

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**Comparação ecofisiológica e de atributos de crescimento das herbáceas  
aquáticas *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.)  
Schott em tipologias alagáveis contrastantes na Amazônia central**

**Pauline Oliveira Pantoja**

Manaus, Amazonas  
Abril 2011

**Pauline Oliveira Pantoja**

**Comparação ecofisiológica e de atributos de crescimento das herbáceas  
aquáticas *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.)  
Schott em tipologias alagáveis contrastantes na Amazônia central**

**Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade**

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas  
Abril 2011

P198 Pantoja, Pauline Oliveira  
Comparação ecofisiológica e de atributos de  
crescimento das herbáceas aquáticas *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M.*  
*Arborescens* (L.) Schott em tipologias  
Alagáveis contrastantes na Amazônia Central: / Pauline Oliveira Pantoja.---  
Manaus : [s.n.], 2011.  
x, 70 f. : il. color.

Dissertação (mestrado)-- INPA, Manaus, 2011  
Orientador : Maria Teresa Fernandes Piedade  
Área de concentração : Ecologia

1. Ecofisiologia vegetal Amazônia. 2. Várzea. 3. Macrófitas aquáticas.  
4. Igapó. 5. Crescimento. I. Título.

CDD 19. ed. 581.5

#### Sinopse:

Foi estudada a taxa de crescimento, biomassa, densidade do talo, densidade/m<sup>2</sup>, fenologia, concentração de clorofila e de nutrientes nas herbáceas aquáticas *Montrichardia arborescens* e *M. linifera* em ambientes alagáveis contrastantes ao longo do ciclo hidrológico. Foi feito um estudo comparativo desses parâmetros entre as duas espécies.

Palavras - chave: várzea – igapó – macrófitas – crescimento

## Agradecimentos

Agradeço a minha orientadora Maria Teresa Fernandez Piedade pelo incentivo e orientação em todas as fases do trabalho.

À minha mãe por incentivar o estudo em minha vida e pelo apoio em todos os momentos.

Ao programa de pós-graduação de Ecologia do INPA

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela bolsa de mestrado.

Ao projeto INPA/MAX-PLANCK pelo apoio logístico e financeiro

Ao INCT – Adapta pelo financiamento do trabalho

Ao projeto PRONEX “Caracterização, classificação e avaliação do potencial do uso como base para uma política do manejo sustentável das áreas úmidas do estado do Amazonas”, pelo financiamento do trabalho.

Ao projeto Universal “Composição e atributos de herbáceas aquáticas para definição de tipologias alagáveis da Amazônia”, pelo financiamento do trabalho.

Ao grupo Maua – Grupo de monitoramento das áreas úmidas amazônicas

Agradeço à Aline Lopes pelas sugestões ao longo de todo o trabalho

Agradeço à Keila a Mara do Nascimento pela execução das imagens das áreas de estudo

Aos barqueiros do INPA/CPBA, participantes das excursões ao campo.

Aos amigos que fiz ao longo do mestrado pelas discussões e apoio ao longo de todo o mestrado.

