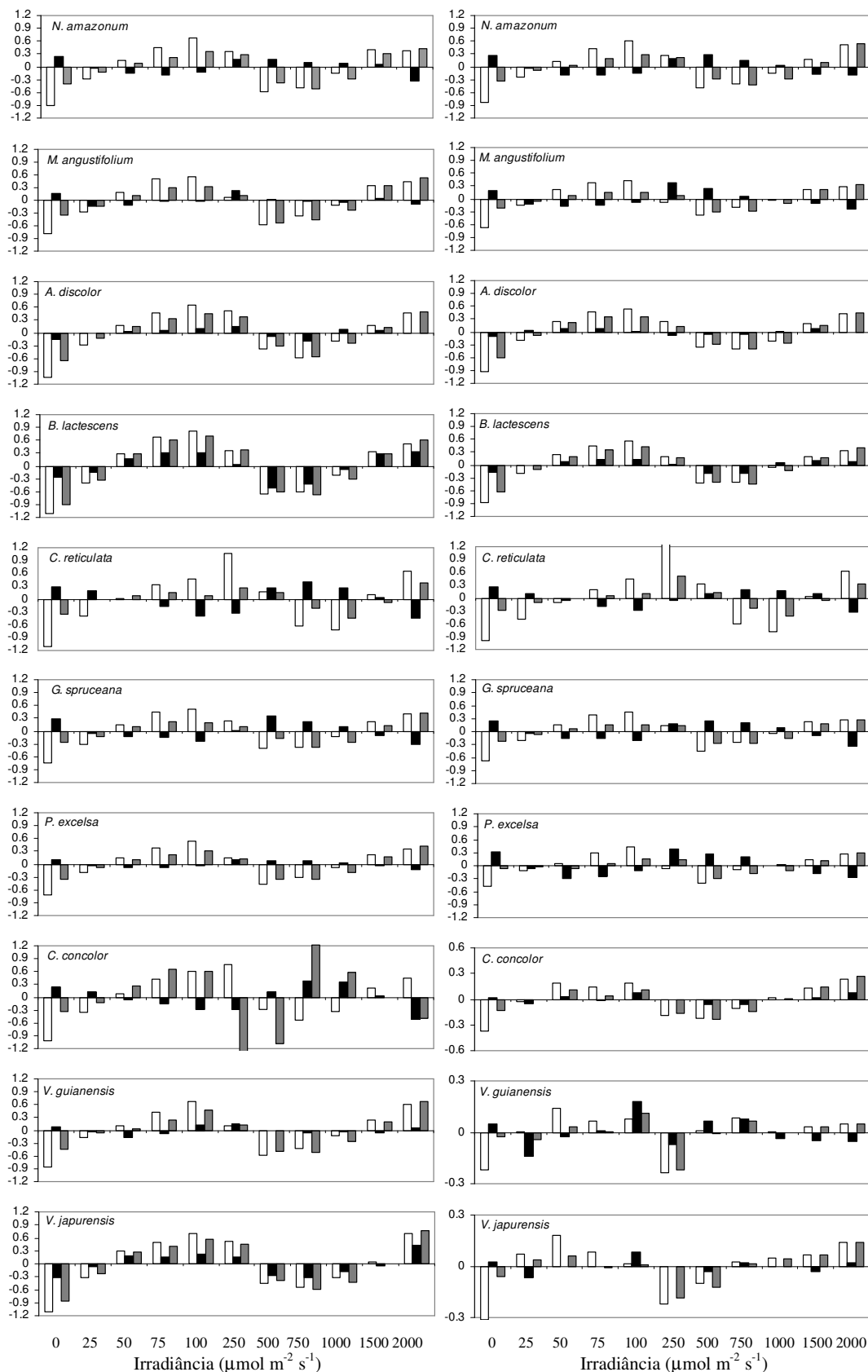


Figura 1. Valores do resíduo (medido menos previsto) de dados de fotossíntese (P_n) obtidos após o ajuste dos modelos da hipérbole não retangular (branco), da hipérbole retangular (preto) e da exponencial (cinza) aos dados das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância quando a respiração no escuro (R_d) foi estimada pelos modelos em dez espécies tropicais nos períodos não alagado e alagado.

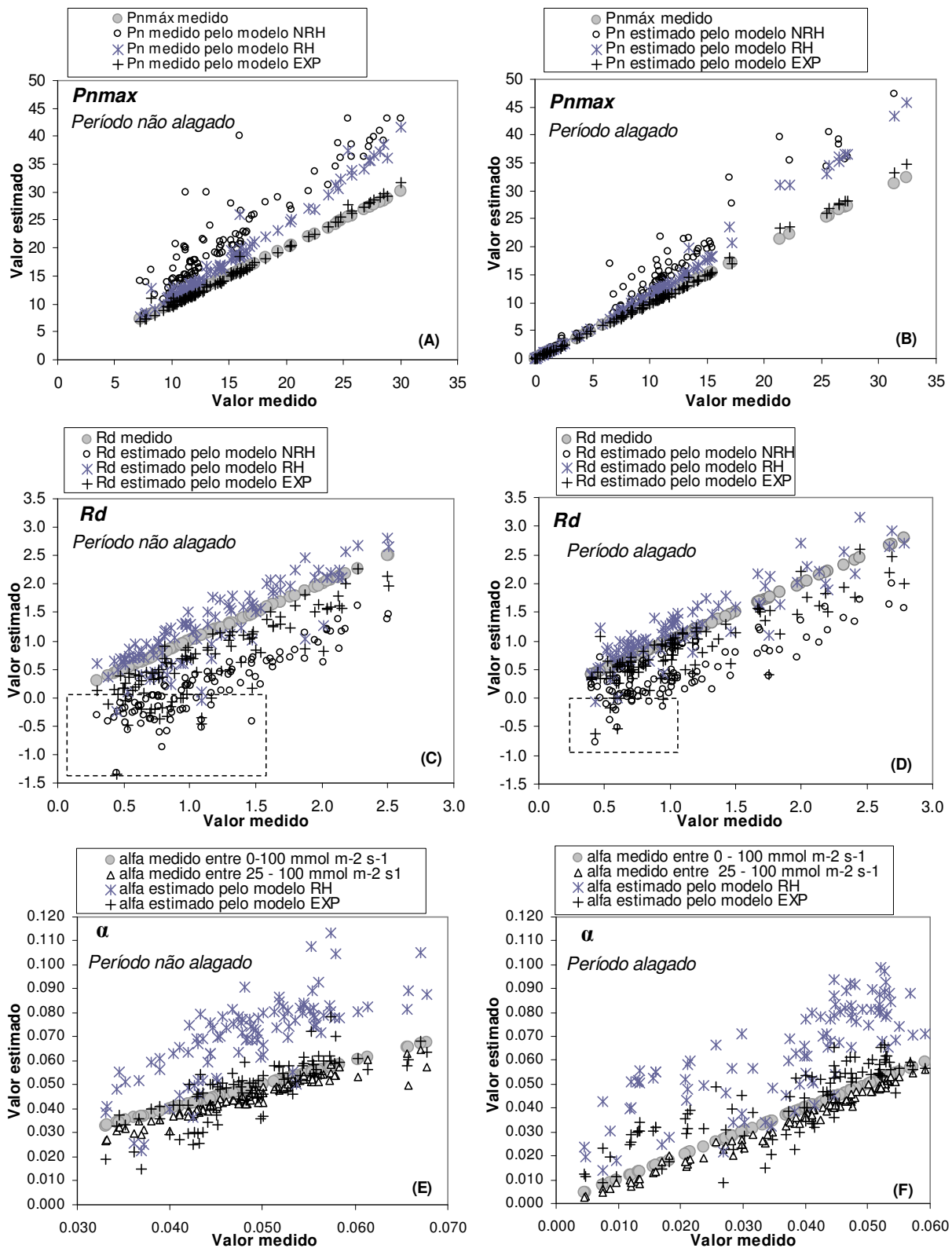


Figura 2. Valores estimados e medidos da fotossíntese líquida máxima (P_{nmax} , A-B), respiração no escuro (R_d , C-D) estimado pelo modelo e rendimento quântico aparente (α , E-F) em dez espécies arbóreas tropicais nos períodos não alagado (A, C, E) e alagado (B, D, F).

Comparação do ajuste das curvas P_n -I e das estimativas de P_{nmax} , α e θ pelos modelos quando R_d medidos foi mantido fixo, como valor medido

Quando os dados de R_d observados foram inseridos no modelo para estimar P_{nmax} e α , foi observado que, em geral, a precisão dos três modelos diminuiu comparada com a situação em que o valor de R_d foi estimado, como demonstrado pela diminuição nos valores de r^2 e pelo aumento nos valores de RMSE (comparar os valores da Tabela 2 com os valores da Tabela 6). Contudo, os modelos foram adequados ($P < 0,01$ para as espécies nos dois períodos) a semelhança dos modelos em que R_d foi estimado.

A análise dos resíduos mostrou valores de resíduos mais elevados quando R_d observado foi adicionado nas regressões quando comparado com os resíduos apresentados pelos modelos no qual R_d foi estimado, especialmente no modelo NRH (Fig. 3). O modelo RH continuou mostrando baixos valores de resíduos em todos os níveis de PPFD que os modelos NRH e EXP (Fig. 3). A distribuição dos resíduos mostrou que quando os valores de R_d observados foram inseridos nos modelos, NRH e EXP exibiram superestimativa nos valores de P_n em PPFD = 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ enquanto nas situações em que R_d foi estimada pelos modelos os valores de P_n em PPFD = 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ apresentaram subestimativa (Comparar Fig. 3 com Fig. 1).

Quanto aos parâmetros observados foi observada uma melhor estimativa dos valores de P_{nmax} pelo modelo NRH quando o valor de R_d observado foi inserido no modelo (Comparar valores da Tabela 7 com Tabela 3). Em RH e EXP foram observadas diferenças suaves, no qual o modelo EXP mostrou estimativas mais realísticas de P_{nmax} comparado com os dois modelos hiperbólicos. Para α , foi observado que RH e EXP exibiram melhor correlação linear entre os valores medidos e estimados, com altos valores de r^2 quando o valor medido de R_d foi inserido no modelo (Tabela 8). Em adição, o modelo EXP apresentou estimativas mais realísticas de α comparado com o modelo RH. Para θ no modelo NRH foi observado uma subestimativa em média de 7,0% (PNA) e 4,5% (PA) quando o valor observado de R_d foi adicionado nos modelos, considerando todas as espécies (Tabela 9).

Tabela 6. Índices estatísticos para acessar o desempenho quantitativo dos modelos da hipérbole não retangular (NRH), hipérbole retangular (RH) e exponencial (EXP) utilizados para descrever a resposta da fotossíntese ao aumento da irradiância, quando a respiração no escuro (R_d) medida foi adicionado nos modelos, em dez espécies tropicais no período não alagado (PNA) e no período alagado (PA).

