



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE
BIOLÓGICA PPG -DIVBio

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE PLÂNTULAS
DE *VITEX CYMOSA* BERTERO ex SPRENG.
(LAMIACEAE) À INUNDAÇÃO ARTIFICIAL**

FERNANDA CARDOSO DE FREITAS

MANAUS
2015

FERNANDA CARDOSO DE FREITAS

**Respostas morfofisiológicas de plântulas de *Vitex cymosa* Bertero
ex Spreng. (Lamiaceae) à inundação artificial**

Dissertação de Mestrado apresentada ao programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas - UFAM como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Dra. Astrid de Oliveira Wittmann

Manaus
2015

Ficha catalográfica

F866r Freitas, Fernanda Cardoso de
Respostas morfofisiológicas de plântulas de *Vitex cymosa* Bertero
ex Spreng. (Lamiaceae) à inundação artificial / Fernanda Cardoso
de Freitas. 2015
59 f.: il. color; 31 cm.

Orientadora: Astrid de Oliveira Wittmann
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) - Universidade
Federal do Amazonas.

1. Tarumã. 2. Alagação gradativa. 3. Carboidratos. 4. Anatomia. I.
Wittmann, Astrid de Oliveira II. Universidade Federal do Amazonas
III. Título

FERNANDA CARDOSO DE FREITAS

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE PLÂNTULAS DE *VITEX CYMOSA*
BERTERO EX SPRENG. (LAMIACEAE) À INUNDAÇÃO ARTIFICIAL**

Dissertação de Mestrado apresentada ao programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas - UFAM como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 25 de novembro de 2015

BANCA EXAMINADORA

Presidente: Profa. Dra. Astrid de Oliveira Wittmann (UFAM)

Titular: Dra. Maria Teresa Fernandes Piedade (INPA)

Titular: Dr. Marcelo Schramm Mielke (UESC)

Titular: Profa. Dra. Maria Sílvia de Mendonça Queiroz (UFAM)

Suplente: Dr. Jochen Schöngart (INPA)

Suplente: Profa. Dra. Eva Maria Alves Cavalcante Atroch (UFAM)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a CAPES pela bolsa concedida durante o mestrado.

Agradeço a minha orientadora Astrid pelo apoio e paciência e por me mostrar que é necessária dedicação em tudo que se faz.

Agradeço ao grupo MAUA do INPA pelo apoio na realização do experimento. Principalmente a Dra. Maitê que cedeu a casa de vegetação e os equipamentos necessários.

Aos técnicos Mário, Celso, Valdeney, Elisabeth que realizaram comigo as coletas em campo e também acompanharam o crescimento das plântulas.

A equipe do laboratório de Fisiologia do Estresse da UnB principalmente aos técnicos Juliana e Fábio que me auxiliaram e foram extremamente atenciosos.

A Dra. Cristiane que me recebeu no laboratório de Fisiologia do Estresse e sempre esteve disposta a ensinar.

A equipe do laboratório de Botânica Agroflorestal da UFAM onde realizei as análises anatômicas e acabou se tornando minha segunda casa. Principalmente a Dra. Silvia, que permitiu isso.

A banca da minha aula de qualificação, mesmo o trabalho sendo diferente do imaginado, as sugestões e críticas, foram aproveitadas.

A Dra. Maria Teresa Piedade, ao Dr. Marcelo Mielke e a Dra. Silvia Queiroz pelas correções e contribuições ao meu trabalho.

A Professora Gal pelas inúmeras dúvidas sanadas sobre anatomia, os conselhos profissionais e pessoais e principalmente pelo estímulo dado diariamente.

Ao técnico Manoel que me auxiliou com cortes anatômicos e me ensinou que é preciso ter paciência e bom humor para realizá-los.

A Dra. Poliana por me auxiliar com as pranchas anatômicas.

Aos meus amigos do laboratório Joelma, Marcos, Késede, Isabel pelos bons momentos compartilhados e dicas preciosas.

Aos meus amigos Alfredo, Ana Pê, Andressa, Elison, Day, Jeorgio, Ju, Kely, Ronny, Rose, Paulo e Sarah por estarem sempre comigo.

A minha mãe Maria Bárbara por acreditar na minha jornada e pelo apoio moral e financeiro.

Ao meu companheiro querido Cyro por toda paciência e carinho 愛してる.

Grata!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
LISTA DE FIGURAS	xi
1. INTRODUÇÃO	13
2. HIPÓTESES	16
3. OBJETIVOS	16
3.1. Objetivo geral	16
3.2. Objetivos específicos.....	16
4. MATERIAL E MÉTODOS	16
4.1. Coleta de diásporos e obtenção das plântulas	17
4.2. Espécie estudada	17
4.3. Experimento de inundação	18
4.4. Crescimento, número de folhas, fluorescência da clorofila <i>a</i>	19
4.5. Biomassa	19
4.6. Anatomia.....	20
4.7. Análise de carboidratos.....	20
4.8. Análise Estatística.....	21
5. RESULTADOS	21
5.1. Crescimento	22
5.1.1 Altura.....	22
5.1.2 Diâmetro do caule.....	23
5.2. Número de folhas.....	24
5.3. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	25
5.4. Biomassa	26
5.5. Anatomia do caule e raiz.....	28
5.6. Testes histoquímicos	32
6. DISCUSSÃO	37
6.1. Propriedades físicas e químicas da água nos tanques de inundação	37
6.2. Respostas à inundação: crescimento, biomassa, número de folhas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	38
6.2.1. Crescimento	38

6.2.2. Biomassa.....	39
6.2.4. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	40
6.3. Anatomia e histoquímica.....	41
6.4. Análise bioquímica.....	43
6.5. Recuperação.....	45
7. CONCLUSÕES.....	47
8. SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS.....	48
9. REFERÊNCIAS.....	48

RESUMO

Nas florestas de várzea da Amazônia a inundação geralmente ocorre de maneira gradativa até que as plantas permaneçam completamente submersas. As adaptações e respostas apresentadas pelas plantas devido à redução de oxigênio no período de inundação podem variar de acordo com a espécie, a idade da planta, a duração da inundação e a coluna de água. Assim, foi avaliado se as primeiras respostas morfofisiológicas e bioquímicas apresentadas por plântulas de *Vitex cymosa* com um ano de idade seriam diferentes de acordo com o nível da coluna de água imposta. Plântulas de *V. cymosa* (n = 15 / tratamento) foram submetidas a três tratamentos: sem inundação (rega diária), inundação gradativa (5 cm de água por dia até a total submersão no 10º dia) e inundação abrupta (submersão total súbita das plântulas) por um período de 45 dias. Após a inundação as plântulas foram monitoradas por um período de recuperação de 60 dias. Foram mensurados parâmetros não destrutivos, como crescimento em altura, diâmetro do caule, fluorescência da clorofila *a*, perda e produção de folhas e parâmetros destrutivos como biomassa, taxa de crescimento relativo, anatomia do caule e raiz, teor de amido e o açúcar solúvel total nas plântulas. Com base na análise conjunta das respostas morfofisiológicas e bioquímicas apresentadas, a inundação gradativa permitiu um curto período de aclimação para as plântulas de *V. cymosa* enfrentarem a submersão completa, o que não se observou para a inundação abrupta.

Palavras-chave: Tarumã, alagação gradativa, carboidratos, anatomia.

ABSTRACT

Before the plants remain completely submerged, the seasonal flooding occurs gradually in the várzea floodplain forests of the Amazon. The adaptive features developed by the plants to cope with the anaerobic conditions caused by the flooding period may vary according to the species, flooding duration, plant age and water column height. Therefore, we evaluated in *Vitex cymosa* 1-year follow-up seedlings if there are differences in the early development of morpho-physiological and biochemical features according to the influence of different levels of water column. The seedlings (n=15 per treatment) were submitted to three treatments over 45 days: no flooding (everyday watered), gradual flooding (daily 5 cm water column increase till the total plant submersion at the 10^o day) and abrupt flooding (sudden total submersion). After the flooding, the seedlings were monitored within 60 days. Non-destructive parameters were evaluated, which encompassed height and diameter growth, analysis of the chlorophyll a fluorescence, leaf loss and production and destructive parameters which encompassed biomass, relative growth rates, stalk and leaf anatomy, starch content and total soluble sugar amount. Based on morpho-physiological, anatomy and biochemical analysis, the gradual inundation allowed the *V. cymosa* seedlings to a short acclimatization period to face the total submersion, which was not observed in the abrupt flooding.

Key-words: Tarumã, gradual flooding, carbohydrates, anatomy

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. A) plântulas nos tratamentos de inundação artificial. Inundação gradativa, submersão gradual das plântulas e inundação abrupta, plântulas completamente submersas. B) plântulas no tratamento sem inundação. 18
- Figura 2. Valores médios da altura em cm de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. A linha pontilhada indica o fim do período de inundação..... 23
- Figura 3. Valores médios do diâmetro do caule em mm de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. A linha pontilhada indica o fim do período de inundação 24
- Figura 4. Valores médios do número de folhas de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. \pm desvio padrão. A linha pontilhada indica o fim do período de inundação..... 25
- Figura 5. Eficiência quântica (Fv/Fm) de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. \pm desvio padrão. A linha azul indica o fim do período de inundação. Valores abaixo da linha preta indicam fotoinibição (Bolhàr-Nordenkampf & Oqüist, 1993). 26
- Figura 6. Valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. \pm desvio padrão. 27
- Figura 7. Cortes transversais do caule de *Vitex cymosa*, A) plântula sem inundação, B) plântula sob inundação gradativa e C) plântula inundada abruptamente aos 45 dias de experimento. p = periderme, fs = floema secundário, xs = xilema secundário, M = medula, setas = tecido esclerenquimático. Barra = 200 μ m. 30
- Figura 8. Cortes transversais da raiz de *Vitex cymosa*, A) plântula sem inundação, B) plântula sob inundação gradativa e C) plântula inundada abruptamente aos 45 dias de experimento. p = periderme, fs = floema secundário, xs = xilema secundário, xp = xilema. Barra = 200 μ m. 31
- Figura 9. Teste histoquímico de amido em plântulas de *Vitex cymosa* sob inundação abrupta aos 45 dias de experimento. Presença de grãos de amido (coloração roxa) no caule (A) e na raiz (B). Barra= 50 μ m. 32
- Figura 10. Teor de amido nas folhas de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia. 33
- Figura 11. Teor de amido no caule de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia. 34

Figura 12. Teor de amido na raiz de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia. 35

Figura 13. Teor de açúcares solúveis totais (AST) nas folhas de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia. 35

Figura 14. Teor de açúcares solúveis totais (AST) no caule de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia. 36

Figura 15. Teores de açúcares solúveis totais (AST) na raiz de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. * mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) no mesmo tratamento ao longo do tempo. 37

1. INTRODUÇÃO

As áreas alagáveis de várzea são inundadas anualmente por rios de água branca, característicos por transportarem grande quantidade de material em suspensão. Esse material em suspensão originário dos Andes e áreas pré-andinas enriquece com nutrientes a água e solos associados (Prance, 1979; Sioli, 1984; Furch, 1984). Os rios sustentam as florestas de várzea da Amazônia, que são férteis e possuem comunidades vegetais terrestres e aquáticas muito produtivas, estas, dentre as florestas inundáveis podem ser as mais ricas em espécies (Junk, 1993; Wittmann *et al.*, 2006; Junk *et al.*, 2011).

Todos os anos essas florestas são submetidas a períodos regulares e sazonais de inundação por aproximadamente 7 meses, como resposta ao pulso de inundação, determinante da riqueza desses habitats (Junk *et al.*, 1989). O padrão de inundação na Amazônia segue uma curva senoidal, indicando anualmente uma fase terrestre e uma fase aquática bem definida nas florestas de várzea (Junk *et al.*, 2010). A amplitude do pulso de inundação pode variar em diferentes rios e em diferentes partes do mesmo rio, mas em média na Amazônia Central a amplitude é de 10 m (Junk, 1989).

De acordo com o gradiente de inundação a várzea pode ser classificada, florística e estruturalmente em várzea baixa e várzea alta, separadas por um nível médio de inundação de aproximadamente 3 m (Wittmann *et al.*, 2002). A composição florística das florestas de várzea está fortemente relacionada com a altura e a duração das inundações anuais e as condições geomorfológicas desse ambiente (Wittmann *et al.*, 2004).

Durante a inundação as trocas gasosas entre a atmosfera e o solo encharcado são prejudicadas porque o solo pode sofrer hipóxia e até anóxia, já que a água ocupa os poros anteriormente cheios de ar. O escasso oxigênio presente é rapidamente consumido pela respiração de microrganismos e pelas raízes (Kozłowski, 1984; Schulze *et al.*, 2005; Bayley-Serres *et al.*, 2012). Essas condições de anóxia do solo inundado podem afetar o crescimento das plantas e sua alocação da biomassa (Pezeshki, 2001; Piedade *et al.*, 2010). Entretanto, as espécies arbóreas das florestas de várzea são altamente tolerantes à inundação, graças à presença de diversas adaptações morfofisiológicas e bioquímicas que podem

minimizar as condições severas decorrentes das cheias dos rios e do déficit de oxigênio a elas associado (Junk, 1989; Kozłowski, 1997; Parolin *et al.*, 2010a; Piedade *et al.*, 2010).

Uma adaptação bioquímica que ocorre nas plantas em ambientes alagados é o desvio da via metabólica aeróbica para uma via anaeróbica, sendo a fermentação a principal via alternativa. A fermentação gera uma baixa produção de energia (ATP) que pode ser compensada pela aceleração da via glicolítica. Isso acarreta a mobilização de carboidratos, necessários para a manutenção do metabolismo sob anóxia (Harborne, 1988; Worbes, 1997; Piedade *et al.*, 2010; Parolin, 2012). Assim, durante o alagamento o metabolismo é mantido pela quebra (hidrólise) e uso das reservas de carboidratos armazenados durante a fase terrestre em órgãos como caule e raiz (Cavalcante *et al.*, 2015).

A fenologia reprodutiva e vegetativa de muitas espécies arbóreas de várzea está sincronizada com as mudanças no nível da água, como é o caso da perda e produção de folhas (Parolin *et al.*, 2010b). Adaptações morfo-anatômicas, como raízes adventícias e lenticelas hipertróficas no caule também são frequentemente descritas como respostas à inundação (Pimenta *et al.*, 1998; Parolin, 2001; Parolin, 2012), encontradas entre as espécies ao longo do gradiente de inundação e também entre diferentes populações de uma mesma espécie (Parolin & Wittmann, 2009; Ferreira *et al.*, 2007).

Para analisar os efeitos da inundação sobre uma dada espécie diversos fatores devem ser considerados, como sua posição original no relevo, o tempo de duração da inundação e a altura da coluna de água (Kozłowski, 1984; Pezeshki, 2001). Outro aspecto de grande importância é a idade das plantas. Muito embora os indivíduos adultos sejam altamente tolerantes ao ambiente das florestas alagáveis da Amazônia (Junk, 1989; Worbes *et al.*, 1992; Schluter & Furch, 1993; De Simone *et al.*, 2003; Parolin *et al.*, 2004; Wittmann *et al.*, 2006; Schöngart, 2010), as plântulas são bem mais sensíveis a essas condições (Klinge *et al.*, 1990; Kozłowski, 1997; Junk & Piedade, 1997), e mais vulneráveis às mudanças ambientais (Ferreira, 2006).