## Resumo

O pulso de inundação dos rios amazônicos impõe anualmente aos organismos que habitam as áreas alagáveis a alternância entre uma fase aquática e uma fase terrestre. Em resposta a inundação periódica as plantas desenvolveram adaptações e padrões específicos de crescimento. *Montrichardia arborescens* (L.) Schott é uma herbácea aquática de ocorrência nas áreas alagáveis por águas pobres em nutrientes (igapós), e *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott ocorre em áreas ricas em nutrientes (várzeas). Este trabalho objetivou comparar ambas as espécies, ao longo de um ciclo hidrológico, quanto às taxas de crescimento, densidade dos talos, a biomassa, a fenologia, e quantidade de clorofila. Foi medida a concentração de macronutrientes (Ma) e micronutrientes (Mi) das espécies nas fases de cheia e seca. O estudo foi realizado no Curari, no rio Solimões (S 03°17'38,5"; W 059°55'47,9"), e na Praia Grande no rio Negro (S 03°02'18,9"; W 060°32'47,7"). Em oito pontos em cada ambiente foram marcados cinco talos com folhas (CF) e brotos sem folha (SF), para medir a altura e o número de folhas durante 11 meses. Na fase terrestre foram coletados todos os indivíduos das duas espécies presentes em 1m<sup>2</sup> (n=10), para a determinação da biomassa seca. A densidade dos talos foi obtida pela diferença entre o peso fresco e peso seco de cinco talos de cada ponto (n = 50). Para a determinação de Ma e Mi nos tecidos das plantas, 10 plantas de cada espécie foram coletadas e feitas amostras compostas. Os talos CF de *M. arborescens* apresentaram maior taxa de crescimento em relação a *M. linifera* (F = 4,85; p < 0,05), porém, a taxa de crescimento dos brotos não diferiu entre as espécies (F = 3,22 p > 0,05). A biomassa entre as espécies tampouco diferiu significativamente (F = 0,22; p > 0,05). A densidade dos talos foi maior em *M. arborescens* (0.10g/m<sup>3</sup>) do que em *M. linifera* (0,05g/m<sup>3</sup>). A floração e frutificação ocorrem em dois picos, um na fase aquática e outro na terrestre. Durante a inundação a concentração de nutrientes sofreu redução de até 23% (Ma) e 27% (Mi) em *M. arborescens*; e de 14,21% (Ma) e 32,72% (Mi) em *M. linifera*; houve também redução na clorofila nas folhas das espécies (menos de 10%). Os resultados indicam que a espécie *M. arborescens* não apresenta restrições de crescimento no igapó. Investigações detalhadas sobre a evolução e genética dessas duas espécies são necessárias para poder elucidar sua distribuição diferencial nas áreas alagáveis amazônicas.

## Abstract

### **Ecophysiological and growth attributes comparison of the aquatic herbaceous *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott in contrasting floodplain typologies in central Amazon.**

The flood pulse of Amazonian rivers imposes on organisms that inhabit the floodplains, the alternation between a water phase and a terrestrial phase. In response to periodic flooding, plants have developed adaptations and specific growth patterns. *Montrichardia arborescens* (L.) Schott is an aquatic herb occurring in nutrient-poor floodplain (igapós), while *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott occurs in nutrient-rich floodplain (várzeas). This study aimed to compare the two species over a hydrological cycle, the growth rates, density of stems, biomass, phenology, and chlorophyll content. It was measured the macronutrient (Ma) and micronutrients (Mi) of the species in aquatic and terrestrial phases. The study was conducted in Curari, in the Solimões River (S 03 ° 17'38, 5 "W 059 ° 55'47, 9"), and Praia Grande on the Rio Negro (03 ° 02'18 S, 9 "; W 060 ° 32'47, 7 "). At eight points in each environment were scored five stems with leaves (CF) and shoots without leaves (SF) to measure the height and number of leaves during 11 months. In the terrestrial phase were collected all individuals of two species in 1m<sup>2</sup> (n = 10) for the determination of dry biomass. The density of stems was established by the difference between fresh height and dry height of five stems at each point. (n = 50). For the determination of Ma and Mi in tissues plants, 10 plants of each species were collected and made composite samples. The stems of *M. arborescens* showed higher growth rate comparing to *M. linifera* (F = 4.85, p <0.05), but the growth rate of shoots did not differ between species (F = 3.22 p > 0.05). The biomass among species was not significantly different (F = 0.22, p > 0.05). The stem density was higher in *M. arborescens* (0.10g/m<sup>3</sup>) than in *M. linifera* (0.05 g/m<sup>3</sup>). Flowering and fruiting occur in two peaks, one in phase aquatic and another in the terrestrial phase. There was little reduction in chlorophyll (less than 10%) in the species during flooding. There was also a reduction in nutrient concentrations of 23% (Ma) and 27% (Mi) in *M. arborescens*, and 14.21% (Ma) and 32.72% (Mi) in *M. linifera*. There were differences in the pattern of growth and size structure. The results indicate that the species *M. arborescens* has no restrictions for growth in igapó. Detailed investigations on the evolution and genetics of these two species are required which may elucidate its differential distribution in Amazonian floodplains.