Espécies	Hipérbole não retangular						Hipérbole retangular						Exponencial					
	Não alagado (PNA)			Alagado (PA)			Não alagado (PNA)			Não alagado (PNA)			Alagado (PA)			Não alagado (PNA)		
	Aud(%)	RMSE	r ²	Aud(%)	RMSE	r ²	Aud(%)	RMSE	r ²	Aud(%)	RMSE	r ²	Aud(%)	RMSE	r ²	Aud(%)	RMSE	RMSE
<i>N. amazonum</i>	0,987	40,8	0,705	0,988	35,6	0,641	0,999	12,3	0,189	0,999	12,1	0,202	0,996	15,2	0,387	0,996	12,2	0,344
<i>M. angustifolium</i>	0,981	15,0	0,622	0,984	15,9	0,510	0,999	3,6	0,114	0,998	5,8	0,186	0,992	6,2	0,397	0,996	4,6	0,260
<i>A. discolor</i>	0,977	55,6	0,878	0,976	40,7	0,740	0,999	10,6	0,176	0,999	8,0	0,136	0,989	35,6	0,621	0,988	25,7	0,520
<i>B. lactescens</i>	0,954	23,8	0,824	0,967	27,3	0,641	0,993	5,2	0,315	0,998	5,0	0,149	0,968	15,9	0,681	0,982	17,3	0,475
<i>C. reticulata</i>	0,993	52,5	0,924	0,993	27,2	0,908	0,999	4,3	0,310	1,000	6,9	0,223	0,999	21,0	0,310	0,999	7,4	0,309
<i>G. spruceana</i>	0,990	19,9	0,586	0,988	16,5	0,515	0,998	9,0	0,232	0,998	6,4	0,206	0,998	5,8	0,277	0,997	5,3	0,244
<i>P. excelsa</i>	0,984	15,9	0,545	0,990	13,9	0,377	1,000	2,7	0,087	0,995	9,8	0,267	0,994	7,2	0,320	0,998	2,4	0,166
<i>C. concolor</i>	0,992	41,1	0,837	0,952	34,9	0,293	0,999	3,8	0,264	0,999	4,0	0,051	0,999	17,7	0,331	0,980	14,7	0,188
<i>V. guianensis</i>	0,976	21,7	0,697	0,959	27,2	0,155	0,999	4,6	0,137	0,988	10,3	0,082	0,988	9,9	0,491	0,983	7,7	0,099
<i>V. japurensis</i>	0,962	46,9	0,830	0,944	36,6	0,208	0,996	11,0	0,281	0,999	5,4	0,033	0,976	31,1	0,663	0,986	11,0	0,103
Média	0,979	33,3	0,745	0,974	27,6	0,499	0,998	6,7	0,210	0,997	7,4	0,153	0,990	16,5	0,448	0,991	10,8	0,271

Coefficiente de determinação (r²); erro comum de estimativa (Aud(%)); raiz quadrada da média da soma dos erros ao quadrado (RMSE).

Tabela 7. Fotossíntese máxima (P_{nmax}) estimado pelos três modelos quando a respiração no escuro (R_d) medido foi adicionada aos modelos em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.

Espécies	Hipérbole não retangular				Hipérbole retangular				Exponencial			
	Não alagado		Alagado		Não alagado		Não alagado		Alagado		Não alagado	
	%	r ²	%	r ²	%	r ²	%	r ²	%	r ²	%	r ²
<i>N. amazonum</i>	22,0	0,962	20,4	0,930	17,2	0,994	17,0	0,998	-2,8	0,993	-2,6	0,983
<i>M. angustifolium</i>	17,0	0,993	13,4	0,869	12,4	0,997	12,5	0,993	-4,2	0,997	-3,1	0,984
<i>A. discolor</i>	42,5	0,622	32,2	0,912	23,1	0,886	21,3	0,951	-1,1	0,960	-2,5	0,985
<i>B. lactescens</i>	26,9	0,915	26,5	0,816	9,1	0,951	12,5	0,983	-7,6	0,954	-5,3	0,990
<i>C. reticulata</i>	32,1	0,805	37,5	0,711	32,3	0,833	38,0	0,968	2,5	0,957	4,5	0,992
<i>G. spruceana</i>	21,1	0,989	17,9	0,992	18,2	0,973	16,3	0,996	-1,9	0,991	-2,2	0,997
<i>P. excelsa</i>	19,7	0,964	12,8	0,967	14,4	0,984	14,3	0,990	-3,3	0,991	-2,2	0,988
<i>C. concolor</i>	32,2	0,814	33,2	0,977	28,3	0,902	7,6	0,997	1,2	0,968	-7,7	0,997
<i>V. guianensis</i>	20,9	0,824	7,4	0,842	16,5	0,852	10,3	0,970	-1,7	0,849	-3,0	0,977
<i>V. japurensis</i>	32,1	0,416	27,8	0,935	12,9	0,967	5,3	0,998	-6,0	0,990	-5,2	0,999
Todas as espécies	27,7	0,945	34,3	0,972	20,8	0,985	21,2	0,986	-1,6	0,993	-1,1	0,997

* Ver média (min-max) dos valores medidos de P_{nmax} na **Tabela 3**

** As porcentagens (%) representam as mudanças (positivo ou negativo relativo ao valor medido) que ocorreu em P_{nmax} estimado pelos modelos NRH, RH e EXP. r² é o coeficiente de determinação.

Tabela 8. Rendimento quântico aparente (α) estimado pelos modelos RH e EXP quando a respiração no escuro (R_d) medido foi adicionada aos modelos em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.

Espécies	Hipérbole rectangular				Exponencial			
	Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado	
	%	r^2	%	r^2	%	r^2	%	r^2
<i>N. amazonum</i>	45,6	0,314	47,9	0,256	11,8	0,380	13,8	0,273
<i>M. angustifolium</i>	53,8	0,042	67,1	0,630	16,9	0,055	26,0	0,678
<i>A. discolor</i>	33,5	0,884	42,3	0,706	2,8	0,892	9,4	0,741
<i>B. lactescens</i>	39,7	0,415	45,9	0,793	4,4	0,389	9,6	0,771
<i>C. reticulata</i>	30,7	0,881	25,4	0,696	7,0	0,834	4,6	0,706
<i>G. spruceana</i>	45,5	0,940	53,2	0,591	12,5	0,940	17,4	0,666
<i>P. excelsa</i>	48,4	0,917	61,8	0,903	13,0	0,927	23,6	0,913
<i>C. concolor</i>	33,1	0,578	114,7	0,820	6,3	0,633	53,0	0,907
<i>V. guianensis</i>	52,4	0,848	169,1	0,003	15,8	0,859	77,2	0,109
<i>V. japurensis</i>	37,0	0,828	142,6	0,874	2,3	0,744	59,1	0,928
Todas as espécies	41,7	0,696	64,7	0,653	9,4	0,773	23,6	0,808

* Ver média (min-max) dos valores medidos de α na **Tabela 5**

** As porcentagens (%) representam as mudanças (positivo ou negativo relativo ao valor medido) que ocorreu em α estimado pelos modelos RH e EXP. r^2 é o coeficiente de determinação.

Tabela 9. Convexidade (θ) medido e estimada pela NRH quando a respiração no escuro (R_d) medido foi adicionada aos modelos em dez espécies tropicais no período não alagado e no período alagado.

Espécies	Valor medido		θ quando R_d foi adicionado					
	Não alagado		Alagado		Não alagado		Alagado	
	Média (min-max)		Média (min-max)		%	r^2	%	r^2
<i>N. amazonum</i>	0,862 (0,824-0,909)		0,869 (0,815-0,897)		5,4	0,783	5,1	0,903
<i>M. angustifolium</i>	0,867 (0,827-0,906)		0,890 (0,719-0,948)		5,9	0,973	5,2	0,960
<i>A. discolor</i>	0,813 (0,713-0,922)		0,816 (0,652-0,897)		7,1	0,947	9,2	0,302
<i>B. lactescens</i>	0,761 (0,610-0,903)		0,792 (0,578-0,893)		15,3	0,717	12,1	0,515
<i>C. reticulata</i>	0,865 (0,839-0,883)		0,860 (0,799-0,901)		3,2	0,720	3,1	0,994
<i>G. spruceana</i>	0,872 (0,856-0,887)		0,881 (0,864-0,918)		4,5	0,660	4,6	0,820
<i>P. excelsa</i>	0,857 (0,831-0,888)		0,904 (0,860-0,992)		6,2	0,897	4,1	0,971
<i>C. concolor</i>	0,858 (0,822-0,889)		0,908 (0,776-0,999)		3,9	0,679	1,5	0,611
<i>V. guianensis</i>	0,858 (0,769-0,954)		0,950 (0,811-0,994)		6,9	0,894	2,9	0,917
<i>V. japurensis</i>	0,767 (0,610-0,852)		0,966 (0,906-0,990)		13,5	0,864	3,3	0,105
Todas as espécies	0,838 (0,610-0,954)		0,884 (0,578-0,999)		7,0	0,7334	4,5	0,724

Média (min-max) de dez repetições por espécie nos períodos não alagado e alagado. As porcentagens (%) representam as mudanças (positivo ou negativo relativo ao valor medido) que ocorreu em θ estimado pelo modelo NRH quando R_d medido foi adicionado ao modelo r^2 é o coeficiente de determinação.

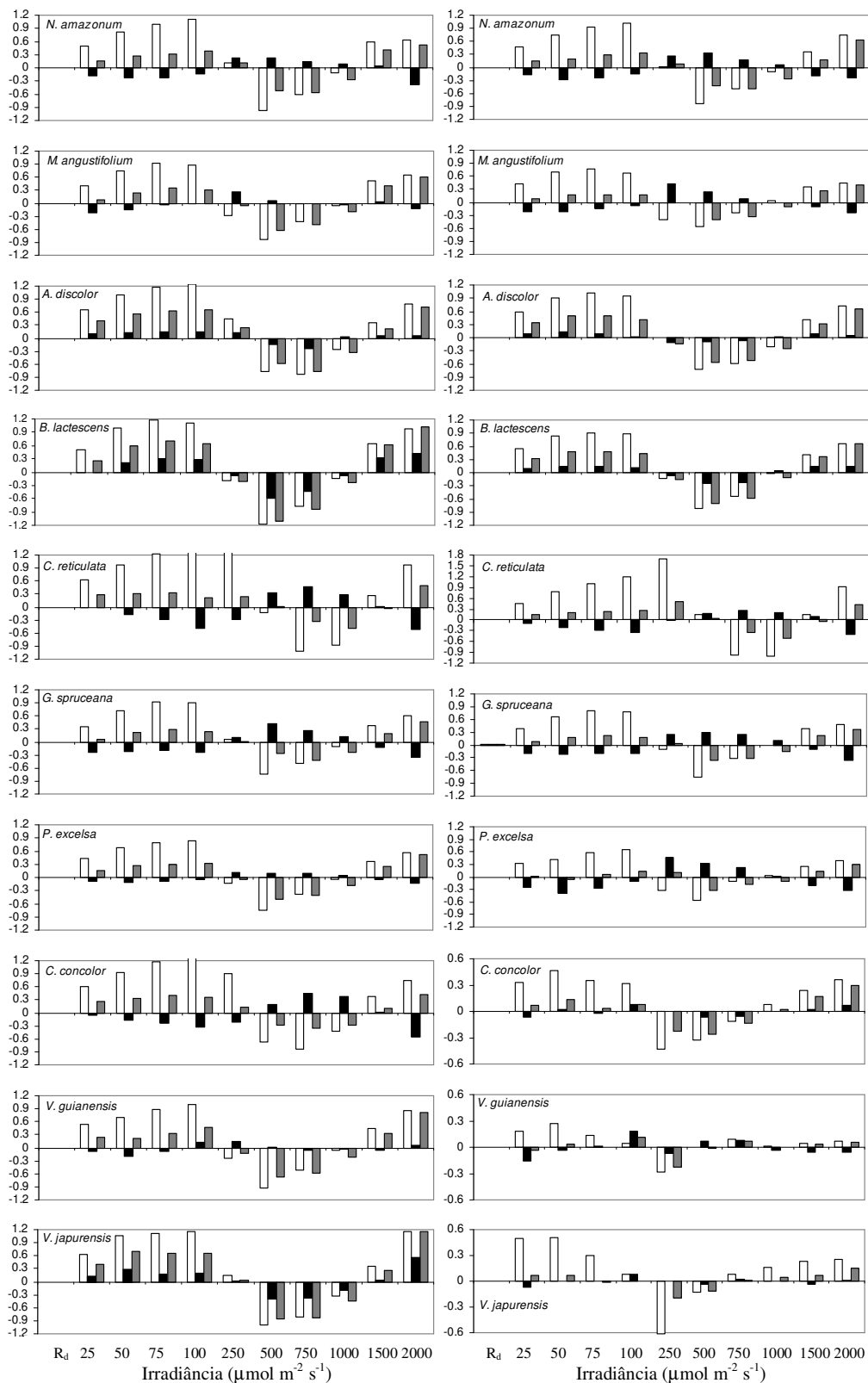


Figura 3. Valores do resíduo (medido menos previsto) de dados de fotossíntese (P_n) obtidos após o ajuste dos modelos da hipérbole não retangular (branco), da hipérbole retangular (preto) e da exponencial (cinza) aos dados das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância quando os valores medidos de respiração no escuro (R_d) foram incluídos nos modelos, em dez espécies tropicais nos períodos não alagado e alagado. *O valor do resíduo de P_n foi 0 em PPFD = 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (R_d).