Alguns trabalhos experimentais realizados, a fim de entender melhor os efeitos do alagamento sobre as plântulas de várzea (Parolin, 2001; Waldhoff *et al.*, 2000; Waldhoff *et al.*, 2002; Maurenza *et al.*, 2009) mostraram que a maioria delas

sobrevive a um período de inundação, contudo, os mecanismos de tolerância variam em função do tempo de exposição e a altura da coluna de água (Ferreira *et al.*, 2009a; Ferreira *et al.*, 2009b; Carmo, 2013).

Nas planícies inundáveis dos rios amazônicos a coluna de água pode chegar a 7 metros de altura durante 270 dias por ano (Junk, 1989). Nesse período, as plântulas ficam totalmente submersas (Parolin, 2002; Ferreira, 2006; Oliveira Wittmann *et al.*, 2010). No entanto, dificilmente a submersão será imposta abruptamente no ambiente natural. As plantas são inundadas paulatinamente de acordo com sua posição no gradiente de inundação (Wittmann *et al.*, 2004; Wittmann *et al.*, 2006), com exceção das plântulas de tamanho muito reduzido, recém germinadas (Oliveira Wittmann *et al.*, 2007).

Ao submeter às plântulas à inundação total, ocorre uma abrupta interrupção da interface planta-atmosfera (Maurenza *et al.*, 2009), reduzindo as trocas gasosas, e mudando as condições de luz, o que afeta severamente a fotossíntese (Blom & Voesenek, 1996; Jackson & Colmer, 2005). Porém, é fundamental que a inundação seja detectada pela planta para sua aclimação em tempo hábil (Visser & Voesenek, 2004), permitindo que as primeiras respostas das plântulas a essa condição se manifestem (Kennedy *et al.*, 1992; Pezeshki, 2001; Crawford, 2003). Oliveira Wittmann (2007) submeteu três espécies de várzea baixa à inundação gradativa, o que permitiu às plântulas um período de aclimação à condição experimental imposta, e provavelmente respostas mais próximas àquelas do ambiente natural.

Em condições naturais Schlüter & Furch (1993) monitoraram *Astrocaryum jauari*, observaram que esta espécie apresentou uma redução inicial na taxa de respiração das raízes, mas o consumo de oxigênio voltou a aumentar após um período de 10 a 20 dias de inundação, ou seja, as alterações metabólicas das plantas ocorreram logo no início da inundação.

Em função destas observações, este trabalho visou comparar as respostas morfofisiológicas e bioquímicas de *Vitex cymosa*, uma espécie típica de várzea baixa, tolerante à inundação, conhecida por suas altas taxas de sobrevivência tanto no ambiente natural quanto em experimentos (Parolin, 2001; Oliveira Wittmann *et al.*, 2010), monitorando o período inicial de submersão em duas condições experimentais de inundação, gradativa e abrupta.

2. HIPÓTESES

- a) As plântulas de *Vitex cymosa* sobreviverão às duas condições de inundação impostas;
- b) A inundação gradativa permitirá às plântulas de *V. cymosa* desenvolver respostas morfofisiológicas e bioquímicas mais vantajosas para suportar o período de submersão.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

Avaliar as respostas morfofisiológicas e bioquímicas apresentadas por plântulas de *Vitex cymosa* submetidas à inundação artificial gradativa e abrupta durante 45 dias.

3.2. Objetivos específicos

- Avaliar o crescimento em altura e diâmetro, biomassa, perda e produção de folhas e fluorescência da clorofila *a* das plântulas de *V. cymosa* não inundadas e sob inundação artificial gradativa e abrupta ao longo de 45 dias de experimento.
- Caracterizar a anatomia do caule e da raiz de plântulas de *V. cymosa* dos três tratamentos aos 45 dias de experimento.
- Determinar a ocorrência e o tipo de alterações morfo-anatômicas e fenológicas em plântulas de *Vitex cymosa* dos três tratamentos ao longo de 45 dias de experimento.
- Determinar os teores de açúcares solúveis totais e de amido nos órgãos das plântulas de *V. cymosa* dos três tratamentos durante 45 dias de experimento.
- Avaliar a recuperação, através do crescimento em altura e diâmetro, a produção de folhas e fluorescência da clorofila *a* das plântulas de *V. cymosa* 60 dias após a supressão das condições de inundação.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Coleta de diásporos e obtenção das plântulas

Diásporos de *Vitex cymosa* foram coletados em florestas de várzea entre os meses de julho e agosto de 2013 a cerca de 20 km de Manaus, no lago Camaleão e localidades ao longo do rio Solimões, situadas nos municípios de Iranduba e Careiro da Várzea (S 03°14'15.3" W 059°56'55.9", e S 03°17'24.0" W 060°00'49.3"). A coleta foi feita em quatro indivíduos distintos nos quais os frutos se encontravam maduros e acessíveis durante o período de dispersão.

Todos os frutos coletados tiveram suas sementes retiradas e estas foram homogeneizadas, sendo em seguida feita a semeadura em bandejas germinativas contendo vermiculita. Ao atingir 10 cm de altura as plântulas foram transplantadas individualmente para vasos de polietileno medindo 10 x 12 cm com terra de várzea. Depois de transferidas para vasos, essas plântulas foram mantidas em casa de vegetação. Com um ano de idade as plântulas de *V. cymosa* foram submetidas ao experimento de inundação. O critério utilizado para chamarmos esses indivíduos de plântula foi sua altura, em média 20 cm, na ocasião do início do experimento. Mesmo com um ano de idade esses indivíduos ainda são altamente vulneráveis as mudanças ambientais e podem ser considerados plântulas (Ferreira, 2006).

4.2. Espécie estudada

***Vitex cymosa* Bertero ex Spreng. (Lamiaceae)**

Vitex cymosa é uma espécie arbórea frequente do estrato médio de florestas secundárias de várzea baixa, popularmente conhecida como tarumã. Adultos e plântulas toleram inundações de 5 a 6 m de altura, podendo permanecer 230 dias por ano sob inundação (Wittmann *et al.*, 2004; Oliveira Wittmann *et al.*, 2010). A base do tronco é levemente digitada; a planta possui folhas opostas, palmadas com cinco folíolos, suas flores são de azuis a roxas e zigomórficas. A floração na várzea ocorre durante o pico da cheia e os frutos são pirênios, contendo várias sementes, roxos a pretos quando maduros e medem cerca de 2,5 cm. Os frutos são comestíveis ou fermentados para produzir vinho, mas raramente consumidos pelos habitantes da várzea na Amazônia Central; onde são comumente usados como isca de peixe. A madeira é utilizada para construção civil. *Vitex cymosa* também ocorre

em outras regiões e é utilizada como ornamental em algumas cidades do sudeste brasileiro (Wittmann *et al.*, 2010).

4.3. Experimento de inundação

O experimento foi realizado nas dependências do grupo MAUA no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Foram feitos três tratamentos, com 15 plântulas por tratamento: a) sem inundação, com uma rega diária, b) inundação gradativa, colocando-se 5 cm de água por dia até a total submersão, que ocorreu no décimo dia e c) inundação abrupta, submersão súbita e total das plântulas desde o primeiro dia de experimento (figura 1). Para os dois tratamentos de inundação foram utilizados seis tanques plásticos de 20 litros de capacidade, em cada um dos quais foram colocadas cinco plântulas. As plantas não inundadas foram acomodadas em uma bancada próxima aos tanques. Cada vaso foi considerado uma unidade amostral. Semanalmente durante o período amostral mediu-se nos tanques o pH, a temperatura (°C) e o teor de oxigênio dissolvido da água (mg/L).

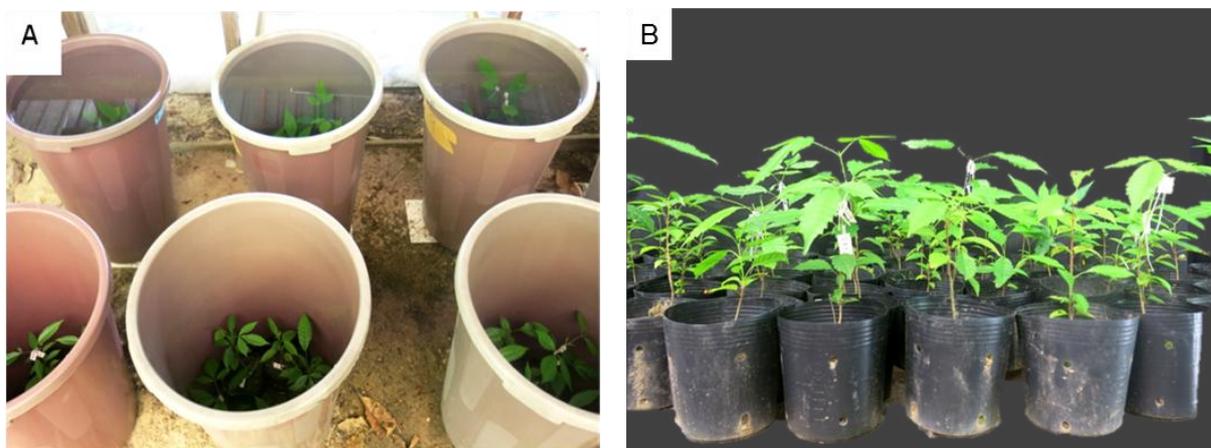


Figura 1. A) plântulas nos tratamentos de inundação artificial. Inundação gradativa, submersão gradual das plântulas e inundação abrupta, plântulas completamente submersas. **B)** plântulas no tratamento sem inundação.

Outros experimentos de inundação artificial (Parolin, 2001; Waldhoff *et al.*, 2002; Ferreira *et al.*, 2009a) chamam de inundação total o tratamento onde as plantas são completamente submersas subitamente desde o primeiro dia. O mesmo ocorre com as plântulas sob inundação abrupta nesse experimento. No entanto,

utilizou-se o termo inundação abrupta porque os dois tratamentos de inundação artificial realizados neste estudo levaram à submersão total das plântulas.

4.4. Crescimento, número de folhas, fluorescência da clorofila a

Alguns parâmetros não destrutivos foram mensurados semanalmente em três plântulas previamente marcadas de cada tratamento. O crescimento em altura foi medido a partir do comprimento do caule em cm, desde a região do colo até o ápice caulinar com auxílio de fita métrica e o diâmetro do colo caulinar (DCC) medido com auxílio de um paquímetro em mm. Também foram monitoradas nessas três plântulas, a perda e a produção de folhas e medida a eficiência quântica do photossistema II (Fv/Fm) com o auxílio de um fluorômetro Mini-PAM II (Walz, Effeltrich, Alemanha), após submeter a lâmina foliar a 20 minutos no escuro.

4.4.1 Recuperação

Após o término da inundação os seis indivíduos que restavam nos tanques foram colocados nas mesmas condições em que se encontravam as plântulas sem inundação, em bancada ao lado dos tanques. Esses indivíduos foram acompanhados por mais 60 dias com rega diária avaliando-se o crescimento, número de folhas e fluorescência da clorofila a como recuperação dessas plântulas em comparação àquelas do tratamento sem inundação.

4.5. Biomassa

Para análise de biomassa, três plântulas por tratamento, uma por tanque, foram coletadas a cada 1, 2, 7 e 45 dias após o início da inundação. Essas plântulas coletadas foram segmentadas em raiz, caule e folhas, pesadas em balança analítica AG 200 (Gehaka, São Paulo, Brasil) com precisão de 0,0001g e em seguida colocadas em sacos de papel devidamente etiquetados. Após a determinação da massa fresca, as plântulas foram secas em estufa de ventilação forçada UW 2000, (Heraeus Instruments, Hanau, Alemanha) a 75° C por 72 horas e pesadas novamente para determinar a massa seca em g. O cálculo da biomassa total de cada plântula foi feito a partir do somatório da massa seca de cada órgão. Com base nos dados de massa seca foram calculadas as taxas de crescimento relativo (TCR)

em cada tratamento, através da equação $TCR = (\ln M2 - \ln M1) / (T2 - T1)$ onde M1 e M2, correspondem às massas secas no início e no final do experimento, respectivamente e T2 - T1 correspondem ao período de tempo em dias dos tratamentos (Hunt, 1990).

4.6. Anatomia

A anatomia do caule e da raiz foi analisada a partir de três plântulas por tratamento aos 45 dias de experimento. Aos 45 dias a maioria das plântulas perdeu suas folhas, por isso não foram realizadas análises anatômicas nas folhas. As amostras foram coletadas da base do caule e região distal da raiz principal, fixadas em FAA 70 (formaldeído, ácido acético glacial e álcool etílico 70%) por 72 horas e conservadas em álcool etílico 70%.

As análises anatômicas foram realizadas no Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF) da Universidade Federal do Amazonas (UFAM). Os cortes foram feitos em plano transversal utilizando-se lâmina de aço inoxidável e micrótomo de mesa LPC (Rolemberg & Bhering comércio e importação LTDA, Belo Horizonte, Brasil). Posteriormente os tecidos foram clarificados com hipoclorito de sódio comercial até total despigmentação, lavados com água destilada e neutralizados com água acética. A coloração foi realizada com Safrablau (Johansen, 1940) e a montagem do material foi feita em lâminas e lamínulas com gelatina glicerinada. Foram realizados testes histoquímicos para detecção de grãos de amido, compostos fenólicos gerais e proteínas totais seguindo as metodologias descritas em Kraus & Arduin (1997).

As visualizações, análises e fotografias foram realizadas com auxílio de microscópio óptico Primo Star (Zeiss, Thornwood, EUA) e fotografadas com câmera fotográfica Power Shot A650 IS (Canon, Tóquio, Japão) acoplada ao microscópio. Medidas do diâmetro dos elementos de vaso, espessura do xilema e do floema do caule e da raiz foram feitas com o auxílio do programa ANATI QUANTI (Aguiar *et al.*, 2007).

4.7. Análise de carboidratos

O material coletado ao longo do experimento utilizado para determinar a biomassa foi transportado para o laboratório de Fisiologia do Estresse na

Universidade de Brasília (UnB), para a realização da coleta de dados bioquímicos. No laboratório, o material foi congelado em nitrogênio líquido, macerado manualmente com auxílio de cadinho e liofilizado.

Para extração dos açúcares solúveis totais, 10 mg de cada amostra foi submetida a quatro extrações com 500 µL de etanol 80% (v/v), incubada em banho-maria a 80 °C por 20 minutos. Após cada extração a mistura foi centrifugada e o sobrenadante coletado para dosagem de açúcares solúveis totais em espectrofotômetro a um comprimento de onda de 490 nm (Dubois *et al.*, 1956) com curva padrão de glicose.

O amido foi extraído com base no método enzimático descrito por Amaral *et al.*, (2007). O resíduo da extração etanólica foi seco em *speedvac* e após a secagem, adicionados 500 µL de α-amilase termoestável (120 U.mL⁻¹). As amostras foram incubadas a 75 °C por 30 minutos em duas repetições. Em seguida foram adicionados 400 µL de amilogucosidase (30 U.mL⁻¹) e novamente incubadas por 30 minutos a 50 °C, duas vezes. As amostras foram submetidas à quantificação colorimétrica em leitor de placas Elisa (Molecular Devices, Sunnyvale, USA) a um comprimento de onda de 505 nm com curva padrão de glicose.

4.8. Análise Estatística

A análise estatística dos dados obtidos foi realizada comparando os valores de cada variável avaliada entre os tratamentos: sem inundação, inundação gradativa, inundação abrupta e também ao longo do tempo através da análise de variância (ANOVA). Para comparação entre as médias dos fatores obtidos foi utilizado o teste Tukey a 5% de probabilidade com auxílio dos programas SYSTAT 10.2 e PAST.

5. RESULTADOS

Os dados físicos e químicos da água medidos nos tanques de inundação estão na tabela 1. O pH da água utilizada durante o experimento era ácido e variou entre 5,3 e 5,7. A temperatura da água foi em média 28,0 °C ± 0,8 nos tanques com inundação gradativa e 27,9 °C ± 0,7 nos tanques de inundação abrupta. O teor de

oxigênio dissolvido na água dos tanques foi em média de 5,4 mg/L \pm 0,7 nos dois tratamentos de inundação. (tabela 1).

Tabela 1. Valores médios das medidas físicas e químicas da água realizada nos tanques de experimento. **I.G** = inundação gradativa **I.A** = inundação abrupta. \pm desvio padrão.

Parâmetros	pH		Temperatura (°C)		Oxigênio Dissolvido (mg/L)	
	I.G	I.T	I.G	I.T	I.G	I.T
tempo (dias)						
1	5,3 \pm 0,04	5,4 \pm 0,1	27,1 \pm 0,1	27,1 \pm 0,1	6,95 \pm 0,5	6,31 \pm 0,3
10	5,1 \pm 0,1	5,4 \pm 0,0	28,7 \pm 0,1	28,5 \pm 0,2	5,27 \pm 0,7	4,35 \pm 0,4
15	5,4 \pm 0,1	5,4 \pm 0,3	28,1 \pm 0,1	27,6 \pm 0,1	4,74 \pm 0,3	4,6 \pm 0,3
25	5,3 \pm 0,1	5,4 \pm 0,0	28,4 \pm 0,5	28,5 \pm 0,6	4,95 \pm 0,2	5,08 \pm 1,0
35	5,6 \pm 0,1	5,3 \pm 0,0	28,6 \pm 0,1	28,4 \pm 0,2	5,15 \pm 0,3	5,09 \pm 0,1
45	5,7 \pm 0,1	5,7 \pm 0,0	26,9 \pm 0,1	27,1 \pm 0,3	5,57 \pm 0,3	5,22 \pm 0,4

5.1. Crescimento

5.1.1 Altura

O crescimento em altura das plântulas de *Vitex cymosa*, sob inundação, estacionou quando comparado ao das plântulas sem inundação (figura 2). Não foram encontradas diferenças significativas ($p \leq 0,05$) nos valores entre os tratamentos e ao longo do tempo de experimento.

Apesar disso, é possível observar que as plântulas sob inundação gradativa continuaram crescendo até o 10º dia de experimento, enquanto não estavam totalmente submersas (figura 2). O comprimento médio no início e no final do experimento foi de 18,2 e 18,8 cm, respectivamente. No tratamento de inundação abrupta as plântulas praticamente cessaram o crescimento durante os 45 dias de submersão, com valores médios de comprimento de 20,2 cm no início e 20,3 cm ao final do experimento. Já as plântulas que não estiveram inundadas mantiveram um

crescimento médio constante, apresentando 20 cm no início do experimento e alcançando 22 cm aos 45 dias.

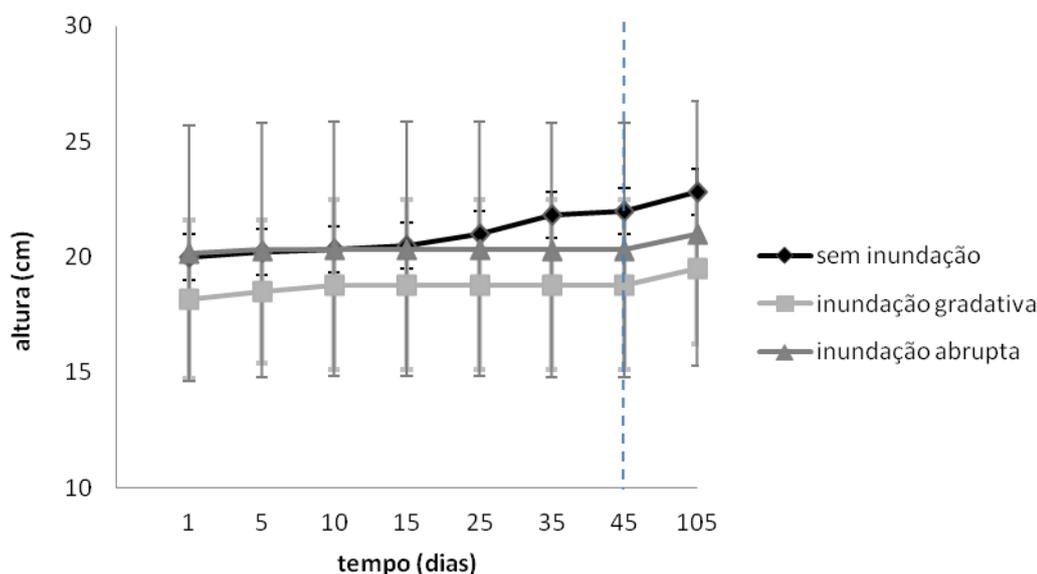


Figura 2. Valores médios da altura em cm de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. A linha pontilhada indica o fim do período de inundação.

No período de recuperação as plântulas voltaram a crescer em altura, embora sem diferença significativa entre os tratamentos. Sessenta dias após o final do alagamento, aos 105 dias de experimento, as plântulas de *Vitex cymosa* de todos os tratamentos (inundação gradativa, abrupta e sem inundação) cresceram, em média, cerca de 3%.

5.1.2 Diâmetro do caule

O crescimento do caule em diâmetro foi baixo durante os 45 dias de experimento em todos os tratamentos (figura 3) e não houve diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos e ao longo do tempo de experimento. As plântulas inundadas gradativamente tiveram um aumento discreto no início do experimento, antes de ficarem completamente submersas, e depois mantiveram um valor de aproximadamente 0,3 mm, em média, até o final da inundação. As plântulas inundadas abruptamente também mantiveram o crescimento praticamente nulo durante o experimento aumentando apenas 0,04 mm de diâmetro do caule no início do experimento. As plântulas sem inundação aumentaram o diâmetro do caule em média 0,2 mm de diâmetro, no início do experimento e 0,4 mm no final.

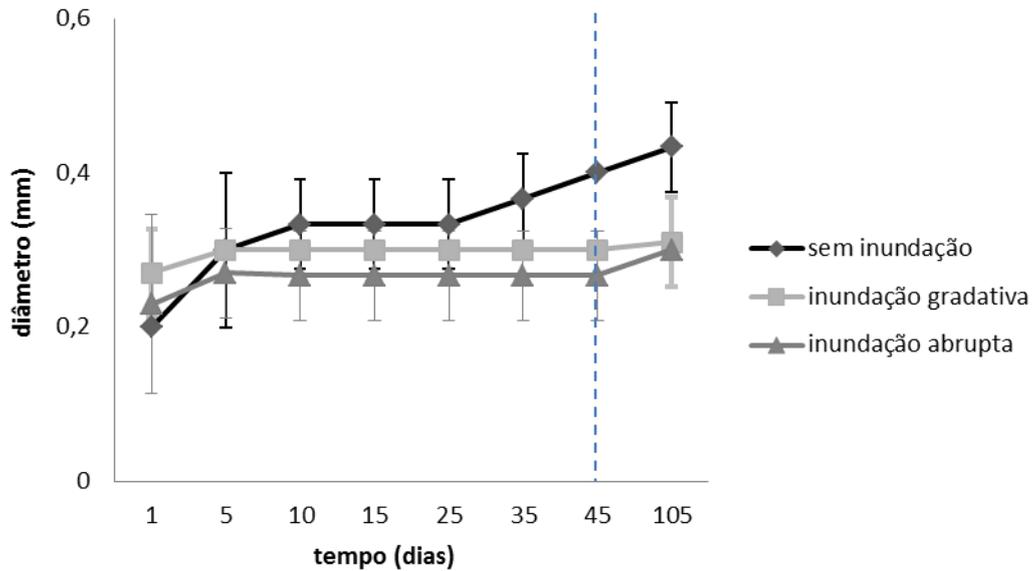


Figura 3. Valores médios do diâmetro do caule em mm de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. A linha pontilhada indica o fim do período de inundação

5.2. Número de folhas

Ao longo do experimento as plântulas perderam gradualmente suas folhas; as plântulas sob inundação gradativa e abrupta tinham no início do experimento, 14 e 10 folhas e no final da inundação 2 e 3 folhas respectivamente (figura 4).

O número de folhas das plântulas sem inundação variou de 14 a 12 durante o experimento. Em média, foi significativamente maior ($p \leq 0,05$) nas plântulas sem inundação em comparação com aquelas inundadas. Durante a recuperação as plântulas sem inundação perderam uma média de cinco folhas ao longo de 60 dias. Já plântulas antes abruptamente inundadas apresentaram uma média de duas novas folhas no mesmo período, mas esses valores não foram significativos. Plântulas provenientes do tratamento de inundação gradativa aumentaram significativamente ($p \leq 0,05$) o número de folhas durante a recuperação, com uma média de nove folhas a mais do que tinham no final da inundação (figura 4).

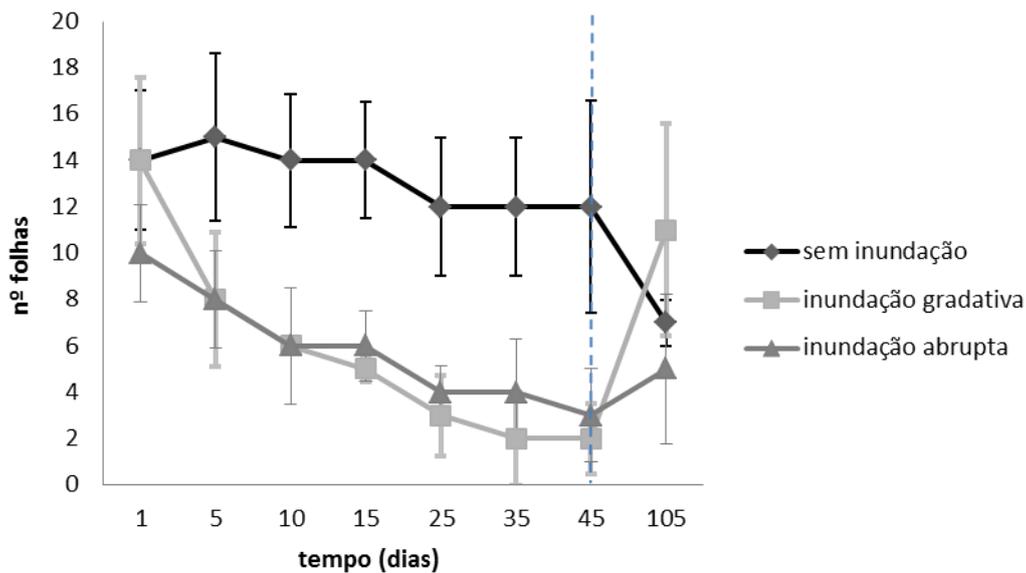


Figura 4. Valores médios do número de folhas de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. \pm desvio padrão. A linha pontilhada indica o fim do período de inundação.

5.3. Fluorescência da clorofila *a*

A eficiência quântica (F_v/F_m) das plântulas sem inundação mostrou valores médios entre 0,80 e 0,83 durante todo o experimento. As plântulas inundadas (gradativa e abruptamente) apresentaram uma diminuição significativa ($p \leq 0,05$) nos valores da eficiência quântica aos 45 dias quando comparados aos dias iniciais de experimento (figura 5). Os valores médios nesse dia foram de 0,74 para inundação gradativa e 0,71 para inundação abrupta. Na recuperação os valores médios das plântulas antes inundadas foram próximos a 0,82 assim como nas plântulas sem inundação.

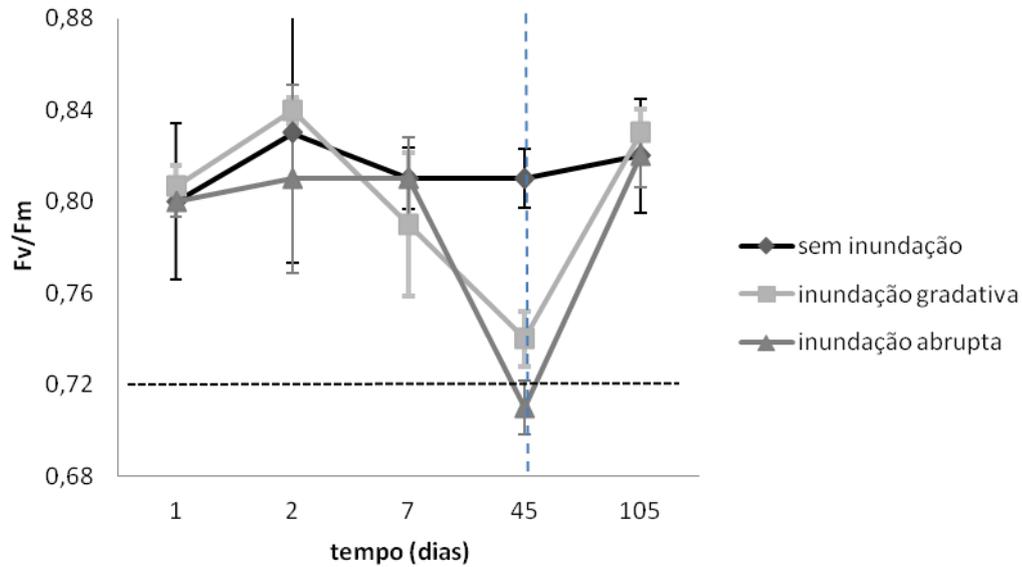


Figura 5. Eficiência quântica (F_v/F_m) de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. \pm desvio padrão. A linha azul indica o fim do período de inundação. Valores abaixo da linha preta indicam fotoinibição (Bolhár-Nordenkamp & Oqüist, 1993).

5.4. Biomassa

Aos 45 dias de experimento houve diminuição significativa ($p \leq 0,05$) nos valores de biomassa total nas plântulas inundadas abruptamente em relação às plântulas sem inundação (tabela 2). Nos demais dias não houve diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos e ao longo dos dias de experimento.