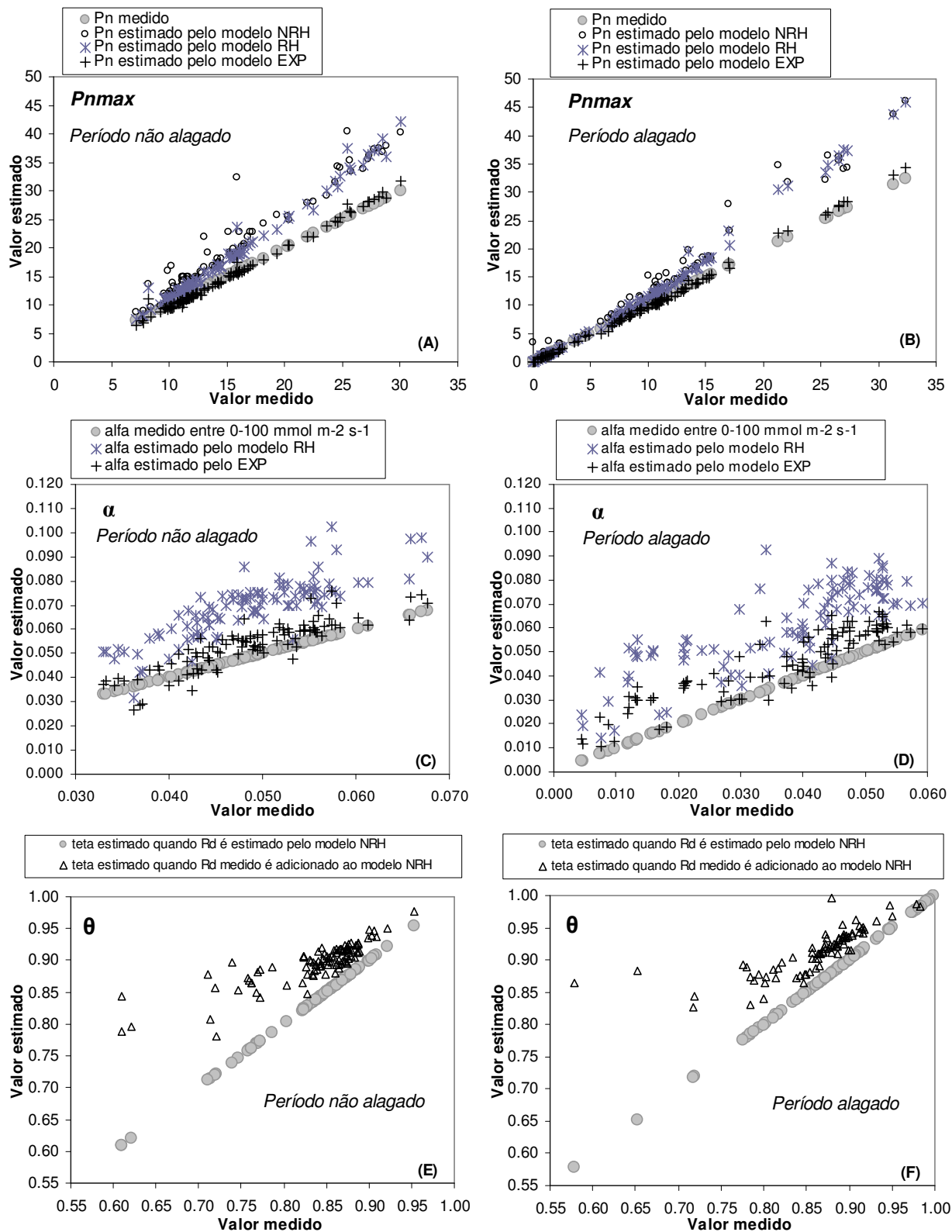


Figura 4. Valores estimados e medidos da fotossíntese líquida máxima (P_{nmax} , A-B), rendimento quântico aparente (α , E-F) e convexidade (θ) em dez espécies arbóreas tropicais nos períodos não alagado (A, C, E) e alagado (B, D, F).

Discussão

Nesse estudo todos os três modelos foram quantitativamente adequados ($P < 0,013$) para prever o comportamento da fotossíntese em resposta a irradiância para cada espécie em cada período de alagamento. Resultados similares foram encontrados por Gomes et al. (2006) que verificou que os modelos NHR, RH e EXP foram quantitativamente adequados para a cultura do coqueiro. Para avaliar o melhor desempenho quantitativo entre os três modelos estudados foram observados os valores de r^2 , $Aud\%$ e $RMSE$. Os maiores valores de r^2 e os menores valores de $Aud\%$ e $RMSE$ encontrados para o modelo RH indicam que este apresentou melhor precisão e desempenho quantitativo quando comparado com os demais modelos na maioria das espécies nos dois períodos estudados. Alguns estudos têm usado o valor do teste F para comparar a variabilidade dos valores preditos com a variabilidade dos valores medidos no qual o menor valor absoluto de F indica o melhor desempenho quantitativo (Pachsky et al. 1996; Gomes et al. 2006). Usando o teste F Gomes et al. (2006) concluíram que o modelo EXP apresentou o melhor desempenho quando comparado com as duas hipérbolas.

A análise dos resíduos deu suporte aos resultados mostrados pelos valores de $Aud\%$ e $RMSE$, indicando que o modelo RH apresentou o melhor ajuste comparado com os modelos EXP e NRH. Por outro lado, o modelo NHR mostrou que os maiores resíduos em torno dos valores preditos de P_n , excetuando *C. concolor* no período não alagado (Fig. 1). Para *C. reticulata* (PNA e PA) e *C. concolor* (PNA), os altos valores de resíduo podem estar relacionado com os altos valores de P_n que estas espécies exibiram. É interessante observar que em alguns PPFd em algumas espécies o comportamento da distribuição dos resíduos para o modelo RH foi diferente do encontrado para NHR e EXP, já que, onde o modelo RH mostrou valores superestimados do resíduo, NHR e EXP mostraram valores subestimado de resíduo e vice-versa (ver *N. amazonum*, *G. spruceana*, Fig 1).

A estimativa de P_{nmax} variou dependendo do modelo utilizado. As melhores estimativas foram exibidas pelo modelo EXP enquanto NRH e RH apresentaram valores superestimados de P_{nmax} . Resultado similar foi encontrado por Gomes et al. (2006) que concluíram que os valores de P_{nmax} foram mais realísticos quando estimados pelo modelo EXP. A boa capacidade do modelo EXP para estimar P_{nmax} sugere que esse modelo empírico pode ser usado como um submodelo nos cálculos de predição em modelos de produtividade e modelos ambientais de balanço de CO_2 .

A estimativa mais realística de R_d foi exibida pelo modelo RH, enquanto os modelos EXP e NRH apresentaram tendência de subestimar R_d . A subestimativa de R_d pode ser intensa como observado nesse estudo para algumas plantas e, além disso, pode acarretar na estimativa de valores biologicamente impossíveis de se interpretar (ver Fig. 2c-d) no qual a estimativa de R_d alcançou valores negativos (nos modelos, R_d deve apresentar valor positivo). Resultado semelhante foi verificado por Vervuren et al. (1999) que observaram valores de R_d negativos para algumas espécies, sugerindo que nesses casos que a estimativa foi irreal. Esse fato pode ser problemático para a interpretação e a compreensão do balanço de CO_2 em plantas e em tipos de vegetação.

O cálculo de α variou entre os três modelos estudados. Primeiramente foi analisado o efeito da região kok na estimativa de α . O valor de α é estimado a partir do coeficiente angular da regressão linear exibida pela porção inicial da curva $P_n - I$, onde a fotossíntese líquida apresenta resposta linear ao aumento da irradiância. Nesse estudo foi observado que a exclusão dos pontos da região onde ocorre o efeito kok (Sharp et al. 1984) promoveu diminuição média de 7,6 (*PNA*) e 8,9% (*PA*) de α comparado com o valor de α calculado incluindo todos os pontos da região onde ocorre o efeito kok (e.g. $PPFD = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Resultados semelhantes foram observados por Clearwater et al. (1999) e Gonçalves and Santos Junior (2005 a) que encontraram diferenças em torno de 10 e 12,5%, respectivamente. De acordo com Leverenz (1987) essa diferença ocorre devido ao aumento da respiração mitocondrial em baixos níveis de irradiância ($PPFD < 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A inclusão dos pontos da região onde ocorre o efeito kok é responsável por aumentar o coeficiente angular da regressão linear da região inicial da curva, aumentando conseqüentemente os valores de α .

Quando α foi estimado pelo modelo RH observou-se superestimativa comparada com os valores de α medidos ($PPFD \sim 0-100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Essa superestimativa tem sido demonstrada em diversos trabalhos (Mielke et al. 2003; Gomes et al. 2006). Adicionalmente, Hootsman and Vermaat (1991) encontraram bom ajuste para o modelo RH, contudo, com base nas superestimativa dos parâmetros fotossintéticos de $P_{n\text{max}}$ e α as como observado por Vervuren et al. (1999) e Iwakuma and Yasuno (1983), a aplicação ou utilização do modelo RH foi considerada não apropriada por estes autores. Os resultados também sugerem que os modelos RH e EXP apresentaram alta superestimativa para baixos valores de α . A correlação linear entre o valor de α estimado pelos modelos RH e EXP considerando todas as espécies foi alto ($r^2 > 0,92$,

dado não mostrado) comparado com a relação entre o valor de α medido e o valor de α estimado pelo modelo RH ($r^2 > 0,57$) e pelo modelo EXP ($r^2 > 0,647$) (ver Tabela 4), indicando que os princípios para o cálculo de α pelos RH e EXP são semelhantes.

Teoricamente, o máximo valor que α pode alcançar é $0,125 \text{ mol mol}^{-1}$, referente a 8 mols de fótons que são requeridos para reduzir 1 mol de CO_2 na ausência de fotorrespiração (Singsaas et al. 2001). Contudo, devido a fotofosforilação e a outros processos, o máximo valor de α fica em torno de 0,112 para a maioria das plantas C_3 (Long et al. 1993). Comparando os valores de α , foi observado que aos valores estimados pelo modelo RH ficaram mais próximos do valor máximo teórico que α pode alcançar. Os resultados de α encontrados por vários pesquisadores dentro de um contexto amplo de experimentos com diferentes espécies e sob condições diversas tem sido de 30-85% menor que o valor de 0,125 (Clearwater et al. 1999, Marenco et al. 2001a, b; Singsaas et al. 2001; Santos Junior 2003; Gonçalves et al. 2005a, b). Os baixos valores de α podem ser resultantes dos fatores ambientais desfavoráveis (e.g. deficiência hídrica, hipoxia, alta irradiância) e/ou devido a processos fisiológicos que competem com a redução de CO_2 como: a fotoinibição que provoca danos no aparato fotossintético (Groom and Baker 1992; Gonçalves et al. 2005 a), a fotorrespiração, (Sharkey 1988; Peterson 1990; Singsaas et al. 2001) e competidores alternativos como o NO_3^- a redução de oxigênio fora dos processos fotorrespiratórios (formação de espécies reativas de oxigênio) (Edwards and Walker 1983; Robinson 1988; Cornic and Briantais 1991).

Assim, no que diz respeito a estimativa de α , todos os modelos se mostraram adequados. Contudo, deve ser evitada a comparação de valores de α estimadas por modelos diferentes, ou seja, quando os pesquisadores forem comparar os valores de α encontrados em seus trabalhos com o encontrado por outro autor devem prestar atenção se os valores de α foram estimados da mesma forma e pelo mesmo modelo.

Para evitar problemas na estimativa de R_d (ver discussão acima), os valores observados (ou medidos) de R_d foram adicionados aos modelos e somente os parâmetros $P_{n\text{max}}$ e α ou θ foram estimados pelos modelos. Essa solução foi utilizada em alguns trabalhos para evitar problemas de subestimativa de R_d , no qual muitas vezes poderia acarretar na estimativa de valores irrealistas de R_d (Clearwater et al. 1999; Vervuren et al. 1999; Gonçalves et al. 2005a, b). Quando o valor de R_d medido pelo IRGA foi incluído nos modelos, em geral, as regressões perderam precisão quanto ao ajuste da resposta de P_n a irradiância, comparada com a situação em que R_d foi estimada pelos

modelos, como demonstrado pela diminuição dos valores de r^2 e pelo aumento nos valores de *Aud%* (excetuando RH no período não alagado) e *RMSE*. A perda de precisão foi mais evidente no modelo NRH que nos modelos EXP e RH. Esse resultado foi confirmado pela análise de resíduos no qual o modelo NRH apresentou um maior aumento dos valores de resíduo quando comparado com o aumento nos valores dos resíduos nos modelos RH e EXP. Isso indica que o uso do modelo NRH pode apresentar muito mais erros na modelagem da resposta da fotossíntese ao aumento da irradiância que os modelos RH e EXP. Adicionalmente, ficou claro que apesar do modelo NRH ser frequentemente usado, e preferido pelos cientistas, para as espécies estudadas nesse trabalho, este apresentou o pior desempenho quantitativo e o pior ajuste comparado com os modelos RH e EXP.

Quanto a estimativa de P_{nmax} quando R_d observado foi acrescentado aos modelos, o modelo EXP continuou apresentando a melhor estimativa comparada com as duas hipérboles, sugerindo que o modelo EXP é o mais adequado para se estimar P_{nmax} em ambas as situações. Em relação a estimativa de α , o modelo EXP também apresentou melhor estimativa quando comparado como o modelo RH. Esses resultados sugerem que o grande problema com modelo EXP está relacionado com a estimativa de R_d , pois quanto a estimativa de P_{nmax} e α , o modelo EXP apresentou ótima estimativa.

Quanto a convexidade (θ) os valores estimados foram em média iguais a 0,838 (*PNA*) e 0,884 (*PA*) nos dois períodos de alagamento (Tabela 9). Quando o valor de R_d medido foi adicionado nos modelos, a estimativa de θ apresentou um aumento médio de 7,0 e 4,5% nos períodos não alagado e alagado, respectivamente. Os valores de θ encontrados nesse estudo foram maiores que os valores de θ observados por Thomas and Bazzaz (1999), estudando espécies dipterocarpos (valores de θ variaram de 0,20 a 0,80). Por outro lado, Santos Junior (2003) e Gonçalves et al. (2005a), encontraram valores de θ que variaram de 0,85 a 0,97 em espécies arbóreas da floresta Amazônica. Baixos e altos valores de θ estão relacionados com uma transição gradual e abrupta da curva de luz, respectivamente, entre a região onde a irradiância é limitante a região onde a irradiância está em níveis saturante (Thornley 1998). A convexidade tem sido relacionada com a saturação da irradiância nos cloroplastos, e com fatores como intensidade de luz, condições de estresse, concentração de pigmentos e morfologia foliar (Leverens 1987; Hirose and Werger 1987; Evans 1993; Ogren 1993; Kull and Niinements 1998; Werner et al. 2001).

Conclusões

Nesse estudo os três modelos foram quantitativamente adequados quanto ao ajuste dos dados observados de fotossíntese em resposta a irradiância para as dez espécies, nos períodos alagado e não alagado. Contudo, RH e EXP foram mais adequados que NRH, tanto na situação em que R_d foi estimado pelo modelo como na situação em que o valor de R_d observado foi adicionado ao modelo. Quanto às estimativas dos parâmetros consideráveis variações entre os valores de P_{nmax} , R_d e α estimados foram observadas pelos três modelos. Essas diferenças devem ser consideradas na interpretação e na comparação com dados de trabalhos que utilizam modelos distintos. Quanto às estimativas de fotossíntese, as duas hipérbolas apresentaram superestimativa nos valores de P_{nmax} enquanto que EXP apresentou valores mais realísticos. Quanto à estimativa de R_d , RH apresentou as melhores estimativas (valores mais próximos dos valores observados) comparado com NRH e EXP. Contudo, todos os modelos apresentaram problemas quanto a estimativa de alguns valores de R_d , porque em algumas plantas, os valores de R_d estimados foram biologicamente impossíveis de serem explicados. Para evitar essa situação, em especial nos modelos NRH e EXP, a solução é adicionar o valor e R_d observado como termo da regressão. Quando R_d foi adicionado, EXP apresentou uma estiva mais realística de P_{nmax} e α comparado com RH, e NRH continuou apresentando alta superestiativa de P_{nmax} .

Assim, conclui-se que: a) é recomendado adicionar o termo R_d observado nas regressões a fim de se evitar problemas com estimativas irreais de R_d ; b) O modelo NRH apesar de ser frequentemente utilizado, apresenta menor precisão no ajuste da curva de resposta da fotossíntese a irradiância e problemas de superestimativa de P_{nmax} comparado com os modelos RH e EXP; c) o modelo RH apresentou melhor precisão no ajuste da curva de resposta da fotossíntese a irradiância podendo ser utilizado para ajustar as curvas de luz. Contudo, o modelo RH apresenta problemas quanto à superestimativa de P_{nmax} e α ; d) O modelo EXP apresentou a melhor estimativa de P_{nmax} e α e apesar de apresentar menor precisão no ajuste das curvas de luz quando comparado com o modelo RH, pode ser recomendado para acessar informações de parâmetros fotossintéticos estimados a partir das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância em folhas de espécies tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

Bibliografia⁸

- Cannell MGR, Thornley JHM (1998) Temperature and CO₂ responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Ann Bot* 82:883-892.
- Clearwater MJ, Susilawaty R, Efendi R, Gardingen PR (1999) Rapid photosynthetic acclimation of *Shorea johorensis* seedlings after logging disturbance in Central Kalimantan. *Oecologia* 121: 478-488.
- Cornic G, Briantais J (1991) Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentration and during drought stress. *Planta* 183: 178-184.
- Edwards E, Walker D (1983) C₃, C₄: mechanisms, and cellular and environmental regulation, of photosynthesis. Blackwell, Oxford.
- Evans JR (1993) Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within theoretical optimum. *Aust J Plant Physiol* 20:69-82.
- Eschenbach C, Glauner R, Kleine M, Kappen L (1998) Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Sabah, Malaysia. *Trees* 12:356-365.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of the photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: 78-90.
- Gao Q, Zhang X, Huang Y, Xu H (2004) A comparative analyses of four models of photosynthesis for 11 plant species in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology* 126: 203-222.
- Gomes FP, Oliva MA, Mielke MS, Almeida A-AF, Leite HG (2006) Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. "nana", Araceae): Comparison of three models. *Scientia Horticulture* 109: 101-105.
- Gonçalves JFC, Barreto DCS, Santos Junior UM, Fernandes AV, Sampaio PTB, Buckeridge MS (2005) Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Braz J Plant Physiol* 17:325-334.
- Gonçalves, JFC, Santos Junior, UM, (2005) Assimilação de carbono e indicadores de estresse da Amazônia. In: Nogueira RJMC, Araújo EL, Willadino LG, Cavalcante UMT, editors.

⁸ Escrito conforme as normas da revista *Trees*

- Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária; p. 500 (Chapter 15:165-181 ISBN 85-87459-20-1).
- Grace J, Mahli Y, Higuchi N, Meir P (2001). Productivity and carbon fluxes of tropical rain forest. In: J.Roy, H.A.M. (Ed). Global Terrestrial Productivity. Academic Press, San Diego.
- Groom QJ, Baker NR (1992). Analysis of light-induced depressions of photosynthesis in leaves of a wheat crop during the winter. *Plant Physiol* 100:1217-1223.
- Hirose T, Werger MJA (1987) Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiol Plant* 70:215-222.
- Hootsman MJM, Vermaat JE (1991) Light-response curves of *Potamogeton pectinatus* L. as a function of plant age and irradiance level during growth. In *Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication ins hallow freshwater ecosystems*. pp. 57-130. Thesis. International Institute for Hydraulic and Environmental Enginneering. Delft.
- Iqbal RM, Rao A-R, Rasul E, Wahid A (1997) Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (Ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc., New York, U.S.A., pp. 803–810.
- Iwakuma T, Yasuno M (1983) A comparison of several mathematical equations describing photosynthesis-light curve for natural phytoplankton population. *Archiv fur Hydrobiologie* 97:208-226.
- Kull O, Niinemets U (1998) Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Funct Ecol* 12:472-479.
- Leverenz JW (1987). Chlorophyll content and the light response curve of shade-adapted conifer needles. *Physiol Plant* 71:20-29.
- Marenco RA, Gonçalves JFC, Vieira G (2001a). Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiol* 21:1311-1318.
- Marenco RA, Gonçalves JFC, Vieira G (2001b) Photosynthesis and leaf nutrient contents in *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae). *Photosynthetica* 39 (4):539-543.
- Marshall B, Biscoe PV (1980) A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J Exp Bot* 31:29–39.

- Mercado L, Lloyd J, Carswell F, Malhi Y, Meir P, Nobre AD (2006) Modelling Amazonian forest eddy covariance data: a comparison of big leaf versus sun/shade models for C-14 tower at Manaus I. Canopy photosynthesis. *Acta Amazonica* 36(1):69-82.
- Mielke MS, Almeida A-AF, Gomes FP, Aguilar MAG, Mangabeira PAO (2003) Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exp Bot* 50: 221-231.
- Morais RR (2003) *Ecofisiologia de espécies arbóreas crescidas sob condições de plantios na Amazônia central*. Manaus, INPA/UFAM. 158 p.
- Muraoka H, Koizumi H (2005) Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest.: Implication to ecosystem carbon gain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 134: 39-59.
- Ogren E (1993) Convexity of the photosynthetic irradiance-response curve in relation to intensity and direction of irradiance during growth. *Plant Physiol*, 101:1013-1019.
- Oren R, Hsieh CI, Stoy PC, Albertson J, McCarthy HR, Harrell P, Katul GG (2006). Estimating the uncertainty in annual net ecosystem carbon exchange: spatial variation in turbulent fluxes and sampling errors in eddy-covariance measurements. *Global Change Biol* 12: 883-896.
- Pachepsky LB, Hesketh JD, Acock B (1996) An adequate model of photosynthesis I. Parameterization, validation and comparison of models. *Agric Syst* 50:209-225.
- Peri PL, Moote DJ, McNeil DL (2005) Modelling photosynthetic efficiency (α) for the light-response curve of cocksfoot leaves grown under temperate field conditions. *Eur J Agron* 22:277-292.
- Peterson RB (1990) Effects of irradiance on the in vivo CO₂:O₂ specificity factor in tobacco using simultaneous gas exchange and fluorescence techniques. *Plant Physiology*, 94:892-898.
- Robinson J (1988) Does O₂ photoreduction occur within chloroplasts in vivo? *Physiol Plant* 72:666-680.
- Santos Junior, UM (2003) *Ecofisiologia de espécies arbóreas plantadas sobre área degradada por atividade petrolífera na Amazônia Central*. INPA/UFAM, Manaus, Amazonas, 135pp.
- Singsaas EL, Ort DR, DeLucia EH (2001) Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia* 128:15-23.
- Sharkey TD (1988) Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol Plant* 73:666-680.