Tabela 2. Valores médios da biomassa total (g) de plântulas de *Vitex cymosa* em 45 dias de experimento, sob diferentes tratamentos de inundação. \pm desvio padrão.

Biomassa total (g)				
	1 dia	2 dias	7 dias	45 dias
sem inundação	3,83 \pm 0,33 a	3,52 \pm 0,25 a	3,74 \pm 0,08 a	4,50 \pm 0,86 a
inundação gradativa	3,53 \pm 0,34 a	3,65 \pm 0,21 a	4,63 \pm 1,13 a	3,03 \pm 0,49 ab
inundação abrupta	3,72 \pm 0,44 a	3,24 \pm 0,15 a	3,57 \pm 0,10 a	2,63 \pm 0,78 b

Na mesma coluna= médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia.

A taxa de crescimento relativo (TCR) foi significativamente ($p \leq 0,05$) diferente entre as plântulas sem inundação e sob inundação abrupta (figura 6).

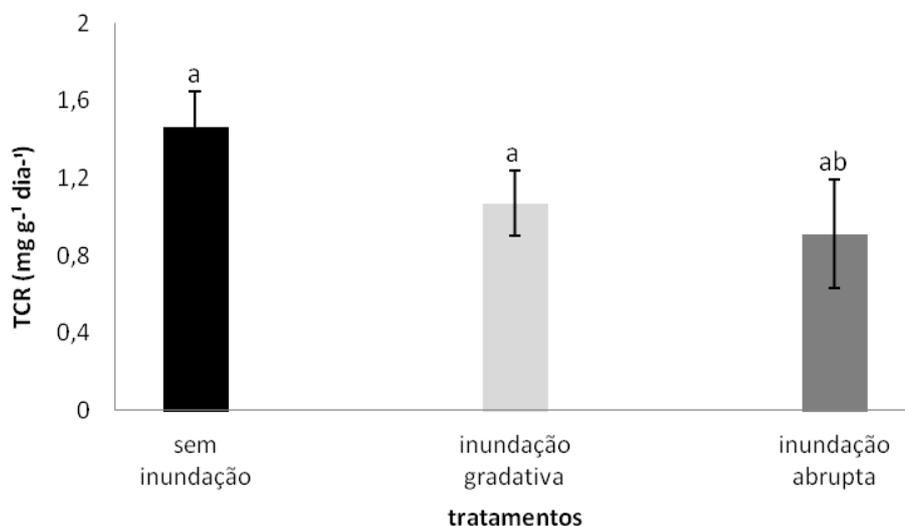


Figura 6. Valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) de *Vitex cymosa* ao longo do experimento. \pm desvio padrão.

As plântulas sem inundação apresentaram um acréscimo significativo ($p \leq 0,05$) de biomassa no caule e na raiz ao longo do tempo, mas essa diferença significativa não ocorreu na alocação de biomassa (caule e raízes) das plântulas sob inundação gradativa e abrupta. Nas plântulas inundadas abruptamente foi observada uma tendência à diminuição nos valores médios de biomassa comparando-se o último e o primeiro dia de inundação (tabela 3). Não houve diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos.

Tabela 3. Valores médios da biomassa em cada parte (g) das plântulas de *Vitex cymosa* em 45 dias de experimento, sob diferentes tratamentos de inundação. \pm desvio padrão.

	1 Dia	2 Dias	7 Dias	45 Dias
Raiz(g)				
não inundada	1,05 \pm 0,07*	1,15 \pm 0,02*	1,12 \pm 0,03	1,41 \pm 0,20*
inundação gradativa	1,14 \pm 0,12	1,19 \pm 0,01	1,40 \pm 0,38	1,11 \pm 0,11
inundação abrupta	1,25 \pm 0,25	1,10 \pm 0,07	1,19 \pm 0,02	1,12 \pm 0,07
Caule (g)				
não inundada	1,01 \pm 0,09*	1,14 \pm 0,12	1,25 \pm 0,04	1,52 \pm 0,34*
inundação gradativa	1,14 \pm 0,11	1,20 \pm 0,07	1,39 \pm 0,43	1,19 \pm 0,09
inundação abrupta	1,20 \pm 0,12	1,04 \pm 0,06	1,22 \pm 0,05	1,11 \pm 0,08
Folha (g)				
não inundada	1,77 \pm 0,41	1,23 \pm 0,16	1,37 \pm 0,09	1,57 \pm 0,02
inundação gradativa	1,26 \pm 0,13	1,26 \pm 0,13	1,84 \pm 0,46	1,09 \pm 0,03
inundação abrupta	1,27 \pm 0,08	1,09 \pm 0,06	1,16 \pm 0,05	-

Na mesma linha = médias seguidas de * mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os dias no referente tratamento.

5.5. Anatomia do caule e raiz

As plântulas já apresentavam crescimento secundário quando submetidas à inundação. No caule, o diâmetro dos elementos de vaso não foi significativamente diferente ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos. No entanto, a espessura do xilema secundário foi em média menor nas plântulas sob inundação abrupta (tabela 4). A periderme teve mais camadas celulares organizadas nas plântulas sem inundação (figura 7 A) e foi perceptível a formação de esclereídes no floema e na periderme de todas as plântulas sem inundação (figura 7 A), o que foi visualizado apenas em algumas plântulas submetidas aos tratamentos de inundação. Não foi possível

observar lenticelas até os 45 dias de monitoramento em qualquer um dos tratamentos (figura 11).

Na raiz, o floema secundário das plântulas inundadas abruptamente foi compactado (figura 8) e significativamente ($p \leq 0,05$) menor quando comparado às plântulas sem inundação (tabela 4). Além disso, as plântulas sob inundação abrupta tinham a espessura (mm) do xilema secundário, em média, menor em comparação com as plântulas dos outros tratamentos (tabela 4). Não houve a formação de aerênquima em qualquer dos tratamentos (figura 8).

Tabela 4. Valores em média das medidas dos tecidos em secções transversais do caule e raiz de plântulas de *Vitex cymosa* aos 45 dias de experimento, em diferentes tratamentos. \pm desvio padrão.

Medidas	Tratamentos		
	sem inundação	inundação gradativa	inundação abrupta
Espessura do xilema secundário do caule (mm)	4,46 \pm 1,57	3,16 \pm 0,67	2,33 \pm 0,62
Diâmetro dos elementos de vaso no caule (μ m)	103,1 \pm 14,0	104,9 \pm 20,9	100,2 \pm 21,3
Espessura do xilema secundário da raiz (mm)	3,63 \pm 1,18	3,36 \pm 0,51	1,60 \pm 0,65
Espessura do floema secundário da raiz (mm)	0,67 \pm 0,16 *	0,46 \pm 0,07	0,28 \pm 0,02 *

Na mesma linha * mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos.

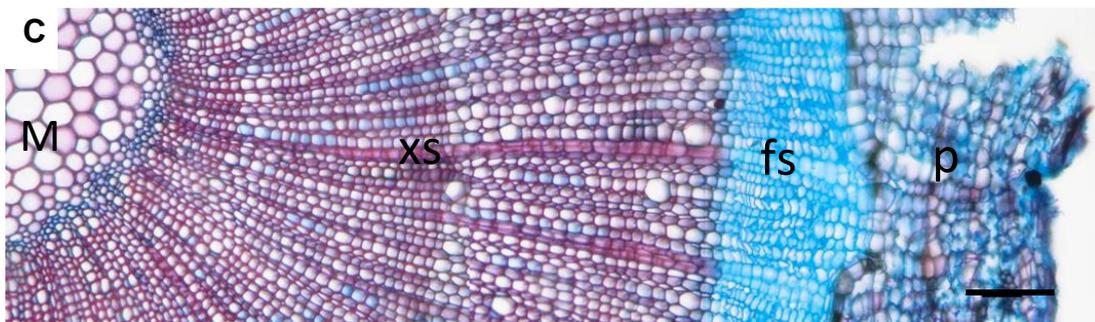
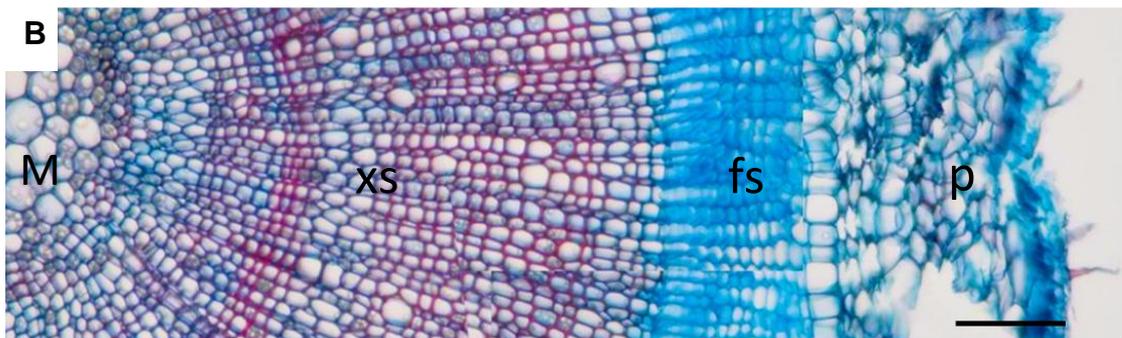
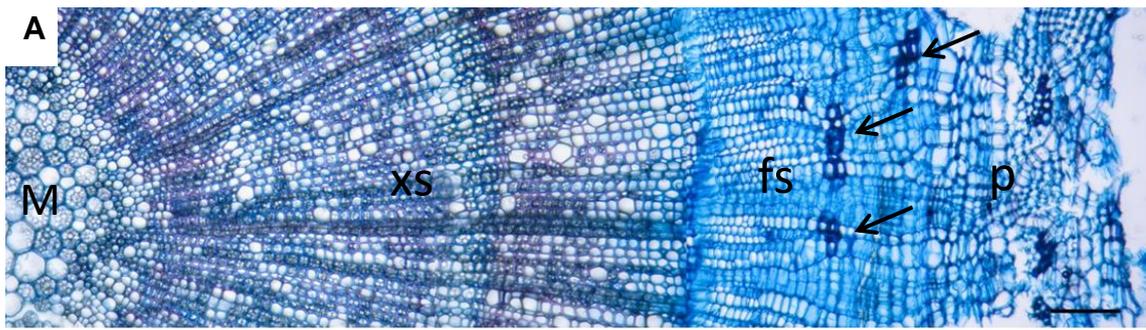


Figura 7. Cortes transversais do caule de *Vitex cymosa*, **A)** plântula sem inundaç o, **B)** plântula sob inundaç o gradativa e **C)** plântula inundada abruptamente aos 45 dias de experimento. **p** = periderme, **fs** = floema secund rio, **xs** = xilema secund rio, **M** = medula, **setas** = tecido esclerenquim tico. Barra = 200 μ m.

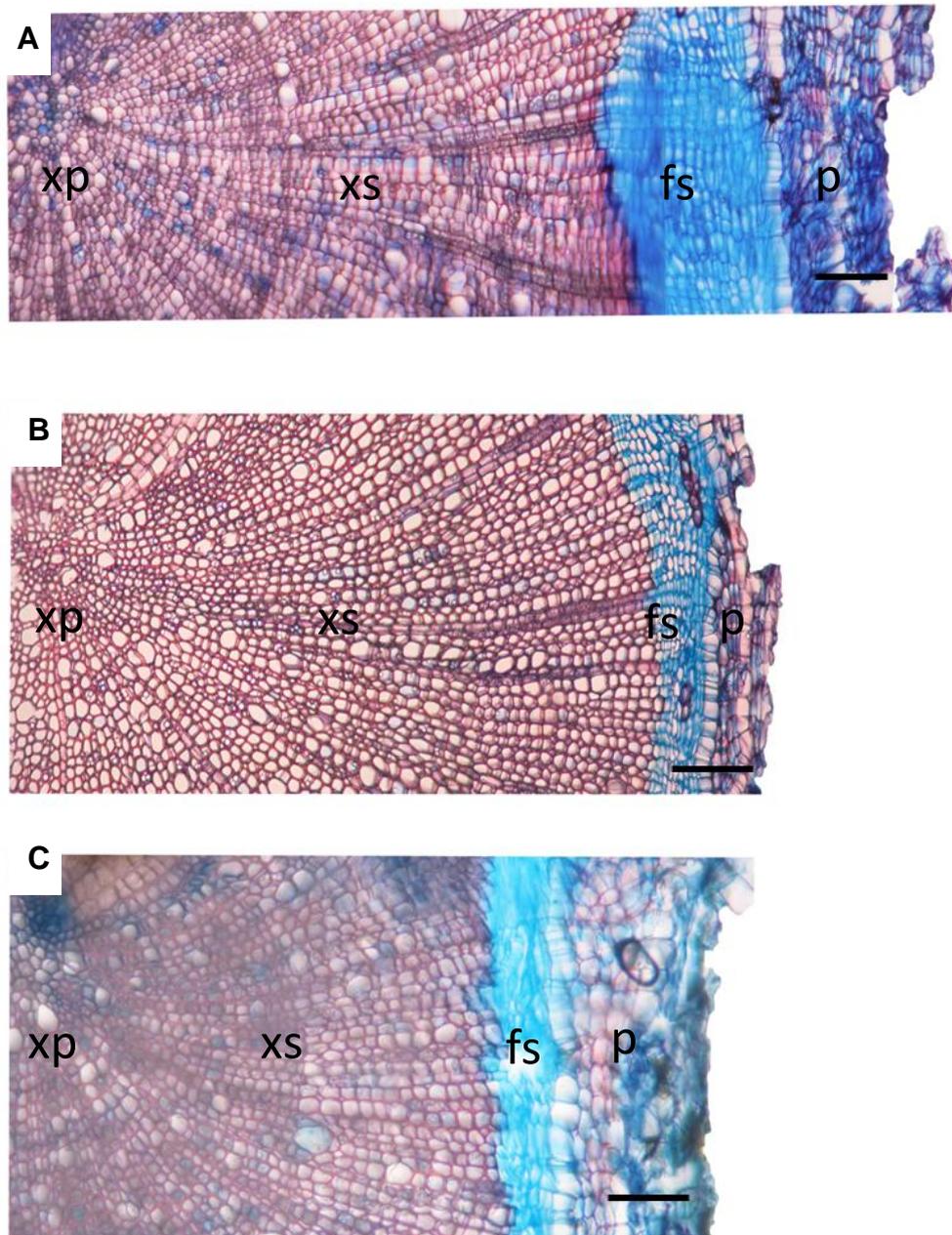


Figura 8. Cortes transversais da raiz de *Vitex cymosa*, **A)** plântula sem inundação, **B)** plântula sob inundação gradativa e **C)** plântula inundada abruptamente aos 45 dias de experimento. **p** = periderme, **fs** = floema secundário, **xs** = xilema secundário, **xp** = xilema. Barra = 200 μm .