- Sharp RE, Mathews MA, Boyer JS (1984) Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration. *Plant Physiol* 75:95-101.
- Stoy PC, Katul GG, Siqueira MBS, Juang J-Y, Novick KA, Uebelherr JM, Oren R (2006) *Agricultural and Forest Meteorology* 141: 2-18.
- Sullivan NH, Bolstad PV, Vose JM (1996) Estimates of net photosynthetic parameters for twelve tree species in mature forests of the southern Appalachians. *Tree Physiol* 16:397-406.
- Thomas SC, Bazzaz FA (1999) Asymptotic height as predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80: 1607-1622.
- Thornley JHM (1976) *Mathematical models in plant physiology, A quantitative approach to problems in plant and crop physiology*. Academic Press, London.
- Thornley JHM (1998) Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany* 81:421-430.
- Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich JVK III, Moore BIII, Vörösmarty CJ (1998). Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature* 396(6712): 664-667.
- Vervuren PJA, Beurskens SMJH, Blom CWPM (1999) Light acclimation, CO₂ response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant Cell Environ*, 22:959-968.
- Zhan X, Xue Y, Collatz GJ (2003) An analytical approach for estimating CO₂ and heat fluxes over the Amazonian region. *Ecological Modelling* 162: 97-117.

CONCLUSÃO GERAL

Nas espécies estudadas foram observadas diferentes respostas entre os dois grupos de tolerância ao alagamento. Quanto a estratégia de sobrevivência o grupo de espécies tolerantes composta por *Nectandra amazonum* (Na), *Macrolobium angustifolium* (Ma), *Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs) e *Parinari excelsa* (Pe) exibiu taxas de sobrevivência superior a 90% enquanto o grupo de espécies não tolerantes ao alagamento composta por *Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia jaturensis* (Vj) exibiu taxas que variaram de 20 a 0%. Quanto ao comportamento ecofisiológico dos dois grupos foi demonstrado que o alagamento induziu a redução da fotossíntese e da transpiração em espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia, sendo que nas espécies não tolerantes a redução foi mais intensa variando de 80,9 a 88% para P_{nmax} e 70,1 a 82,4% para E_{2000} . Essa diminuição de P_{nmax} e E_{2000} nas espécies não tolerantes pode ser atribuída em grande parte ao fechamento estomático, como demonstrado com a redução de 65,7 a 89,5% nos valores de g_{s2000} . Adicionalmente, possíveis danos causados no aparato fotoquímico, como apresentado pela diminuição de α também podem ter contribuído para a redução da fotossíntese. Já as espécies tolerantes as mudanças nas trocas gasosas e nas características fotossintéticas foram mais brandas. Por meio do estudo mais detalhado dos processos fotossintéticos foi demonstrado também que nas espécies não tolerantes a diminuição da fotossíntese foi ocasionada não apenas pela diminuição de g_s , mas também pela diminuição nas concentrações de pigmentos cloroplastídicos em torno de 26 a 35% nos valores de Chl a+b e 17-31% nos valores de C_{x+c} . Além disso, o alagamento também induziu forte diminuição nos índice de desempenho (PI_{ABS}) das espécies não tolerantes que variou de 60 a 71%. Essas mudanças fisiológicas foram acompanhadas pela epinastia, clorose e senescência precoce. Quanto as espécies tolerantes foi verificado a existência de dois grupos, a saber, um grupo que perde folhas e um grupo que não perdem folhas no período alagado. Os efeitos do alagamento foram claros nas espécies tolerantes que perdem folhas no período alagado (*A. discolor* e *G. spruceana*) no qual o alagamento induziu a diminuição nas concentrações de pigmentos e na eficiência da captura e do uso da energia luminosa nos processos fotossintéticos. As espécies tolerantes incluindo *G. spruceana* e *A. discolor*, apresentaram estratégias que envolveram uma regulação nas reações de transferência de elétrons e no desempenho fotossintético. Quanto ao *status* nutricional, o alagamento induziu

diminuição nas concentrações de N, P e Cu e aumento nas concentrações de Fe, Mn, Zn e Na nas espécies durante o período alagado em ambos os grupos, estando estas diferenças mais fortemente relacionadas com a espécie do que com a estratégia de tolerância. Por sua vez, a diminuição de PI_{ABS} pode estar associada a diminuição das concentrações de N, P e Cu pois a deficiência desses nutrientes podem ter acarretado na diminuição de clorofilas, da plastocianina e de proteínas importantes da etapa fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Assim, quanto ao comportamento ecofisiológico dos dois grupos de tolerância a hipoxia, foi demonstrado que as espécies tolerantes conseguem ajustar seu metabolismo para sobreviver ao período de alagamento e ao mesmo tempo não exibirem mudanças drásticas nas trocas gasosas, nas concentrações de pigmentos e no índice de desempenho. Por outro lado, as espécies não tolerantes apesar de apresentarem em um primeiro momento uma regulação do seu metabolismo tendem a ser incapazes de ajustar seu metabolismo a condição de hipoxia que dependendo da duração do período de inundação (em geral um tempo curto) pode provocar redução drástica nos valores de trocas gasosas e no índice de desempenho que por fim culmina com a morte das plantas como observada no campo.

Quando os efeitos da temperatura foram associados ao efeito o alagamento os resultados demonstraram que as espécies exibiram regulação quanto a temperatura ótima para as trocas gasosas das espécies, indicando um mecanismo de aclimatação das plantas sob alagamento quanto a resposta ao aumento da temperatura. Sob altas temperaturas, as espécies apresentaram fechamento estomático, diminuindo significativamente a capacidade de assimilação de carbono e a transpiração. Essa diminuição da fotossíntese e da transpiração foi agravada no período alagado em especial nas espécies não tolerantes (*Cc*, *Vg* e *Vj*), já que a hipoxia / anoxia por si só reduz drasticamente os valores de g_s nessas espécies. Em adição a limitação da entrada de CO_2 no mesófilo foliar promovido pelo alagamento e a perda de capacidade de resfriamento foliar permeada pela transpiração pode agravar a diminuição da fotossíntese já que as plantas ficam mais suscetíveis a altas temperaturas foliares e conseqüentemente sujeita a uma condição de trabalho menos favorável do aparato enzimático.

Quanto a técnica da fluorescência da clorofila *a* foi demonstrado que ela pode ser de grande valia para detectar e mapear as mudanças promovidas pelo alagamento no aparato fotossintético de espécies tolerantes e não tolerantes a hipoxia crescendo em áreas alagadas. Assim, com a utilização de ferramentas de acesso rápido, prático e não destrutivos será possível o

aumento da amostragem de parâmetros fisiológicos de plantas crescendo em ambientes alagados sendo possível a partir desses dados consubstanciar os projetos de modelagem ambiental que prevêm os impactos e as mudanças ocasionadas pelos alagamento provenientes da construção de hidrelétricas e dos alagamento induzidos pelas mudanças no clima. Além disso, estas ferramentas podem ser úteis na seleção de espécies adequadas para os projetos de reflorestamento de áreas ao redor de barragens de UHE e de matas ciliares.

Por fim, quanto aos estudos de modelagem da fotossíntese, este trabalho demonstrou que há diferenças significativas entre os modelos da hipérbole não retangular (NRH), hipérbole retangular (RH) e exponencial (EXP) quanto a estimativa de P_{nmax} , R_d e de α . e que as diferenças entre eles devem ser consideradas. As melhores estimativas foram obtidas quando o parâmetro R_d medido diretamente pelo IRGA foi adicionado ao modelo e somente P_{nmax} e α . Nesse estudo, o modelo EXP apresentou a melhor estimativa de P_{nmax} e α e apesar de apresentar menor precisão no ajuste das curvas de luz comparado com o modelo RH, sendo assim recomendado para acessar informações de parâmetros fotossintéticos estimados a partir das curvas de resposta da fotossíntese a irradiância em folhas de espécies tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS⁹

- Alonso, A.; Pérez, P.; Morcuende, R.; Martinez-Carrasco, R. 2008. Future CO₂ concentrations, though not warmer temperatures, enhance wheat photosynthesis temperature responses. *Physiol. Plant.*, 132:102–112.
- Anderson, P. H.; Pezeshki, S. R. 1999. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica*, 37:543-552.
- Appenroth, K. J.; Stockel, J.; Srivastava, A.; Strasser, R. J. 2001. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll *a* fluorescence measurements. *Environ. Pollut.*, 115:49-64.
- Armstrong, W.; Brandle, R.; Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.*, 43(4):307-358.
- Armstrong, W.; Drew, M. C. 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: Waisel, Y.; Eshel, A.; Kafkafi, U. (eds) *Plant Roots: the Hidden Half*. Marcel Dekker, New York, pp. 729–761.
- Aschi-Smiti, S.; Chaibi, W.; Brouquisse, R.; Ricard, B.; Saglio, P. 2003. Assesment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum* 'Park'. *Annals of Botany*, 91:195-204.
- Aurisano, N.; Bertani, A.; Reggiani, R. 1995. Involvement of calcium and calmodulin in protein and amino acid metabolism in rice roots under anoxia. *Plant Cell Physiol.*, 36(8):1525-1529.
- Baldocchi, D. D.; Amthor, J. S. 2001. Canopy photosynthesis: history, measurements and models. In: Roy J, Saugier B, Mooney HA (eds). *Terrestrial Global Productivity*, Academic Press, San Diego, pp.9-31.
- Balslev, H.; Luteyn, J.; Oellgaard, B.; Holm-Nielsen, L.B. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica*, 92:37–57.
- Barrett-Lennard, E. G.; Ratingen, P. V.; Mathie, M. H. 1999. The developing pattern of damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) due to the combined stresses of salinity and hypoxia: experiments under controlled conditions suggest a methodology for plant selection. *Aust. J. Agr. Res.*, 50:129–136.

⁹ Normas da Acta Amazonica

- Battaglia, M.; Beadle, C.; Loughhead, S. 1996 Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiol.*, 16:81–89.
- Bazzas, F. A. 1996. Plants in Changing Environments: Linking physiological, population, and community ecology. University Press, Cambridge. 320 p.
- Bernacchi, C. J.; Singaas, E.L.; Pimentel, C.; Portis, A. R.; Long, S. P. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 24:253-259.
- Berry, J.; Bjorkman, O. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher-Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 31:491-543.
- Blokhina, O.; Virolainen, E.; Fagerstedt, K. V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 91:179-194.
- Bradshaw, C. A.; Sodhi, N. S.; Peh, K. S. H.; Brook, B. W. 2007. Global evidence that deforestation amplifies flood risk and severity in the developing world. *Global Change Biology*, 13:1-17.
- Brasil, Eletrobrás. 1987. Plano 2010: Relatório Geral, Plano Nacional de Energia Elétrica 1987/2010. Ministério das Minas e Energia, Centrais Elétricas do Brasil (Eletrobrás), Brasília, Brasil: 269 pp.
- Bukhov, N. G.; Carpentier, R. 2004. Effects of water stress on photosynthetic efficiency of plants. In: Papageorgiou, G.C.; Govindjee (Eds), *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Springer, Dordrecht, pp.623-635.
- Bussotti, F.; Strasser, R.J.; Schaub, M. 2007. Photosynthetic behavior of woody species under high ozone exposure probed with the JIP-test: A review. *Environ. Pollut.* 147, 430-437.
- 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*, 38:369–393.
- Cannell, M. G. R.; Thornley, J. H. M. 1998. Temperature and CO₂ responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Ann. Bot.*, 82:883-892.
- Chang, J. C.; Lin, T. S. 2007. Gas exchange in litchi under controlled and field conditions. *Scientia Horticulturae*, 114:268–274

- Chen, H.; Qualls, R.G.; 2003. Anaerobic metabolism in the roots of seedlings of the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Environ. Exp. Bot.*, 50:29–40.
- Chen, H.; Qualls, R. G.; Blank, R. R. 2005. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany*, 82:250–268.
- Clark, A. J.; Landolt, W.; Bucher, J. B.; Strasser, R. J., 2000. Beech (*Fagus sylvatica*) response ozone exposure assessed with a chlorophyll *a* fluorescence performance. *Environ. Pollut.*, 109:501-507.
- Clark, D. A.; Piper, S. C.; Keeling, C. D.; Clark, D. B. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 5852-5857.
- Clearwater, M. J.; Susilawaty, R.; Efendi, R.; Gardingen, P. R. 1999. Rapid photosynthetic acclimation of *Shorea johorensis* seedlings after logging disturbance in Central Kalimantan. *Oecologia*, 121:478-488.
- Cornic, G.; Briantais, J. 1991. Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentration and during drought stress. *Planta*, 183:178-184.
- Crafts-Brandner, S. J.; Salvucci, M. E. 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97:13430-13435.
- Cramer, W.; Bondeau, A.; Schaphoff, S.; Lucht, W.; Smith, B.; Sitch, S. 2004. Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 359:331-343.
- Cunningham, S. C.; Read, J. 2002. Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: photosynthetic responses to growth temperature. *Oecologia*, 133:112–119.
- Cunningham, S. C.; Read, J. 2003. Do temperate rainforest trees have a greater ability to acclimate to changing temperatures than tropical rainforest trees? *New Phytol.*, 157:55-64.
- Davanso-Fabro, V. M.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A. 1998. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virginata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41(4):475-482.