5.6. Testes histoquímicos

Os testes histoquímicos demonstraram a presença de amido tanto no caule quanto na raiz de *Vitex cymosa* em todos os tratamentos aos 45 dias de inundação. É possível verificar uma quantidade menor de grãos de amido no caule das plântulas inundadas abruptamente em relação à raiz (figura 9). Os testes histoquímicos foram negativos para compostos fenólicos gerais de reserva e proteínas totais (tabela 5), porém a reação é positiva nos tecidos secundários caracterizando a possível presença de compostos fenólicos estruturais.

Tabela 5. Testes histoquímicos em plântulas de *Vitex cymosa* aos 45 dias de experimento.

Substância	Amido	Compostos fenólicos	Proteína
sem inundação			
Caule	++	-	-
Raiz	++	-	-
inundação gradativa			
Caule	++	-	-
Raiz	++	-	-
inundação abrupta			
Caule	+	-	-
Raiz	++	-	-

Reação negativa (-); moderado positivo (+); fortemente positivo (++)

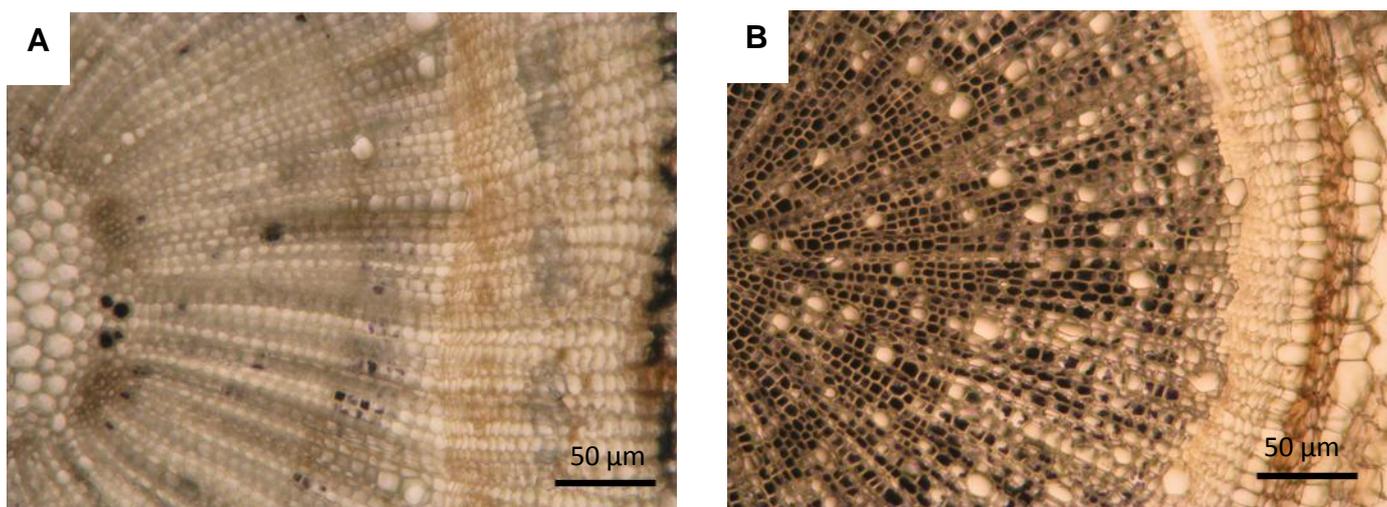


Figura 9. Teste histoquímico de amido em plântulas de *Vitex cymosa* sob inundação abrupta aos 45 dias de experimento. Presença de grãos de amido (coloração roxa) no caule (A) e na raiz (B). Barra= 50 µm.

5.7. Teores de amido

Os teores de amido nas folhas aumentaram significativamente ($p \leq 0,05$) nas plântulas sem inundação aos 45 dias de experimento, um valor médio de 59,87 $\mu\text{g}/\text{mg}$. No tratamento de inundação gradativa e inundação abrupta também foi possível medir um aumento discreto nos teores de amido ao longo do experimento, porém esses valores não foram significativos (figura 10). Mesmo ocorrendo aumento, os teores de amido nas folhas foram os menores observados quando comparados aos teores de amido no caule e raiz das plântulas do experimento (figura 11 e 12).

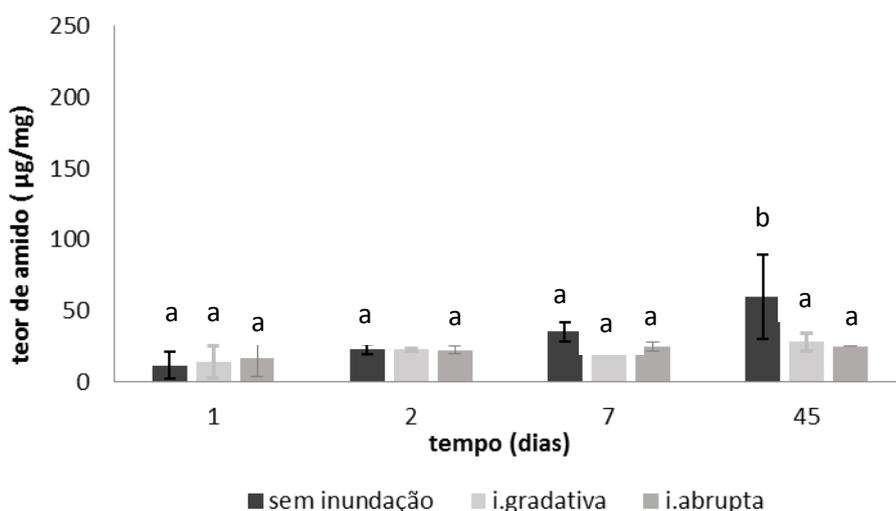


Figura 10. Teor de amido nas folhas de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia.

O teor de amido no caule variou a cada coleta em todos os tratamentos (figura 11). Não foram encontradas diferenças significativas dentro dos tratamentos ao longo do experimento, mas foi possível observar que o teor de amido nas plântulas sem inundação diminuiu no segundo dia de experimento (47,51 $\mu\text{g}/\text{mg}$), e depois tendeu a crescer até os 45 dias (116,49 $\mu\text{g}/\text{mg}$). No tratamento de inundação gradativa o teor de amido aumentou cerca de 50% no segundo dia de experimento (131,91 $\mu\text{g}/\text{mg}$) e cerca de 95% aos 45 dias, sendo essa a maior concentração média observada nesse tratamento (168,12 $\mu\text{g}/\text{mg}$). As plântulas inundadas abruptamente aumentaram os teores de amido no sétimo dia de inundação (128,20

$\mu\text{g}/\text{mg}$) e depois diminuíram consideravelmente aos 45 dias de experimento ($27,22 \mu\text{g}/\text{mg}$).

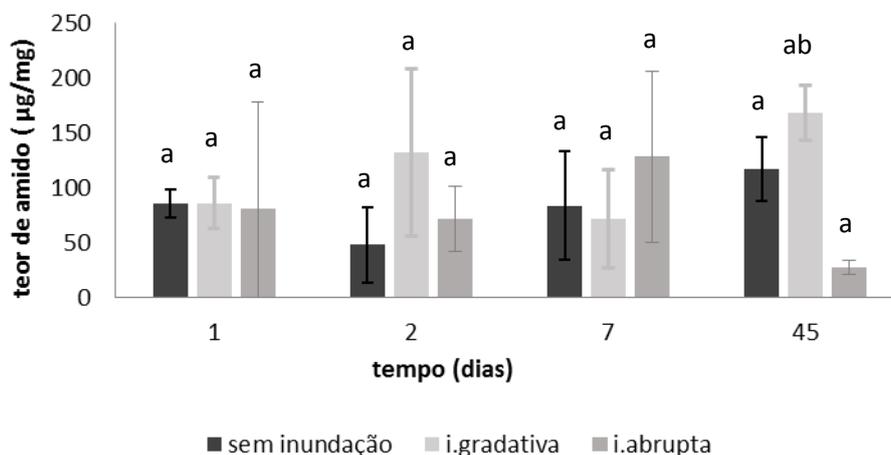


Figura 11. Teor de amido no caule de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia.

Aos 45 dias de experimento houve diferença significativa ($p \leq 0,05$) nos teores de amido no caule entre as plântulas sob inundação gradativa e inundação abrupta (figura 11), e esses teores foram significativamente menores em plântulas inundadas abruptamente quando comparados às plântulas sem inundação.

Na raiz não foram observadas alterações significativas em função do tratamento ao longo do tempo de experimento. Nas plântulas sem inundação ocorreu uma diminuição até o sétimo dia ($78,24 \mu\text{g}/\text{mg}$) e um aumento aos 45 dias de experimento ($120,37 \mu\text{g}/\text{mg}$). Na inundação gradativa ocorreu um aumento de 81% no segundo dia de experimento em relação ao primeiro, uma diminuição no sétimo dia e aos 45 dias foram observadas concentrações de amido equivalentes ($101,99 \mu\text{g}/\text{mg}$) àquelas do primeiro dia de inundação (figura 12). O teor de amido na raiz de plântulas inundadas abruptamente diminuiu de um valor médio de $99,45 \mu\text{g}/\text{mg}$ no início do experimento para $63,40 \mu\text{g}/\text{mg}$ ao final, sendo esse o menor teor de amido observado em comparação aos outros tratamentos aos 45 dias de experimento.

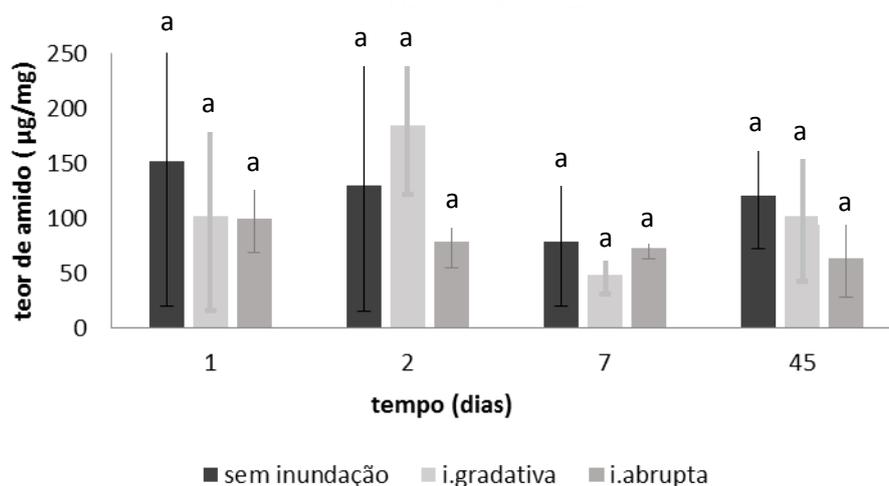


Figura 12. Teor de amido na raiz de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. M dias seguidas de letras diferentes mostram diferen a significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia.

5.8. Teores de a uc ares sol veis totais (AST)

Nas pl ntulas sem inunda o os AST nas folhas tiveram uma diminui o significativa no segundo e no s timo dia de experimento, e um aumento significativo ($p \leq 0,05$) aos 45 dias. J  as pl ntulas inundadas gradativamente tenderam a diminuir os teores de AST nas folhas sendo essa redu o significativa aos 45 dias de experimento ($p \leq 0,05$), em compara o  s pl ntulas sem inunda o (figura 13).

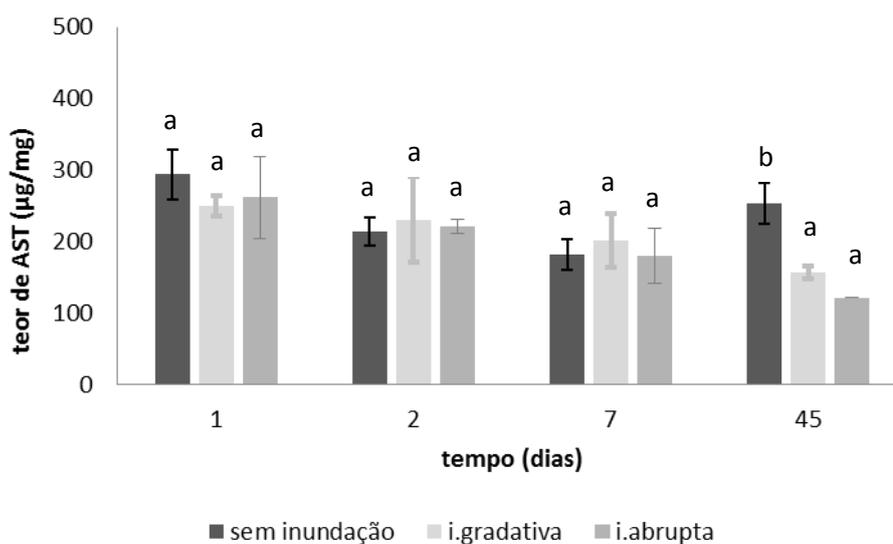


Figura 13. Teor de a uc ares sol veis totais (AST) nas folhas de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. M dias seguidas de letras diferentes mostram diferen a significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia.

As plântulas inundadas abruptamente não apresentaram diferenças significativas nos teores de AST nas folhas ao longo do experimento, mas os teores médios diminuíram nos sete primeiros dias de experimento (figura 13). Aos 45 dias, a maioria dessas plântulas perdeu as folhas.

Os teores de AST no caule diminuíram no segundo e sétimo dia e os maiores valores médios foram medidos aos 45 dias de experimento (212,33 $\mu\text{g}/\text{mg}$) nas plântulas sem inundação. No tratamento de inundação gradativa os teores de AST no caule não variaram significativamente, com uma média de 142,42 $\mu\text{g}/\text{mg}$ no início do experimento e 166,49 $\mu\text{g}/\text{mg}$ ao final (figura 14).

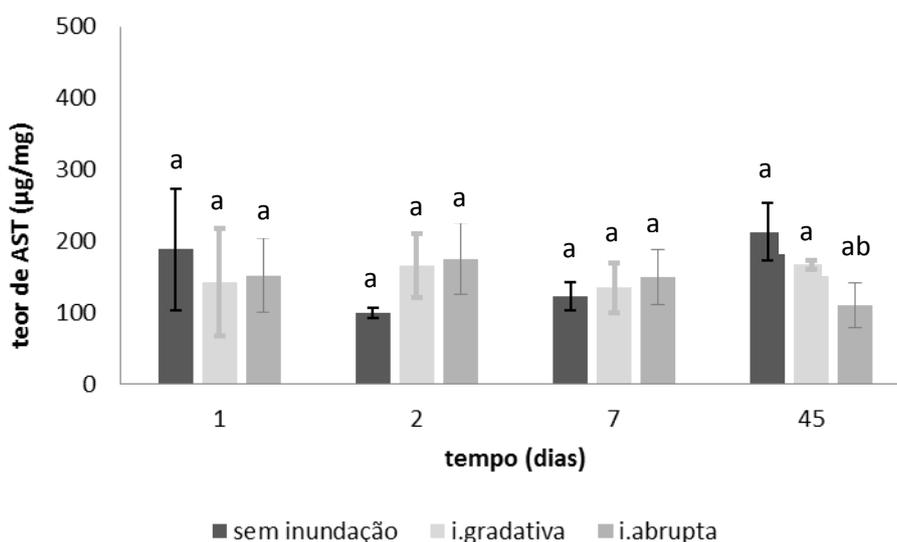


Figura 14. Teor de açúcares solúveis totais (AST) no caule de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. Médias seguidas de letras diferentes mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos no mesmo dia.

Os AST no caule de plântulas sob inundação abrupta não variaram significativamente ao longo do tempo de experimento (figura 14), mas houve uma diferença significativa ($p \leq 0,05$) aos 45 dias, em comparação às plântulas não inundadas. Nesse dia, as plântulas abruptamente inundadas apresentaram os menores teores de AST (109,90 $\mu\text{g}/\text{mg}$).

As plântulas sem inundação diminuíram os AST na raiz no segundo e sétimo dia e alcançaram os maiores valores médios aos 45 dias de experimento (figura 15). Na raiz os valores de AST não variaram de forma significativa nas plântulas inundadas gradativamente ao longo do tempo. Ao término dos 45 dias de

inundação, os valores estavam similares aos encontrados no primeiro dia, 135,41 e 138,46 µg/mg, respectivamente. As plântulas sob inundação abrupta mostraram uma redução significativa ($p \leq 0,05$) aos 45 dias de inundação em comparação ao primeiro dia (figura 14).

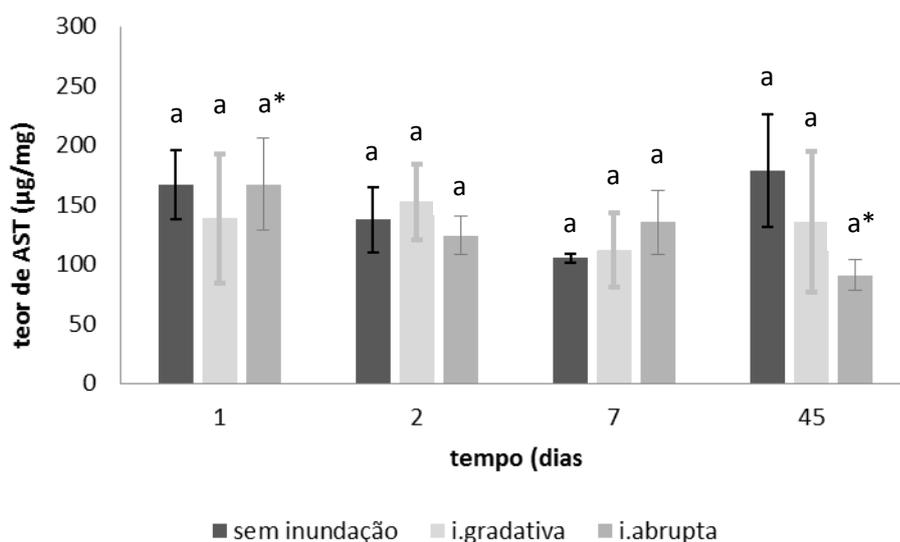


Figura 15. Teores de açúcares solúveis totais (AST) na raiz de *Vitex cymosa* ao longo de 45 dias de experimento. * mostram diferença significativa ($p \leq 0,05$) no mesmo tratamento ao longo do tempo.

6. DISCUSSÃO

6.1. Propriedades físicas e químicas da água nos tanques de inundação

No ambiente de várzea normalmente o pH da água é próximo a neutro (Prance, 1979; Furch, 1984). Porém, nos tanques do experimento o pH da água, ao contrário do ambiente em que foram coletadas as sementes destas plântulas, foi ácido. A espécie *Vitex cymosa* além de ocorrer na várzea baixa também pode ser encontrada nos rios de água preta onde o pH é ácido (Worbes, *et al.*, 1992). Assim, a acidez da água provavelmente não é uma condição desfavorável para essas plântulas. A temperatura da água nos tanques não diferiu significativamente da temperatura dos rios, onde o volume de água é maior e a correnteza intensa (Sioli, 1985). Já o teor de oxigênio dissolvido encontrado na água dos tanques foi maior quando comparado aos rios de água branca e água preta. No entanto, não houve

diminuição significativa nos teores de oxigênio dissolvido na água ao longo do experimento. Dificilmente o oxigênio dissolvido na água estava disponível e poderia ser utilizado pelas plântulas, já que, a difusão da partícula de oxigênio é cerca de 10.000 vezes menor na água do que no ar (Armstrong, 1979).

6.2. Respostas à inundação: crescimento, biomassa, número de folhas e fluorescência da clorofila a.

6.2.1. Crescimento

As plântulas de *Vitex cymosa* sem inundação continuaram crescendo em altura durante o experimento, porém os valores da taxa de crescimento relativo (TCR) em todos os tratamentos indicam um crescimento muito lento. A mesma espécie foi observada em ambiente natural, e não apresentou incremento em altura significativo após 390 dias (Oliveira Wittmann *et al.*, 2010). Isso demonstra que mesmo no ambiente natural as plântulas de *Vitex cymosa* têm uma taxa de crescimento lenta.

Quando inundadas as plântulas de *Vitex cymosa* pararam de investir em crescimento, assim como já relatado para outras espécies de áreas alagáveis submetidas a variados períodos de inundação (Davanso-Fabro *et al.*, 1998; Mielke *et al.*, 2003; Maurenza *et al.*, 2009; Maurenza *et al.*, 2012; Martinez *et al.*, 2011; Carmo, 2013; Gonçalves *et al.*, 2013). As plântulas que foram inundadas gradativamente continuaram crescendo até a completa submersão no décimo dia, quando a altura estacionou em 18,8 cm. Ferreira (2006) descreve que plântulas de *Himatanthus succuba* inundadas apenas nas raízes tiveram crescimento contínuo, mantido possivelmente pelo processo fotossintético que ainda ocorria nas folhas. Possivelmente o mesmo ocorreu com as plântulas de *Vitex cymosa* sob inundação gradativa nos primeiros dias, enquanto as folhas ainda estavam acima da água.

Já as plântulas abruptamente inundadas pararam de crescer em altura aos cinco dias de experimento (figura 2). O mesmo ocorreu com plântulas de *Vitex cymosa* e outras espécies de várzea submetidas a 90 dias de submersão total, nas quais a paralisação do crescimento ocorreu logo na primeira semana e retomaram o crescimento após o final da inundação (Parolin, 2001). A paralisação do crescimento

durante a inundaç o ocorre provavelmente para suprir os custos do metabolismo anaer bico (Crawford, 1992; Medri *et al.*, 2007).

O incremento em di metro do caule de *Vitex cymosa* tamb m foi paralisado nas pl ntulas inundadas. O mesmo ocorreu com *Cecropia pachystachya* em 30 dias de experimento (Batista *et al.*, 2008). O metabolismo pode ser um dos principais respons veis pela paraliza o do crescimento das pl ntulas de *V. cymosa* como ser  discutido posteriormente.

6.2.2. Biomassa

Em rela o   biomassa, as pl ntulas de *V. cymosa* sem inunda o tiveram acr scimo significativo, tanto no caule quanto na raiz, ap s 45 dias de experimento. Enquanto as pl ntulas inundadas, gradativa e abruptamente, diminuiram 33%, e 42% da biomassa, respectivamente, em rela o aquelas sem inunda o. A diminui o na incorpora o de biomassa pelas pl ntulas reflete as condi es em que essas se encontravam e pode ser uma consequ ncia   reduzida capacidade de absor o de nutrientes do solo pelas raizes, afetada pela baixa disponibilidade de oxig nio (Kozlowski, 1997; Pezeshki, 1999; Pezeshki, 2001).

As pl ntulas sob inunda o gradativa apresentaram acr scimo de biomassa tanto na raiz quanto no caule at  o s timo dia (tabela 2). Worbes (1997) sugere que, em indiv duos adultos, o transporte reduzido de  gua e nutrientes pode ser compensado pela alta produ o de biomassa nas raizes, no come o da inunda o. Por m, n o   poss vel afirmar que as pl ntulas de *Vitex cymosa* tiveram alta produ o de biomassa j  que o acr scimo observado n o foi estatisticamente significativo ($p \leq 0,05$). Al m disso, tanto as pl ntulas sob inunda o gradativa quanto sob inunda o abrupta diminuiram a incorpora o de biomassa do caule e da raiz aos 45 dias.   prov vel que em ambas as condi es de inunda o houve decr scimo nas concentra es de oxig nio presentes no solo aos 45 dias, que pode ter acarretado em perda na produ o de biomassa (Schmull & Thomas, 2000; Kozlowski, 2002).

6.2.3. Número de folhas

As plântulas sob inundação gradativa e abrupta perderam suas folhas paulatinamente ao longo do experimento. Algumas espécies mantêm as folhas quando submersas enquanto outras, como a *Vitex cymosa*, são decíduas e perdem totalmente as folhas durante a cheia dos rios (Schöngart *et al.*, 2002). As plântulas de *Vitex cymosa* sob inundação abrupta perderam 70% das folhas após 45 dias de experimento. Parolin (2001) descreve que plântulas de *V. cymosa* perderam 100% das folhas quando submetidas a 90 dias de submersão total. Isso mostra que o tempo de vida das folhas em plântulas de *Vitex cymosa* pode variar de acordo com a duração da inundação. A perda de folhas é descrita como uma estratégia que possibilita a algumas espécies sobreviver à fase aquática em um estado de dormência (De Simone *et al.*, 2003). Pode-se dizer que neste experimento as plântulas inundadas não fugiram a este comportamento já que, além da perda de folhas, também apresentaram diminuição da biomassa, menor TCR e estagnação do crescimento, principalmente quando submetidas à inundação abrupta.

6.2.4. Fluorescência da clorofila *a*

As plântulas sem inundação mostraram valores médios de Fv/Fm entre 0,80 e 0,83 durante todo o experimento. Esses valores indicam que não houve, em qualquer momento, dano ao aparato fotossintético (Bolhár-Nordenkampf & Oqüist, 1993). O mesmo foi observado em outras plântulas de várzea submetidas a uma situação de rega diária (Parolin, 2001; Mielke *et al.*, 2003; Maurenza, 2007; Oliveira Wittmann, 2007; Parolin *et al.*, 2010a; Maurenza *et al.*, 2012; Gonçalves *et al.*, 2012).

As plântulas inundadas, gradativa e abruptamente, apresentaram valores médios de Fv/Fm similares às plântulas sem inundação até o sétimo dia. No entanto, houve uma diminuição desses valores aos 45 dias de inundação, contudo essa redução não ultrapassou o valor de 0,6 mantendo-se acima dos valores de danos irreversíveis (Bolhár-Nordenkampf & Oqüist, 1993). Em *Pouteria glomerata* o decréscimo nos valores de Fv/Fm foi observado somente após 120 dias de submersão total, mas essa espécie manteve as folhas durante todo o experimento (Maurenza *et al.*, 2012). Como relatado anteriormente, as plântulas submetidas à inundação foram perdendo gradualmente as folhas. Em *Genipa spruceana* valores

muito baixos da razão F_v/F_m foram observados antes da perda completa das folhas, já com 30 dias de submersão total (Gonçalves *et al.*, 2012). Os valores observados nas folhas restantes de *Vitex cymosa* não são característicos de danos irreversíveis ao aparato fotossintético. Desta forma, é possível afirmar que em todas as plântulas desse experimento a eficiência fotoquímica do fotossistema II não foi comprometida.

De modo geral, a fluorescência de clorofila *a* não apresentou diferença marcante entre a inundação gradativa e abrupta. As duas condições mantiveram valores similares de F_v/F_m e diminuíram aos 45 dias de experimento. Em um trabalho com indivíduos adultos de *Symmeria paniculata*, realizado em campo por Waldhoff *et al.* (2002), durante 180 dias não houve correlação entre a alteração dos níveis de água e os valores de F_v/F_m . O mesmo pode ser afirmado para o período em que as plântulas de *V. cymosa* estiveram submersas.

6.3. Anatomia e histoquímica

As plântulas de *Vitex cymosa* apresentaram, em média, elementos de vaso com tamanhos similares entre os tratamentos. Alguns trabalhos observaram que o diâmetro dos elementos de vaso diminui nas plantas submetidas à inundação (Batista *et al.*, 2008; Medri *et al.*, 2007). Ao contrário dessas plantas, a inundação não influenciou no diâmetro dos elementos de vaso de *V. cymosa* o que pode ter garantido um fluxo normal de água nesse período. No entanto, a espessura do xilema secundário foi menor no caule e na raiz das plântulas submetidas aos dois tratamentos de inundação. De Sousa *et al.* (2013) sugerem que em plântulas inundadas de *Garcinia brasiliensis* a redução do crescimento de tecidos do xilema, como fibras, pode ser uma estratégia para poupar energia e favorecer a produção de outros tecidos. Em *V. cymosa* o crescimento em diâmetro do caule paralisou durante a inundação e essas plântulas provavelmente investiram na manutenção do seu metabolismo.

Na raiz das plântulas inundadas abruptamente houve uma visível compactação do floema. Outros trabalhos apontaram menor desenvolvimento de tecido floemático quando as plantas foram submetidas à inundação (Davanso-Fabro *et al.*, 1998; Psicchio *et al.*, 2010). O floema é o principal tecido de condução de materiais orgânicos e inorgânicos, como aminoácidos, lipídios e principalmente carboidratos (Machado & Guerreiro, 2012). Durante a inundação poderia ocorrer

uma redução no transporte do floema acarretando um acúmulo de amido nas folhas (Liao & Lin, 2001; Kreuzwieser *et al.*, 2004). Neste experimento não ocorreu acúmulo de amido nas folhas, mas uma diminuição nos teores de amido e açúcares solúveis nas raízes foi observada nas plântulas inundadas. Dentre outros fatores, a compactação das células do floema na raiz pode ter reduzido o transporte de açúcares até esse órgão e, conseqüentemente, os teores encontrados foram menores.

Nos testes histoquímicos foram verificados grãos de amido no caule e na raiz das plântulas de *V. cymosa*. O amido é uma substância de reserva que sob anoxia é utilizada para a manutenção do metabolismo e alterações morfoanatômicas (Medri *et al.*, 2007; Piedade *et al.*, 2010). No teste histoquímico de compostos fenólicos, foi observada reação positiva nas paredes secundárias do xilema, o que pode indicar a presença de lignina. Davanso-Fabro *et al.* (1998) sugerem que um maior grau de lignificação de células do xilema pode proporcionar resistência à pressão nos tecidos provocada pela coluna de água durante o alagamento. No entanto, não foi possível observar uma diferença marcante entre as plântulas inundadas e as plântulas sem inundação nesse experimento. Os testes foram negativos para proteínas de reserva. As proteínas estão associadas aos tecidos de desenvolvimento e/ou crescimento como parênquimas em geral, e esse resultado reafirma que as plântulas de *V. cymosa* encontravam-se anatomicamente em crescimento secundário com um ano de idade.