- Davanso, V. M.; Souza, L. A.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A.; Bianchini, E. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 45:375–384
- Dat, J. F.; Capelli, N.; Folzer, H.; Bourgeade, P.; Badot, P. 2004. Sensing and signaling during plant flooding. *Plant Physiol. Biochem.*, 42:273-282.
- Davies, F. S.; Flore, J. A. 1986. Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of high bush blueberry. *Physiol. Plant.*, 67:545-551.
- De Ronde, J. A.; Cress, W. A.; Kruger, G. H. J.; Strasser, R. J.; Van Staden, J. 2004. Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis P5CR* gene, during heat and drought stress. *J. Plant Physiol.*, 161:1211-24.
- De Simone, O.; Junk, W. J.; Schmidt, W. 2003. Central Amazon Floodplaining Forests: Root Adaptations to Prolonged Flooding. *Russ. J. Plant Physiol.*, 50:943-951.
- De Vos, C. H. R.; Schat, H.; De Waal, M. A. M.; Voorja, R.; Ernst, W. H. O. 1991. Increased resistance to copper-induced damage of root cell plasmalemma in copper tolerant *Silene cucubalus*. *Physiol. Plant.*, 82:523-528.
- DeLaune, R. D.; Pezeshki, S. R.; Lindau, C. W. 1998. Influence of soil redox potential on nitrogen uptake and growth of wetland oak seedlings. *J. Plant Nutr.*, 21:757-768.
- Devol, A. H.; Richey, J. E.; Clark, W. A.; King, S. L. 1988. Methane emissions to the troposphere from Amazon floodplain. *Journal of Geophysical Research*, 93: 1583-1592.
- Doncheva, S.; Stoyanova, Z.; Velikova, V. 2001. The influence of succinate on zinc toxicity of pea plant. *J. Plant Nutr.*, 24:789-806.
- Drew, M. C. 1990. Sensing soil oxygen. *Plant Cell Environ.*, 13:681-693.
- Drew, M. C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48: 223-250.
- Dumont, J. F.; Lamotte, S.; Kahn, F. 1990. Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *For. Ecol. Manage.*, 33/34:125–139.
- Edwards, E.; Walker, D. 1983. C₃, C₄: mechanisms, and cellular and environmental regulation, of photosynthesis. Blackwell, Oxford.

- Evans, J. R. 1993. Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within theoretical optimum. *Aust. J. Plant Physiol.*, 20:69-82.
- Eschenbach, C.; Glauner, R.; Kleine, M.; Kappen, L. 1998. Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Sabah, Malaysia. *Trees*, 12:356-365.
- Farquhar, G. D.; von Caemmerer, S.; Berry, J. A. 1980. A biochemical model of the photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149:78-90.
- Fearnside, P. M. 1995. Hydroelectric Dams in the Brazilian Amazon as sources of “greenhouse” gases. *Environ. Conserv.*, 22:7-19.
- Fearnside, P.M. 2002. Greenhouse gas emissions from a hydroelectric reservoir (Brazil’s Tucuruí Dam) and the energy policy implications. *Water, Air and Soil Pollution*, 133:69-96.
- Fearnside, P. M. 2005. Brazil’s Samuel dam: Lessons for hydroelectric development policy and the environment in Amazonia. *Environ. Manage.*, 35(1):1-19.
- Fearnside, P. M. 2006. Dams in the Amazon: Belo Monte and Brazil’s hydroelectric development of Xingu river basin. *Environ Manage.*, xx(x):1-13.
- Feeley, K. J.; Wright, S. J.; Nur Supardi, M. N.; Kassim, A. R.; Davies, S. J. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, 10:
- Feller, U.; Crafts-Brandner, S. J.; Salvucci, M. E. 1998. Moderately high temperatures inhibit ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase-mediated activation of Rubisco. *Plant Physiol.*, 116:539-546.
- Feller, U. 2006. Stomatal opening at elevated temperature an underestimated regulatory mechanism? *Gen. Appl. Plant Physiol.*, Special issue:19-31.
- Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Junk, W. J.; Parolin, P. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environ. Exp. Bot.*, 60: 477-483.
- Ferreira, L.V.; Stholgren, T.J. 1999. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia. *Oecologia*, 120:582–587
- Force, L.; Critchley, C.; Rensen, J. J. S. 2003. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photosynth. Res.*, 78:17-33.
- Forsberg, C. A.; Araújo-Lima, R. M.; Martinelli, L. A; Victoria, R. L.; Bonassi, J. A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of central Amazon. *Ecology*, 74:643-652.

- Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável (FBDS). 2002. Home page: <http://www.fbds.org.br>.
- Gao, Q.; Zhang, X.; Huang, Y.; Xu, H. 2004. A comparative analyses of four models of photosynthesis for 11 plant species in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 126:203-222.
- Gates, D. M. 1964. Leaf temperature and transpiration. *Agronomy Journal*, 56: 273-277.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biol.*, 15:1–83.
- Gentry, A. H. 1992. Tropical forest biodiversity distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 6:19–28.
- Gepstein, S. 1988. Photosynthesis. In: Noodén, L. D.; Leopold, A. C. (eds), Senescence and aging in plants. Academic, San Diego, CA, pp 85-109.
- Gibbs, J.; Greenway, H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct. Plant Biol.*, 30:1–47.
- Gomes, F. P.; Oliva, M. A.; Mielke, M. S.; Almeida, A. A. F.; Leite, H. G. 2006 Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. “nana”, Araceae): Comparison of three models. *Scientia Horticulture*, 109:101-105.
- Gonçalves, J. F. C.; Barreto, D. C. S.; Santos Junior, U. M.; Fernandes, A. V.; Sampaio, P. T. B.; Buckeridge, M. S. 2005. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Braz. J. Plant Physiol.*, 17:325-34.
- Gonçalves, J. F. C.; Santos Junior, U. M. 2005 Assimilação de carbono e indicadores de estresse da Amazônia. In: Nogueira RJMC, Araújo EL, Willadino LG, Cavalcante UMT, editors. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária; p. 500 (Chapter 15:165-181 ISBN 85-87459-20-1).
- Gonçalves, J. F. C.; Santos Junior, U. M. 2005. Utilization of the chlorophyll *a* fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Braz. J. Plant. Physiol.*, 17:307-13.
- Gonçalves, J. F. C.; Santos Junior, U. M.; Nina Junior, A. R.; Chevreuil, L. R. 2007. Energetic flux and performance index in copaíba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Braz. J. Plant Physiol.*, 19:171-184.

- Grace, J.; Mahli, Y.; Higuchi, N.; Meir, P. 2001. Productivity and carbon fluxes of tropical rain forest. In: Roy, J. H. A. M. (ed). *Global Terrestrial Productivity*. Academic Press, San Diego.
- Graham, E. A.; Mulkey, S. S.; Kitajima, K.; Phillips, N. G.; Wright, S. J. 2003. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:572-576.
- Gravatt, D. A.; Kirby, C. J. 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiol.*, 18:411-417.
- Graven, E. H.; Attoe, O. J.; Smith, D. 1965. Effect of liming and flooding on manganese toxicity in alfalfa. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 29:702-706.
- Gries, C. L.; Kappen, L.; Losch, R. 1990. Mechanism of flood tolerance in reed (*Phragmites australis*). *New Phytol.*, 114:589-593.
- Groom, Q. J.; Baker, N. R. 1992. Analysis of light-induced depressions of photosynthesis in leaves of a wheat crop during the winter. *Plant Physiol.*, 100:1217-1223.
- Guisse, B.; Srivastava, A.; Strasser, R. J. 1995. The polyphasic rise of the chlorophyll *a* fluorescence (O-K-J-I-P) in heat stressed leaves. *Arch. Sci.*, 48:147-160
- Haldimann, P.; Feller, U. 2004. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Cell Environ.*, 27:1169-1183.
- Haldimann, P.; Feller, U. 2005. Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (*Pisum sativum* L.) leaves. *Plant Cell Environ.*, 28:302-317.
- Haldimann, P.; Gallé, A.; Feller, U. 2005. Impact of drought and heat stress on the photosynthetic apparatus of *Quercus pubescens*: a field study. In: van der Est, A.; Bruce, D. (eds) *Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global perspectives*. International Society of Photosynthesis, pp. 601-603.
- Haldimann, P.; Strasser, R. J. 1999. Effects of anaerobiosis as probed by the polyphasic chlorophyll *a* fluorescence rise kinetic in pea (*Pisum sativum* L.). *Photosynth. Res.*, 62:67-83.

- Hamilton, S. K.; Sippel, S. J.; Melack, J. M. 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research—Atmospheres*, 107: 8038.
- He, C. J.; Finlayson, S. A.; Drew, M. C.; Jordan, W. R.; Morgan, P. W. 1996. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of *Zea mays* subjected to mechanical impedance and hypoxia. *Plant Physiol.*, 112:1679-1685.
- Hendry, G. A. F.; Brocklebank, K. J. 1985. Iron-induced oxygen radical metabolism in waterlogged plants. *New Phytol.*, 101:199–206.
- Hendry, G. A. F.; Price, A. H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G. A. F., Grime, J.P. (eds). *Methods in Comparative Plant Ecology*. Chapman & Hall, London, pp. 148-152.
- Hermans, C.; Smeyers, M.; Rodriguez, R. M.; Eyletters, M.; Strasser, R. J.; Delhaye, J. P. 2003. Quality assessment of urban trees: A comparative study of physiological characterization, airborne imaging and on site fluorescence monitoring by the OJIP-test. *J. Plant Physiol.*, 160:81-90.
- Hirose, T.; Werger, M. J. A. 1987. Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiol. Plant.*, 70:215-222.
- Hootsman, M. J. M.; Vermaat, J. E. 1991. Light-response curves of *Potamogeton pectinatus* L. as a function of plant age and irradiance level during growth. In *Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication ins hallow freshwater ecosystems*. Thesis. International Institute for Hydraulic and Environmental Engineering. Delft. pp. 57-130.
- Intergovernmental Panel of Climate Change (2001). *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, New York.
- Iqbal, R. M.; Rao, Aur. -R.; Rasul, E.; Wahid, A. 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc., New York, U.S.A., pp. 803–810.
- Ishida, A.; Toma, T.; Marjenah. 1999. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. *Tree Physiol.*, 19:467-473.

- Iwakuma, T.; Yasuno, M. 1983. A comparison of several mathematical equations describing photosynthesis-light curve for natural phytoplankton population. *Archiv. fur Hydrobiologie*, 97:208-226.
- Joly, C. A.; Crawford, R. M. M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.*, 33:799–809.
- Jones, R. 1972. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging: The uptake of iron and manganese by dune and dune slack plants. *J. Ecol.*, 60:131–139.
- Joliot, P.; Joliot, A. 2002. Cyclic electron transport in plant leaf. *Proc Nat Acad Sci USA.*, 99: 10209-14.
- Junk, W. J. 1993. Wetlands of tropical South America. In: Whigham, D. F.; Hejny, S.; Dykyjova, D. (eds). *Wetlands of the World*. Kluwer Publishers, The Netherlands, pp. 679-739.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: Junk, W. J. (ed.). *The Central Amazonian floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer, Berlin. pp.147-185.
- Kattge, J., Knorr, W. 2007. Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant Cell Environ.*, 30:1176-1190.
- Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Hort. Sci.*, 16:30-34.
- Keller, M.; Lerdau, M. 1999. Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. *Global Biogeochemical Cycles*, 13:19-29.
- Kemenes, A. 2006. Estimativa das emissões de gases de efeito estufa (CO₂ e CH₄) pela hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central, Brasil. INPA/UFAM, Manaus, Amazonas, 95 pp.
- Kim, S. H.; Gitz, D. C.; Sicher, R. C.; Baker, J. T.; Timlin, D. J.; Reddy, V. R. 2007. Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO₂. *Environ. Exp. Bot.*, 61:224–236
- Koch, G. W., Amthor, J. S.; Goulden, M. L. 1994. Diurnal Patterns of Leaf Photosynthesis, Conductance and Water Potential at the Top of a Lowland Rain-Forest Canopy in Cameroon - Measurements from the Radeau-Des-Cimes. *Tree Physiol.*, 14:347-360.
- Kolb, R. M.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Giloni, P. C.; Correa, G. T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith and Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3): 305-312.