Em muitas espécies de áreas alagáveis amazônicas, adaptações anatômicas como lenticelas e raízes adventícias são observadas durante o período de inundação, o que facilita as trocas gasosas entre o meio externo e o interior da planta (Kozlowski, 2002; Parolin & Wittmann, 2010; Piedade *et al.*, 2010; Cavalcante *et al.*, 2015). Sob nenhuma das condições analisadas neste experimento as plântulas desenvolveram essas estruturas. Segundo Visser & Voesenek (2004), quando as plantas estão sujeitas a uma inundação de longo prazo investem mais em estruturas que ajudam a reestabelecer o abastecimento de oxigênio para as partes submersas, ao contrário das plântulas inundadas por pouco tempo, onde o metabolismo anaeróbico pode em parte superar a baixa produção de energia. Neste estudo as plântulas de *V. cymosa* permaneceram pouco tempo com a parte aérea

em contato com o ar, sofrendo logo submersão total. Assim, possivelmente a duração da inundação não foi suficiente para a formação dessas estruturas.

6.4. Análise bioquímica

Nesse experimento, as plântulas de *Vitex cymosa* apresentaram um sutil aumento no teor de amido nas folhas. Algumas plantas submetidas à inundação podem acumular amido nas folhas (Wanple & Dawis, 1983; Chen *et al.*, 2005), devido à redução da translocação de carboidratos pelo xilema (Kreuzwieser *et al.*, 2004), como consequência ao declínio do metabolismo na raiz (Gravata & Kirb, 1998). Em ambiente natural, árvores de *Eschweilera tenuifolia* e *Symmeria paniculata* aumentaram até cinco vezes os teores de amido nas folhas no período alagado quando comparados à estação seca (Rengifo *et al.*, 2005). As plântulas de *Senna reticulata* também mostraram acúmulo significativo de amido nas folhas sob inundação artificial (Arenque-Musa, 2014), o que não ocorreu nesse estudo. Contudo, o período de inundação dos estudos mencionados acima foi superior ao deste, 120 e 90 dias respectivamente.

Os teores de amido nas folhas ao longo deste experimento não ultrapassaram 60 µg/mg em todas as condições experimentais. Isso mostra que as plântulas de *Vitex cymosa* tinham valores de amido nas folhas relativamente baixos em relação às outras partes da plântula. Sabe-se que árvores decíduas produzem novas folhas em florestas temperadas a um elevado custo de carboidratos de reserva (Kozlowski, 1992). A espécie *Vitex cymosa* perde totalmente as folhas quando submersa por um período de quatro meses (Parolin, 2001) e provavelmente a baixa estocagem de amido nas folhas dessas plântulas está ligada a sua fenologia.

O maior acúmulo de amido nas plântulas de *Vitex cymosa* sob inundação gradativa foi percebido no caule aos 45 dias, o que também foi observado por Ribeiro (2014), que submeteu a mesma espécie a 90 dias de inundação nas raízes. Já as plântulas inundadas abruptamente apresentaram um declínio significativo nos teores de amido no caule. Em duas espécies estudadas por Schuter & Crawford (2001) o conteúdo de carboidratos não solúveis (como o amido) diminuiu rapidamente no rizoma sob anoxia, enquanto manteve-se relativamente estável nas folhas. Eles sugerem que a alimentação de carboidratos do caule estaria ativa, o que poderia auxiliar a sobrevivência dessas espécies em condições anaeróbicas.

Em plântulas de *Vitex cymosa* que não estiveram inundadas as concentrações de amido na raiz se mostraram elevadas aos 45 dias de experimento. A capacidade de armazenar amido na raiz durante o crescimento é reportada como a principal vantagem de algumas espécies amazônicas antes do período de inundação, de forma a garantir a respiração durante esse período (Scarano *et al.*, 1994).

As plântulas sob inundação gradativa apresentaram valores de amido na raiz equivalentes aos encontrados no primeiro dia de experimento. O mesmo ocorreu com a espécie *Garcinia brasiliensis* inundada parcialmente, que manteve os teores de amido na raiz ao longo do experimento e só apresentou decréscimo após 90 dias nessa condição (De Souza *et al.*, 2013). Já a inundação abrupta levou à diminuição do amido na raiz de *Vitex cymosa* aos 45 dias. Da mesma forma ocorreu em plântulas de *Himatanthus sucuuba* após 30 dias (Ferreira *et al.*, 2009a) e em plântulas de *Eugenia inundata*, após 90 dias sob submersão total (Carmo, 2013). Algumas espécies utilizam rapidamente as reservas de carboidratos em resposta à inundação para alimentar a respiração anaeróbica (Ferreira *et al.*, 2009b). Provavelmente o mesmo ocorria com plântulas de *Vitex cymosa* sob inundação abrupta aos 45 dias de inundação

A diminuição nas concentrações de amido na raiz das plântulas inundadas abruptamente ocorreu junto com uma diminuição significativa nos teores de açúcares solúveis. Geralmente as plantas acumulam açúcares solúveis na raiz na fase inicial da inundação (Su *et al.*, 1998; Liao & Lin, 2001; Crawford, 2003; Herschbach *et al.*, 2005; Jaeger *et al.*, 2009). No 7º dia de experimento esses teores foram, em média, maiores do que nas plântulas sem inundação, mas tenderam a diminuir aos 45 dias. Oliveira *et al.*, 2013 verificaram que plântulas de *Vitex cymosa* apresentam menores teores de carboidratos (açúcares e amido) na raiz após 30 dias de submersão, assim como neste experimento.

Ao final do experimento, percebe-se que as plântulas abruptamente inundadas apresentaram teores de açúcares totais com pouca variação no caule. Alguns AST específicos, como a sacarose, a frutose e a galactose, agem como nutrientes e são importantes sinalizadores metabólicos em situações de estresse (Coueé *et al.*, 2006) e provavelmente foram armazenados pelas plântulas de *V. cymosa* para essas finalidades.

As plântulas sob inundação gradativa e abrupta apresentaram teores de amido e AST distintos em cada órgão ao final do experimento. Diversos trabalhos relatam que a utilização de carboidratos é diferente entre plantas tolerantes e intolerantes diante da escassez de O₂ (Angelov *et al.*, 1996; Albrecht *et al.*, 1997; Gravatt & Kirb, 1998; Ferner *et al.*, 2012). E alguns experimentos mostram que os teores de açúcares também diferem quando uma espécie tolerante é submetida a diferentes níveis de inundação (Ferreira *et al.*, 2002; Carmo, 2013).

É possível que nas plântulas sob inundação abrupta os açúcares tenham sido consumidos para atender à respiração nas raízes, que são órgãos que respiram intensamente e utilizam os carboidratos provenientes da parte aérea e armazenados na raiz para se manter vivas (Buckeridge *et al.*, 2012). Essas raízes provavelmente se encontravam privadas de O₂, já que o oxigênio contido no solo é escasso após algum tempo de alagamento total (Schulze *et al.*, 2005). Ao mesmo tempo as plântulas inundadas gradativamente apresentaram em todos os seus compartimentos teores de carboidratos, maiores do que as plântulas sob inundação abrupta. Plântulas de *Vitex cymosa* inundadas apenas na raiz mantêm a atividade fotossintética (Parolin, 2001). Isso provavelmente ocorreu na inundação gradativa, durante os primeiros dias de experimento, possibilitando que o metabolismo do carbono estivesse ativo, e permitiu a produção e armazenamento principalmente de amido no caule e possivelmente sacarose na raiz, antes de estarem totalmente submersas. Isso pode ser confirmado pelo notável aumento de amido e açúcares solúveis em todos os órgãos de *V. cymosa* no segundo dia de inundação gradativa.

6.5. Recuperação

Ao saírem das condições de inundação gradativa e abrupta as plântulas de *V. cymosa* retomaram o crescimento em altura, em diâmetro do caule e em produção de folhas. A capacidade de crescimento rápido, de resistir à lesões e a reaclimatação às condições terrestres após a submersão, são cruciais para o sucesso do estabelecimento de espécies em áreas alagáveis (Luo *et al.*, 2011). Diversas espécies de plântulas de várzea, quando submetidas à inundação artificial, retomam o desenvolvimento após saírem dessa condição (Kolb *et al.*, 1998; Parolin, 2001; Davanzo *et al.*, 2002; Ferreira *et al.*, 2007; Maurenza *et al.*, 2009; Carmo, 2013; Pires, 2015). No período de recuperação, a taxa de crescimento desta espécie

voltou a ser similar à das plântulas que não foram submetidas à inundação. Isso mostra que *Vitex cymosa*, não teve seu desenvolvimento comprometido após 45 dias de inundação. O mesmo foi observado para essa espécie em outros experimentos após diferentes períodos de inundação (Parolin, 2001; Ribeiro, 2014).

As plântulas que estiveram inundadas produziram novas folhas ao longo de 60 dias fora dessa condição. Geralmente indivíduos adultos de espécies caducifólias, como *V. cymosa* formam folhas novas no final do período de submersão no ambiente natural (Schöngart *et al.*, 2002). Assim, era esperada a formação de novas folhas pelas plântulas dessa espécie ao sair da condição de submersão. No entanto, houve uma diferença significativa entre os tratamentos. As plântulas antes submetidas à inundação gradativa tiveram um salto na produção de folhas quando comparadas às plântulas da inundação abrupta. Aquelas da inundação gradativa apresentaram em média cinco vezes mais folhas do que a quantidade que tinham ao final da inundação, e superaram o número de folhas que possuíam no início do experimento.

Embora alguns trabalhos induzindo inundação artificial tenham monitorado a recuperação das plantas após a inundação, a produção de folhas não é um parâmetro normalmente relatado. A produtividade foliar pode ser importante no período pós-inundação, para compensar a redução na fixação de carbono que ocorreu durante o alagamento (Rodriguez *et al.*, 2015). Em experimento realizado por Oliveira Wittmann (2007) *Laetia corimbulosa* produziu dez vezes o número de folhas iniciais um mês após ser retirada da inundação gradativa e teve uma produção superior em relação a outras condições impostas. Em relação à produção de novas folhas, as plântulas de *V. cymosa* que estiveram sob inundação gradativa tiveram uma recuperação mais rápida do que as plântulas sob inundação abrupta, e produziram mais folhas que as plântulas sem inundação.

As plântulas de *V. cymosa* na inundação gradativa permaneceram totalmente submersas por 10 dias a menos que as plântulas da inundação abrupta. Sabe-se que o número de dias de alagamento e suas condições se refletem nas respostas apresentadas pelas plantas (Cavalcante *et al.*, 2015). Além disso, é possível que a inundação gradativa possa proporcionar um período de aclimação para estas plântulas, enquanto o nível da água no tanque sobe aos poucos a cada dia e elas têm parte do caule e das folhas fora da água (Oliveira Wittmann, 2007). A

aclimatação está envolvida diretamente com sinais internos e externos, como a concentração de oxigênio, que é alterada durante a inundação (Visser & Voeselek, 2004). Assim, as plântulas sob inundação gradativa ainda mantêm contato direto com o oxigênio atmosférico e com a luz solar por um tempo maior, podendo realizar fotossíntese e investir em crescimento, ao contrário das plântulas totalmente submersas (Parolin, 2009). As plântulas que estiveram sob inundação abrupta mostraram uma diminuição significativa na biomassa e pararam de crescer logo no início do experimento. Isso pode ter contribuído para que a produção de folhas fosse mais lenta no período de recuperação.

As duas condições de inundação impostas às plântulas de *Vitex cymosa* foram superadas após 60 dias de observação, pois todas sobreviveram, confirmando a hipótese *a*, e retomaram seu desenvolvimento (crescimento em altura, produção de folhas). As respostas registradas para os parâmetros monitorados nesse experimento indicam que a inundação gradativa pode permitir às plântulas o desenvolvimento de respostas mais vantajosas para suportar o período de submersão.

7. CONCLUSÕES

- A inundação gradativa permitiu o crescimento em altura e o consequente aumento de biomassa das plântulas, o que não ocorreu com as plântulas da inundação abrupta.
- Modificações anatômicas foram observadas apenas nas plântulas submetidas à inundação, mesmo com apenas 45 dias de alagamento, especialmente a compactação do floema na raiz das plântulas sob inundação abrupta.
- Ao final do experimento as plântulas submetidas à inundação gradativa mostraram teores de amido e açúcares solúveis totais maiores do que as plântulas sob inundação abrupta.
- A recuperação no período de 60 dias foi mais rápida para as plântulas sob inundação gradativa, o número de folhas novas produzidas foi maior do que o das plântulas sob inundação abrupta, superando até mesmo aquelas sem inundação.
- Com base na análise conjunta das respostas morfofisiológicas, anatômicas e bioquímicas apresentadas, o curto período sem alagamento ocorrido na

inundação gradativa, como ocorre no ambiente natural, provavelmente funcionou como um período de aclimação para as plântulas de *V. cymosa* enfrentarem com menos prejuízos a submersão completa.

8. SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Para confirmar se há diferenças morfofisiológicas e bioquímicas advindas da aclimação proporcionada pela inundação gradativa *versus* inundação abrupta, são necessárias outras formas de abordagem em experimentos futuros:

- Inundar a mesma espécie de forma gradativa e abrupta por um período mais longo, com monitoramento durante o período de inundação que ocorre no ambiente natural;
- Inundar a mesma espécie testando idades distintas com 30, 90 e 120 dias de idade após a germinação;

9. REFERÊNCIAS

Aguiar, T. V.; Santanna-Santos, B. F.; Azevedo, A. A.; Ferreira, R. S. 2007. Anati Quanti: Software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. *Planta Daninha*, 25 (4):649-659.

Albrecht, G.; Biemelt, S.; Baumgartner, S. 1997. Accumulation of fructans following oxygen deficiency stress in related plant species with different flooding tolerances. *New Phytology*, 136: 137–144.

Albrecht, G.; Mustrup, A.; Fox, T. C. 2004. Sugar and fructan accumulation during metabolic adjustment between respiration and fermentation under low oxygen conditions in wheat roots. *Physiologia Plantarum*, 120: 93–105.

Amaral, L.; Gaspar, M.; Costa, P.; Aidar, M.; Buckeridge, M. 2007. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, 34(4): 425–431.

Angelov, M. N.; Sung, S. J. S.; Doong, R. L.; Harms, W. R.; Kormanik, P. P.; Black, J. C. C. 1996. Long and short-term flooding effects on survival and sink-source relationships of swamp-adapted tree species. *Tree Physiology*, 16: 477–484.

Armstrong, W. 1979. Aeration in higherplants. *Advance Botany Research*, 7: 225-332.

Arenque-Musa, B. C. 2014. *Papel do metabolismo de carboidratos nas respostas ecofisiológicas da árvore amazônica Senna reticulata cultivada sob diferentes estresses abióticos*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. São Paulo, São Paulo. 110p.

Bailey-Serres, J.; Fukao, T.; Gibbs, D. J.; Holdsworth, M. J.; Lee, S. C.; Licausi, F.; Perata, P.; Voeselek, L. A. C. J.; Van Dongen, J. T. 2012. Making sense o flow oxygen sensing. *Trends in Plant Science*, 17 (3):129-138.