- Kozłowski, T. T. 1984. Plant responses to flooding of soil. *Bioscience*, 34:162–167.
- Kozłowski, T. T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Mon.*, 1:1-29.
- Kozłowski, T. T.; Pallardy, S. G. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. In: Kozłowski, T. T. (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, pp. 165-193.
- Krause, G. H.; Weis, E. 1991 Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42:313-349.
- Kull, O.; Niinemets, U. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Funct. Ecol.*, 12:472-479.
- Lavinsky, A. O.; Sant'Ana, C. S.; Mielke, M.S.; Almeida, A.A.F.; Gomes, F.P.; França, S.; Silva, D.C. 2007. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New Forests*, 34: 41–50
- Lazár, D. 2003. Chlorophyll *a* fluorescence rise induced by high light illumination of dark-adapted plant tissue studied by means of photosystem II and considering photosystem II heterogeneity. *J. Theor. Biol.*, 220:469-503.
- Lazár, D. 2006. The polyphasic chlorophyll *a* fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Func. Plant Biol.*, 33:9-30.
- Lerdau, M. T.; Throop, H. L. 1999. Isoprene emission and photosynthesis in a tropical forest canopy: Implications for model development. *Ecological Applications*, 9:1109-1117.
- Leverenz, J. W. 1987. Chlorophyll content and the light response curve of shade-adapted conifer needles. *Physiol. Plant.*, 71:20-29.
- Li, M.; Yang, D.; Li, W. 2007. Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. *Photosynthetica*, 45(2): 222-228.
- Liberato, M. A. R.; Gonçalves, J. F. C.; Chevreuil, L. R.; Nina Junior, A. R.; Fernandes, A. V.; Santos Junior, U. M. 2006. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence in acariquara seedlings (*Minuartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Braz. J. Plant Physiol.*, 18(2):315-323.
- Lichtenthaler, H.K.; Wellburn, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.*, 11:591-592.

- Liu, Q.; Zhu, Y.; Tao, H.; Wang, N.; Wang, Y. 2006. Damage of PS II during senescence of *Spirodela polyrrhiza* explants under long-day conditions and its prevention by 6-benzyladenine. *J. Plant Res.*, 119:145-152.
- Lobo, P. C.; Joly, C. A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Botânica*, 18(2): 177-183.
- Lopez, O. R.; Kursar, T. A. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiol.*, 19:925-932.
- Lopez, O. R.; Kursar, T. A. 2003. Does flood tolerance explain tree species diversity in seasonally flooded habitats? *Oecologia*, 136:193-204
- Lopez, O. R.; Kursar, T.A. 2007. Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia*, 154:35-43.
- Mann, H. B.; Whitney, D. R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Stat.*, 18:50-60.
- Marenco, R. A.; Gonçalves, J. F. C.; Vieira, G. 2001a. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiol.*, 21:1311-1318.
- Marenco, R. A.; Gonçalves, J. F. C.; Vieira, G. 2001b. Photosynthesis and leaf nutrient contents in *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae). *Photosynthetica*, 39 (4):539-543.
- Marengo, J. A.; Nobre, C. A. 2005. Lições do Catarina e do Katrina. As mudanças do clima e os fenômenos extremos. *Ciência Hoje*, 37:22-27
- Marques, M. C. M.; Joly, C. A. 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrofila do sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.*, 23:107-112.
- Marques, M. C. M.; Pimenta, J. A.; Colli, S. 1996. Aspectos do metabolismo e a morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. E *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. Submetidas a diferentes regimes hídricos. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 39(2): 385-392.
- Marshall, B.; Biscoe, P. V. 1980. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp. Bot.*, 31:29-39.
- McKlevin, M. R.; Hook, D. D.; McKee, W. H. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and drained soils. *Tree Physiol.*, 15:753-758.

- Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Delgado, M. F.; Correa, G. T. 1998. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. Submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3): 261-267.
- Medlyn, B. E.; Dreyer, E.; Ellsworth, D.; 2002a. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell Environ.*, 25:1167–1179.
- Medlyn, B. E.; Loustau, D.; Delzon, S. 2002b. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Plant Cell Environ.*, 25:1155–1165.
- Mercado, L.; Lloyd, J.; Carswell, F.; Malhi, Y.; Meir, P.; Nobre, A. D. 2006 Modelling Amazonian forest eddy covariance data: a comparison of big leaf versus sun/shade models for C-14 tower at Manaus I. Canopy photosynthesis. *Acta Amazonica*, 36(1):69-82.
- Mielke, M. S.; Almeida, A. A. F.; Gomes, F. P.; Mangabeira, P. A. O.; Silva, D. C. 2005. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New For.*, 29:161–168
- Mielke, M. S.; Almeida, A-A. F.; Gomes, F. P.; Aguilar, A. G.; Mangabeira, P. A. O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.*, 50:221–231.
- Misra, A. N.; Srivastava, A.; Strasser, R. J. 2001. Utilization of fast chlorophyll *a* technique in assessing the salt/ion sensitivity of mung bean and brassica seedlings. *J. Plant Physiol.*, 158: 1173-81.
- Moog, P. R. 1998. Flooding tolerance of *Carex* species. I. Root structure. *Planta*, 207: 189-198.
- Mooney, H. A.; Vitousek, P. M.; Matson, P. A. 1987. Exchange of materials between terrestrial ecosystems and the atmosphere. *Science*, 238: 926-932.
- Moore, R.; Clark, W. D.; Vodopich, D. S. 1998. Botany, second edition. WCB/McGraw-Hill, New York.
- Morais, RR. 2003. Ecofisiologia de espécies arbóreas crescidas sob condições de plantios na Amazônia central. Manaus, INPA/UFAM. 158 p.
- Morales, F.; Belkhodja, R.; Abadia, A.; Abadia, J. 2000. Photosystem II efficiency and mechanisms of energy dissipation in iron-deficient, field-grown pear trees (*Pyrus communis* L.). *Photosynth. Res.*, 63:9-21.

- Muraoka, H.; Koizumi, H. 2005. Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest.: Implication to ecosystem carbon gain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 134: 39-59.
- Neubauer, C.; Schreiber, U. 1987. The polyphasic rise of chlorophyll fluorescence upon onset of strong continuous illumination: 1. Saturation characteristics and partial control by the Photosystem II acceptor side. *Z. Naturforsch.*, 42:1246–1254
- Nevo, E. 1993. Adaptive speciation at the molecular and organismal levels and its bearing on Amazonian biodiversity. *Evolución Biológica*, 7:207–249.
- Nicotra, A. B.; Cosgrove, M. J.; Cowling, A.; Schlichting, C. D.; Jones, C. S. 2008. Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia*, 154:625–635
- Nishio, J.N. 2000 Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement. *Plant Cell Environ.*, 23:539-548.
- Niu, S.; Li, Z.; Xia, J.; Hana, Y.; Wu, M.; Wan, S. 2007. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environ. Exp. Bot.*, xxx:xxx–xxx
- Nobel, P. S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, New York.
- Noodén, L. D. 1988. The phenomenon of senescence and aging. In: Noodén, L. D.; Leopold, A. C. (eds), *Senescence and aging in plants*. Academic, San Diego, CA, pp. 1-50.
- Noodén, L. D.; Guiamet, J. J.; John, I. 1997. Senescence mechanisms. *Physiol. Plant.*, 101:746-753.
- Núñez-Elisea, R.; Schaffer, B.; Fisher, J. B.; Colls, A. M.; Crane, J. H. 1999. Influence of flooding on net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. *Ann. Bot.* 84: 771-780.
- Ogren, E. 1993. Convexity of the photosynthetic irradiance-response curve in relation to intensity and direction of irradiance during growth. *Plant Physiol.*, 101:1013-1019.
- Oh, M. H.; Moon, Y. H.; Lee, C. H. 2003. Increased stability of LHCII by aggregate formation during dark-induced leaf senescence in the *Arabidopsis* mutant, ore10. *Plant Cell Physiol.*, 44:1368–1377

- Oren, R.; Hsieh, C. I.; Stoy, P. C.; Albertson, J.; McCarthy, H. R.; Harrell, P.; Katul, G. G. 2006. Estimating the uncertainty in annual net ecosystem carbon exchange: spatial variation in turbulent fluxes and sampling errors in eddy-covariance measurements. *Global Change Biol.*, 12: 883-896.
- Osonubi, O.; Osondina, M. A. 1987. Stomatal responses of woody seedlings to flooding in relation to nutrients status in leaves. *J. Exp. Bot.*, 38:1166-1173.
- Oukarroum, A.; Madidi, S.; Schansker, G.; Strasser, R. J. 2007. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll *a* fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environ. Exp. Bot.*, 60:438-446.
- Pachepsky, L. B.; Hesketh, J.D.; Acock, B. 1996. An adequate model of photosynthesis I. Parameterization, validation and comparison of models. *Agric. Syst.*, 50:209-225.
- Peri, P. L.; Moote, D. J.; McNeil, D. L. 2005. Modelling photosynthetic efficiency (α) for the light-response curve of cocksfoot leaves grown under temperate field conditions. *Eur. J. Agron.*, 22:277-292.
- Peterson, R. B. 1990. Effects of irradiance on the in vivo CO₂:O₂ specificity factor in tobacco using simultaneous gas exchange and fluorescence techniques. *Plant Physiology*, 94:892-898.
- Panda, D.; Rao, D. N.; Sharma, S. G.; Strasser, R. J.; Sarkar, R. K. 2006. Submergence effects on rice genotypes during seedlings stage: Probing of submergence driven changes of photosystem II by chlorophyll *a* fluorescence induction O-J-I-P transients. *Photosynthetica*, 44:69-75.
- Parolin, P. 2000. Phenology and CO₂ assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *J. Tropical Ecol.*, 16:465-473.
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustment to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128:326-335.
- Parolin, P. 2003. Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers. *Flora*, 198:436-443.
- Parolin, P.; De Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.; Kleiss, B.; Schmidt, W.; Piedade, M. T. F.; Junk, W. J. 2004. Central Amazonian Floodplain Forests: Tree Adaptations in a Pulsing System. *The Botanical Review*, 70(3): 357-380.
- Parolin, P.; Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 2001. Gas exchange of six tree species from Central Amazonian floodplains. *Tropical Ecol.*, 42(1):15-24.