Batista, C. U. N.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Medri, C.; Pimenta, J.A. 2008. Tolerância à Inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): Aspectos Ecofisiológicos e Morfoanatômicos. *Acta Botanica Brasilica*, 22: 91 -98. Blom, C. W. P. M.; Voeselek, L. A. C. J. 1996. Flooding: the survivals strategies of plants. *Tree*, 2(7): 290-295.

Bolhàr-Nordenkamp, H. R.; Öquist, G. 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhàr-Nordenkamp, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds.). *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. Chapman and Hall, London, p.193–206.

Buckeridge, M. S.; Tiné, M. A. S.; Minhoto, M. J.; Lima, D. U. 2012. Respiração. In: Gilberto B. Kerbauy (Ed.). *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, p.198-216.

Carmo, W. S. 2013. *Respostas morfonatômicas e bioquímicas em plântulas de espécies de áreas alagáveis submetidas a longos períodos de submersão*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília. 68p.

Cavalcante, H. L.; Lopes. A.; Piedade, L. R.; Liberato, M. A. R.; Ferreira, C. S. 2015. Como funcionam as árvores das florestas inundáveis da Amazônia? In: Lopes, A.; Piedade, M.T.F. (Eds.). *Conhecendo as áreas úmidas Amazônicas: uma viagem*

pelas várzeas e igapós. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Amazonas. p.118-127.

Chen, H.; Qualls, R. G.; Balk, 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.

Couée, I.; Sulmon, C.; Gouesbet, G.; El Amrani, A. 2006. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*. 57: 449–459.

Crawford, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecological Research*, 23: 93–185.

Crawford, R. M. M. 2003. Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany*, 81: 1224–1246.

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. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45: 375-384.

Davanso-Fabro, V. M.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A. 1998. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (CAV.) Pers. (Fabaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41(4): 475-482.

De Simone, O.; Junk, W. J.; Schmidt, W. 2003. Central Amazon floodplain forests: root adaptations to prolonged flooding. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50: 848–855.

De Souza, T. C.; Souza, E. D.; Dousseau, S.; de Castro, E. M.; Magalhães, P. C. 2013. Seedlings of *Garcinia brasiliensis* (Clusiaceae) subjected to root flooding: physiological, morphoanatomical, and antioxidant responses to the stress. *Aquatic Botany*, 111: 43–49.

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.

Dubois, M.; Gilles, K. A.; Hamilton, J. K.; Rebers, P. A.; Smith, F. 1956. Colorimetric Method for Determination of Sugar and Related Substances. *Analytical Chemistry*, 28(3), 350–356.

Ferner, E.; Rennenberg, H.; Kreuzwieser, J. 2012. Effect of flooding on C metabolism of flood-tolerant (*Quercus robur*) and non-tolerant (*Fagus sylvatica*) tree species. *Tree Physiology*, 32: 135-145.

Ferreira, C. S. 2002. *Germinação e adaptações metabólicas e morfo-anatômicas em plântulas de Himatanthus succuuba (Spruce) Wood., de ambientes de várzea e terra firme na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Universidade do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 95p.

Ferreira, C. S. 2006. *Aspectos morfoanatômicos, bioquímicos e genéticos de Himatanthus succuuba (Spruce) Wood., em ambiente de várzea e de terra firme da bacia Amazônica*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 90p.

Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Junk, W. J.; Parolin, P. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus succuuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 477–483.

Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Franco, A.; Gonçalves, J. F. C.; Junk, W. J.; 2009a. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus succuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany*, 1:1–7.

Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Tiné, M. A. S.; Rossatto, D. R.; Parolin, P.; Buckeridge, M. S. 2009b. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus succuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. *Annals of Botany*, 1: 1-9.

Furch, K. 1984. Water chemistry of the Amazon basin: the distribution of chemical elements among freshwaters. In: Sioli, H. (Eds.). *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. p. 167-199.

Gonçalves, J. F. C.; Melo, E. G. F.; Silva, C. E. M.; Ferreira, M. J.; Justino, G. C. 2012. Estratégias no uso da energia luminosa por plantas jovens de *Genipa spruceana* Steyererm submetidas ao alagamento. *Acta Botanica Brasilica*, 26(2): 391-398.

Gonçalves, J. F. C.; Melo, E. G. F.; Ferreira, M. J.; da Silva, C. E. M.; Gomes, I. B. 2013. Crescimento, partição de biomassa e fotossíntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. *Cerne*, 19: 193-200.

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 Physiology*, 18: 411–417.

Harborne, J. B. 1988. *Introduction to ecological biochemistry*, 3rd ed. Academic Press, London, 1988, 356p.

Herschbach, C.; Mult, S.; Kreuzwieser, J.; Kopriva, S. 2005. Influence of anoxia on whole plant sulfur nutrition of flooding-tolerant poplar (*Populus tremula* × *P. alba*). *Plant Cell and Environment*, 28: 167–175.

Hunt, R. 1990. Basic growth analysis. Unwin Hyman, Londres.

Jackson, M. B.; Colmer, T. D. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*, 96: 501–505.

Jaeger, C.; Gessler, A.; Biller, S.; Rennenberg, H.; Kreuzwieser, J. 2009. Differences in C metabolism of ash species and provenances as a consequence of root oxygen deprivation by waterlogging. *Journal of Experimental Botany*, 60: 4335–4345.

Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book, 523 p.

Junk, W. J. 1984. Ecology of várzea, flood plain of Amazonian white-water rivers. In: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its basin*. Dr. Junk Publ., Dordrecht, The Netherlands. p. 215-243.

Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed.). *Proceeding soft he International Large*

River Symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, USA, 106: 110 – 127.

Junk, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian Floodplains. In: Nielsen, L. B.; Nielsen, I. C.; Baslev, H. (Eds.). *Tropical forest: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London, p. 47-64.

Junk, W. J. 1993. Wetlands of tropical South-America. In: Whigham, D.; Hejny, S.; Dykyjova, D. (Eds.), *Wetlands of the World*. Kluve, Dordrecht, pp. 679–739.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the flood plain with special reference to herbaceous plants. In: Junk, W. J. (Ed.). *The Central Amazon floodplain: ecology of a pulsating system*. Ecological Studies, 126. Springer. pp 147–186.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 2010. An introduction to South American wetland forests: distribution, definitions and general characterization. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.). *Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Ecological Studies. V. 127. Springer Verlag. pp 3-24.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J. M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31: 623–640.

Kennedy, R. A.; Rumpho, M. E.; Fox, T. C. 1992. Anaerobic Metabolism in Plants. *Plant Physiology*, 100: 1-6.

Klinge, H.; Junk, W. J.; Revilla, C. J. 1990. Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *For Ecol. Manage*, 33/34:81-101.

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 & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista brasileira de Botânica*, 21: 305-312.

- Kozlowski, T. T.; Pallardy, S. G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: Kozlowski, T. T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. Academic Press, London, p.165-193.
- Kozlowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Botanical Review*, 58: 107-222.
- Kozlowski, T. T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1: 1-29.
- Kozlowski, T. T. 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands*, 22: 550–561.
- Kraus, J. E.; Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Rio de Janeiro: EDUR, 198 p.
- Kreuzwieser, J.; Papadopoulou, E.; Rennenberg, H. 2004. Interaction of flooding with carbon metabolism of forest trees. *Plant Biology*, 6: 299–306.
- Liao, C. T.; Lin, C. H. 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proceedings of the National Science Council*, 25:148-157.
- Luo, F.; Nagel, K. A; Scharr, H; Zeng, B; Schrr, U; Matsubara, S. 2011. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after desubmergence: a comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies. *Annals of botany*, 107.1 49-63.
- Machado, S. R.; Guerreiro, S. M. C. 2012. Floema. In: Appezzato-da-Glória, B.; Guerreiro, S. M. C. (Eds.). *Anatomia vegetal*. 3. Ed. Viçosa, MG.
- Martinez, G. B.; Mourão, M.; Brienza Junior, S. 2011. Respostas morfofisiológicas de plantas de açacu (*Huracrepitans* L.) provenientes de várzeas do rio Amazonas: efeito da anoxia do solo. *Revista Árvore*, 35: 1155-1164.
- Maurenza, D. 2007. *Respostas ecofisiológicas de plântulas de duas espécies arbóreas de diferentes estágios sucessionais da várzea, Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 46p.

Maurenza, D.; Marengo, R. A.; Piedade, M. T. F. 2009. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 39(3): 519-526.

Maurenza, D.; Marengo, R. A.; Parolin, P.; Piedade, M. T. F. 2012. Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 96: 7-13.

Medri, M. E.; Ferreira, A. C.; Kolb, R. M.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Davanso-Fabro, V. M.; Medri, C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Scientiarum biological sciences*, 29: 15-22.

Mielke, M. S.; Almeida, A. A. F.; Gomes, F. P.; Aguilar, M. A. G.; Mangabeira, P. A. O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 50: 221-231.

Oliveira Wittmann, A. 2007. *Conteúdo de tococromanóis em espécies arbóreas de Várzea da Amazônia Central sob condições controladas*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas, 126p.

Oliveira Wittmann, A.; Lopes, A.; Conserva, A. S.; Piedade, M. T. F. 2010. Germination and seedling establishment in floodplain forests. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.). *Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.

Oliveira, W. L.; Pires, H. R. A.; Ferreira, C. S.; Franco, A. C. 2013. Efeitos do alagamento total na morfologia e metabolismo em plântulas de *Vitex cymosa* (Lamiaceae). In: 64^a Congresso Nacional de Botânica, Belo Horizonte. Anais do 64^a Congresso Nacional de Botânica, Belo Horizonte.

Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustment to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128: 326-335.

Parolin, P.; 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. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian Floodplains. *Annals of Botany*, 103: 359–376.

Parolin, P.; Wittmann, F. 2009. Vigorous tree growth in a flooded environment: flood adaptations and tree diversity in Amazonian floodplain forests. Conference on International Research on Food Security, Natural Resource Management and Rural Development. University of Hamburg.

Parolin, P.; Waldhoff, D.; Zerm, M. 2010a. Photochemical capacity after submersion in darkness: How Amazonian floodplain trees cope with extreme flooding. *Aquatic Botany*, 93: 3–88.

Parolin, P.; Wittmann, F.; Schöngart, J. 2010b. Tree Phenology in Amazonian Floodplain Forests. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.). *Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.

Parolin P.; Wittman F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB plants*, 1: 1-19.

Parolin, P. 2012. Diversity of adaptations to flooding in trees of Amazonian Floodplains. São Leopoldo: Instituto Anchieta de Pesquisas. *Botânica*, 63: 7-28.

Pezeshki, S. R.; DeLaune, R. D.; Anderson, P.H. 1999. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. *Journal of Plant Nutrition*, 22: 1481 –1494.

Pezeshki, S. R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46(3): 299–312.

Piedade, M. T. F.; Ferreira, C. S.; Oliveira Wittmann, A.; Buckeride, M.; Parolin, P. 2010. Biochemistry of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.). *Central Amazonian floodplain forests:*

ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Ecological Studies. v. 127. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York, p.127-139.

Pimenta, J. A.; Bianchini, E.; Medri, M. E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In. Scarano, F. R.; Franco, A. C. (Eds.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Series Oecologia Brasiliensis, vol.IV. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brazil.

Pires, H. R. A. 2015. *Efeito do alagamento na germinação de sementes e no crescimento de plantas jovens de Genipa americana L. e Guazuma ulmifolia Lam. com ocorrência no Cerrado e na Amazônia*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília. 57p.

Pisicchio, C. M.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Sert, M. A.; Davanso-Fabro, V. M.; Medri, M. E. 2010. *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato? *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 32(2): 201-209.

Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest subject to inundation. *Brittonia*, 31: 26-38.

Rengifo, E.; Tezara, W.; Herrera, A. 2005. Water relations, chlorophyll a fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica*, 43 (2): 203-210.

Ribeiro, A. C. M. 2014. *Efeito do alagamento e da luminosidade em plantas de Vitex cymosa: respostas fisiológicas, bioquímicas e morfoanatômicas*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília. 43p.

Rodríguez, M. E.; Achinelli, F. G.; Luquez, V. M. C. 2015. Leaf traits related to productivity in *Populus deltoides* during the post-flooding period. *Trees*, 29:953-960.

Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: *The Amazon limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr.W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 127-165.

- Sioli, H. 1985. *Amazônia: Fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. Petrópolis. Vozes Ltda. 69p.
- Scarano, F. R.; Cattânio, J. H.; Crawford, R. M. M. 1994. Root carbohydrate storage in young saplings of an Amazonian tidal varzea forest before the onset of the wet season. *Acta Botanica Brasilica*, 8(2):129–139.
- Schlüter, U.; Crawford, R. M. M. 2001. Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus* L. & *Iris pseudacorus* L. *Experimental Botany*, 52: 2213–2225.
- Schmull, M.; Thomas, F. M. 2000. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant Soil*, 225:227–242.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Ludwigshausen, S.; Horna, V.; Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:581–597.
- Schöngart, J.; Wittmann, F.; Worbes, M. 2010. Biomass and Net Primary Production of Central Amazonian Floodplain Forests. In: W.J. Junk *et al.* (Ed.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer Verlag, Berlin, p. 347-388.
- Schulze, E. D.; Beck, E.; Müller-Hohenstein, K. 2005. *Plant ecology*. Springer, Berlin, 2005, 702p.
- Schlüter, U. B.; Furch, B.; Joly, C. A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica*, 25: 384–396.
- Su, P. H.; Wu, T. H.; Lin, C. H. 1998. Root sugar level in flooded luffa and bitter melon is not referential to flooding tolerance. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 39:175-179.
- Visser, E. J. W.; Voeselek, L. A. C. J. 2004. Acclimation to soil flooding – sensing and signal-transduction. *Plant Soil*, 254:197–214.

Waldhoff, D.; Junk, W. J.; Furch, B. 2000. Comparative measurements of growth and chlorophyll a fluorescence parameters of *Nectandra amazonum* under different environmental conditions in climatized chambers. *Verh Intern Verein Limnol*, 27: 2052–2056.

Waldhoff, D.; Fürch, B.; Junk, W. J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Envir.Exper. Bot.* 48: 225-235.

Wanple, R. L.; Davis, R. W. 1983. Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus L.*). *Plant Physiology*, 73: 195-198.

Wittmann, F.; Anhuf, D.; Junk, W. J. 2002. Tree species distribution and community structure of Central Amazonian várzea forests by remote sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 805–820.

Wittmann, F.; Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecology and Management*, 196: 199-212.

Wittmann, F.; Schoengart, J.; Montero, J. C.; Motzer, T.; Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Queiroz, H. L.; Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33: 1334–1347.

Wittmann, F.; Schoengart, J.; Brito, J. M.; Oliveira-Wittmann, A.; Guillament, J. L.; Piedade, M. T. F.; Parolin, P.; Junk, W. J. (Eds). 2010. Manual de árvores da várzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso. Manaus, Editora INPA, 298p.

Worbes, M.; Klinge, H.; Revilla, J. D.; Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 3: 553-564.

Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: Junk, W.J. (Ed.). *The Central Amazon floodplain – ecology of a pulsing system*. Ecological studies, Springer Verlag, Heidelberg, 126: 223-266.