- Parolin, P., 2002. Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian floodplains. *Phyton.*, 42:169–186.
- Parvanova, D.; Popova, A.; Zaharieva, I.; Lambrev, P.; Konstantinova, T.; Taneva, S.; Atanassov, A.; Goltsev, V.; Djilianov, D. 2004. Low temperature tolerance of tobacco plants transformed to accumulate proline, fructans, or glycine betaine. Variable chlorophyll fluorescence evidence. *Photosynthetica*, 42:179-185.
- Pezeshki, S. R.; DeLaune, R. D.; Pan, S. Z. 1991. Relationship of soil hydrogen sulfide level to net carbon assimilation of *Panicum hemitomon* and *Spartina patens*. *Vegetatio*, 95:159-166.
- Pezeshki, S.R. 1994. Plant response to flooding. In: Wilkinson, R.E. (ed.), *Plant Environment Interactions*. Marcel Dekker, New York, pp. 289-321.
- Pezeshki, S. R. 1995. Plant responses to flooding. In: Wilkinson, R. E. (ed.), *Plant–Environment Interactions*. Marcel Dekker, New York, pp. 289–321.
- Pezeshki, S. R.; Pardue, J. H.; DeLaune, R. D. 1996a. Leaf gas Exchange and growth of flood-tolerant and flood sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiology*, 16: 453-458.
- Pezeshki, S. R.; DeLaune, R. D.; Kludze, H. K.; Choi, H. S. 1996b. A comparative study of gas exchange characteristics of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicense*) to soil redox conditions. *Aquat. Bot.*, 54:25-35.
- Pezeshki, S. R.; Chambers, J. L. 1985. Response of cherry-bark oak (*Quercus falcata* var. *Pagodaefolia*) seedlings to short-term flooding. *For. Sci.*, 31:760-771.
- Pezeshki, S. R.; Anderson, P. A. 1997. Responses of three bottomland wood species with different flood-tolerance capabilities to various flooding regimes. *Wetland Ecol. Manage.*, 4: 245-256.
- Pezeshki, S. R.; DeLaune, R. D. 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. *Environ. Exp. Bot.*, 40:123-133.
- Pezeshki, S. R.; DeLaune, R. D.; Anderson, P. D. 1999. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. *J. Plant Nutr.*, 22:1481-1494.
- Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.*, 46:299-312.

- Piedade, M. T. F.; Junk, W. J.; Parolin, P. 2000. The flood and photosynthetic response of trees in a White water floodplain (várzea) of the Central Amazon, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limmol.*, 27:1734-1739.
- 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. (eds.), *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, pp. 209–234.
- Pimenta, J. A.; Orsi, M. M.; Medri, M. E. 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Coleus blumei* Benth. Submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. *Revista Brasileira de Biologia*, 53(4): 427-433.
- Pimenta, J. A. 1998. *Estudo populacional de Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina-Pr. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Pimentel, C.; Bernacchi, C.; Long, S. 2007. Limitations to photosynthesis at different temperatures in the leaves of *Citrus limon*. *Braz. J. Plant Physiol.*, 19(2):141-147.
- Ponnamperuma, F. N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.*, 24:29–96.
- Pons, T. L.; Welschen, R. A. M. 2003. Midday depression of net photosynthesis in ten tropical rainforest tree *Eperua grandiflora* contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. *Tree Physiol.*, 23(14):937-947.
- Portis, A. R. 2003. Rubisco activase – Rubisco’s catalytic chaperone. *Photosynth. Res.*, 75:11-27.
- Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. *Brittonia*, 31:26–38.
- Reid, D.M.; Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. In: Kozlowiski, T. T. (ed). *Flooding and plant growth*. Academic Press, London. pp. 195-219.
- Rengifo, E.; Tezara, W.; Herrera, A. 2005. Water relations, Chlorophyll *a* fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica*, 43:203-210.
- Robinson, J. 1988. Does O₂ photoreduction occur within chloroplasts in vivo? *Physiol. Plant.*, 72:666-680.
- Sage, R; Kubien, D. S. 2007. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 30:1086–1106.

- Salati, E.; Vose, P. B. 1984. Amazon Basin: a system in equilibrium. *Science*, 225: 129-138.
- Santos Junior, U. M. 2003. Ecofisiologia de espécies arbóreas plantadas sobre área degradada por atividade petrolífera na Amazônia Central. INPA/UFAM, Manaus, Amazonas, 135pp.
- Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. C.; Feldpausch, T. R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *For. Ecol. Manage.*, 226:299-309.
- Schrader, S. M.; Kleinbeck, K. R.; Sharkey, T. D. 2007. Rapid heating of intact leaves reveals initial effects of stromal oxidation on photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 30:671-678
- Sena Gomes, A. R.; Kozłowski, T. T. 1986. Effect of flooding on water relations and growth of *Theobroma cacao* var. catongo seedlings. *J. Hort. Sci.*, 61:265-276.
- Sena Gomes, A. R.; Kozłowski, T. T. 1988. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. *Biotropica*, 20:286-293.
- Shapiro, S. S.; Wilk, M. B.; Chen, H. J. 1968. A comparative study of various tests of normality. *J. Am. Stat. Assoc.*, 63:1343-1372
- Sharkey, T. D. 2005. Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant Cell Environ.*, 28:269-277.
- Sharkey, T. D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant.*, 73:666-680.
- Sharp, R. E.; Mathews, M. A.; Boyer, J. S. 1984. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration. *Plant Physiol.*, 75:95-101.
- Singsaas, E. L.; Ort, D. R.; DeLucia, E. H. 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia*, 128:15-23.
- Sippel, S. J.; Hamilton, S. K.; Melack, J. M.; Novo, E. M. M. 1998. Passive microwave observations of inundation area and the area/stage relation in the Amazon river floodplain. *Intern. J. Remote Sens.*, 19:3055-3074.
- Sironval, C.; Strasser, R. J.; Brouers, M., 1981. Equivalence entre la theorie des flux et la theorie des relations entre proportions de pigments pour la description de la repartition de lenergie lumineuse absorbee par les membranas photoactives. *Bull. Acad. R. Belg.*, 67:248-59.

- Smethurst, C. F.; Garnett, T.; Shabala, S. 2005. Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil*, 270:31–45
- Sousa, C. A. F.; Sodek, L. 2002. The metabolic response of plants to oxygen deficiency. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14(2):83-94.
- Srivastava, A.; Guissé, B.; Greppin, H.; Strasser, R.J. 1997. Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient: OKJIP. *Biochim. Biophys. Acta*, 1320:95–106.
- Srivastava, A.; Strasser, R. J.; Govindjee. 1999. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica*, 37:365-92.
- Stoy, P. C.; Katul, G. G.; Siqueira, M. B. S.; Juang, J-Y.; Novick, K. A.; Uebelherr, J. M.; Oren, R. 2006. *Agricultural and Forest Meteorology*, 141: 2-18.
- Strasser, B. J. 1997. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll *a* fluorescence transients. *Photosynth. Res.*, 52:147–155.
- Strasser, R. J.; Govindjee. 1992. The F_0 and O-J-I-P fluorescence rise in higher plants and algae. In: Argyroudi-Akoyunoglou, J. H. (ed), *Regulation of chloroplast biogenesis*. New York, Plenum Press, pp. 423-426.
- Strasser, R. J.; Srivastava, A.; Govindjee. 1995. Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem. Photobiol.*, 61:32-42.
- Strasser, R. J.; Srivastava, A.; Tsimilli-Michael, M. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P., (eds), *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*. London: Publishers Taylor and Francis; pp. 445-483.
- Strasser, R. J.; Tsimilli-Michael, M. 2001. Stress in plants from daily rhythm to global changes, detect and quantified by the JIP test. *Chim. Nouvelle (SRC)*, 75:3321-6.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M., 2004. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient. In: Papageorgiou, G. C.; Govindjee (eds.), *Photosynthesis and Respiration*, Vol. 19. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 321-362.

- Strauss, A. J.; Kruger, G. H. J.; Strasser, R. J.; van Heerden, P. D. R. 2006. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by chlorophyll *a* fluorescence transient O-J-I-P. *Environ. Exp. Bot.*, 56:147-157.
- Sullivan, N. H.; Bolstad, P. V.; Vose, J. M. 1996. Estimates of net photosynthetic parameters for twelve tree species in mature forests of the southern Appalachians. *Tree Physiol.*, 16:397-406.
- ter Steege, H. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia*, 100:356–367.
- Thomas, S. C.; Bazzaz, F. A. 1999. Asymptotic height as predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, 80:1607-1622.
- Thomson, C. J.; Atwell, B. J.; Greenway, H. 1989. Response of wheat seedlings to low O₂ concentrations in nutrient solution: II. K⁺/Na⁺ selectivity of root tissue of different age. *J. Exp. Bot.*, 40:993–999.
- Thornley, J. H. M. 1976. Mathematical models in plant physiology, A quantitative approach to problems in plant and crop physiology. Academic Press, London.
- Thornley, J. H. M. 1998. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany*, 81:421-430.
- Tian, H. Q.; Melillo, J. M.; Kicklighter, D. W.; McGuire, A. D.; Helfrich, J. V. K III.; Moore, BIII.; Vörösmarty, C. J. 1998. Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature*, 396(6712): 664-667.
- Tomek, P.; Ilík, P.; Lazár, D.; Štroch, M.; Nauš, J. 2003. On the determination of QB-non-reducing photosystem II centres from chlorophyll *a* fluorescence induction. *Plant Sci.*, 164: 665-670.
- Topa, M. A.; Cheeseman, J. M. 1993. P uptake and transport to shoots in *Pinus serotina* seedlings under aerobic and hypoxic growth conditions. *Physiol. Plant.*, 87:125–133.
- Tóth, S. Z.; Schansker, G.; Strasser, R. J. 2005. In intact leaves, the maximum fluorescence level (F_M) is independent of the redox state of the plastoquinone pool: a DCMU-inhibition study. *BBA-Bioenergetics*, 1708:275-282.
- Tribuzy, E. S. 2005. Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central. Tese. Universidade de São Paulo.

- Tsimili-Michael, M.; Pêcheux, M.; Strasser, R.J. 1998. Vitality and stress adaptation of the symbionts of coral reef and temperate foraminifers probed in hospite by the fluorescence kinetics OJIP. *Arch. Sci. Genève*, 51:205-240.
- Tsimilli-Michael, M.; Eggenberg, P.; Biro, B.; Koves-Péchy, K.; Voros, I.; Strasser, R.J. 2000. Synergistic and antagonistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers on the photosynthetic activity of alfafa, probed by polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient O-J-I-P. *Appl. Soil Ecol.*, 15:169-82.
- Van Heerden, P. D. R.; Strasser, R. J.; Kruger, G. H. J. 2004. Reduction of dark chilling stress in N₂-fixing soybean by nitrate as indicate by chlorophyll *a* fluorescence kinetics. *Physiol. Plant.*; 121:239-249.
- Van Heerden, P. D. R.; Swanepoel, J. W.; Kruger, G. H. J. 2007. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C₃-mode CO₂ assimilation. *Environ. Exp. Bot.*, 61:124-136.
- Vervuren, P. J. A.; Beurskens, S. M. J. H.; Blom, C. W. P. M. 1999. Light acclimation, CO₂ response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant Cell Environ.*, 22:959-968.
- Wahid, A.; Gelani, S.; Ashraf, M.; Foolad, M. R. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.*, 61:199–223
- Waldhoff, D.; Furch, B.; Junk, W.J. 2002. Fluorescence parameters, Chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Environ. Exp. Bot.*, 48:225-235.
- 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. Environ.*, 24: 237-252.
- Wellburn, A. R.; Higginson, C.; Robinson, D.; Walmsley, C. 1981. Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulphur dioxide plus nitrogen dioxide upon plants. *New Phytol.*, 88:223-237.
- Yamamoto, F.; Kozłowski, T. T. 1987. Effects of flooding, tilting of stems, and Ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *pinus densiflora* seedling. *J. Exp. Bot.*, 38(187): 293-310.
- Yordanova, R.Y.; Uzunova, A. N., Popova, L. P. 2005. Effects of short-term soil flooding on stomatal behaviour and leaf gas exchange in barley plants. *Biol. Plant.*, 49:317-319.

- Zhan, X.; Xue, Y.; Collatz, G. J. 2003. An analytical approach for estimating CO₂ and heat fluxes over the Amazonian region. *Ecological Modelling*, 162: 97-117.
- Zhang, H.; Henderson-Sellers, A.; McGuffie, K. 2001. The compounding effects of tropical deforestation and greenhouse warming on climate. *Climatic Change*, 49:309-338.
- Zhang, J.; Davies, W.J. 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomata of flooded plants. *J. Exp. Bot.*, 37:1479-1491.
- Zhang, J.; Zhang, X. 1994. Can early wilting of old leaves account for much of the ABA accumulation in flooded pea plants? *J. Exp. Bot.*, 45:1335-1342.