## Sumário

Lista de Figuras.....	viii
Introdução geral.....	9
Objetivo geral.....	12
Objetivos específicos.....	12
Material e Métodos.....	12
Área de estudo.....	12
Espécies de estudo.....	15
Capítulo 1.....	17
Abstract.....	18
Resumo.....	19
Introdução.....	20
Material e Métodos.....	23
1 – Área de estudo e coleta de dados.....	23
Análises estatísticas.....	24
Resultados.....	25
1. Crescimento.....	25
2. Biomassa e densidade dos talos.....	28
Discussão.....	29
Conclusão.....	32
Capítulo 2.....	37
Abstract.....	38
Resumo.....	49
Introdução.....	40
Material e Métodos.....	42
Análise estatística.....	44
Resultados.....	46
1.Fenologia, concentração de clorofila e composição química de <i>M. arborescens</i> ...45	
2. Fenologia, concentração de clorofila e composição química de <i>M. linifera</i> .....48	
Discussão.....	52
Síntese.....	61
Referências bibliográficas.....	64
Apêndice.....	72

## Lista de Figuras

Figura 1 – Mapa de localização dos sítios de estudo. Círculos amarelos representam os pontos de coleta nos dois sítios de estudo. Fonte: Imagem Landsat cedida pelo INPE e georeferenciada por Keilah M. Nascimento.....	14
Figura 2 Média mensal da flutuação do nível do rio do ano de 2008 (cm).....	15
Figura 1 – Desenho mostrando a altura do talo. Fonte: Virtual Field Herbarium.....	24
Figura 2 - Taxa de crescimento dos talos (CF) de <i>M. linifera</i> e <i>M. arborescens</i> em um período de 11 meses, em relação à curva de flutuação do nível da água; $p < 0,05$ ; barras indicam erro padrão.....	25
Figura 3 - Altura dos talos (CF) de <i>M. linifera</i> e <i>M. arborescens</i> , durante 11 meses. ....	26
Figura 4 - Taxa de crescimento dos brotos (SF) de <i>M. linifera</i> e <i>M. arborescens</i> , em um período de 11 meses. $p > 0,05$ ; barras indicam erro padrão.....	27
Figura 5 - Altura do talo dos brotos (SF) de <i>M. linifera</i> e <i>M. arborescens</i> , em um período de 11 meses.....	27
Figura 6 - Biomassa (g/m <sup>2</sup> ) de diferentes categorias de material de <i>M. linifera</i> e <i>M. arborescens</i> . Letras diferentes indicam diferenças significativas ( $p > 0.05$ ).....	28
Figura 1 - Desenho de <i>M. linifera</i> mostrando a posição da folha mais velha. Fonte: Virtual field herbarium.....	44
Figure 2 - Número de inflorescências e infrutescências de <i>M. arborescens</i> , em um período 10 meses. * = dados não coletados. Dados de nível da água obtidos pela Agência Nacional de Águas - ANA. ....	45
Figura 3 – Número total de folhas e de folhas mortas em <i>M. arborescens</i> , durante um período de sete meses, * = depois da cheia.....	46
Figura 4 - Relação entre a concentração de clorofila nas folhas de <i>M. arborescens</i> e <i>M. linifera</i> e os índices de clorofila obtidos pelo ClorofiLOG. ▲ representa valores de <i>M. linifera</i> e □ representa valores de <i>M. arborescens</i> .....	47
Figura 5 - Média da concentração de clo total das folhas de <i>M. arborescens</i> , durante seis meses. Barras indicam desvio padrão.....	48
Figure 6 - Número de inflorescências e infrutescências de <i>M. linifera</i> , em um período 10 meses. * = dados não coletados.....	49
Figura 7 – Número total de folhas e de folhas mortas em oito pontos de <i>M. linifera</i> , durante um período de sete meses, * = depois da cheia.....	49
Figura 8 - Média das concentrações de clo total nas folhas <i>M. linifera</i> , durante seis meses. Barras indicam desvio-padrão.....	50



## Introdução Geral

Uma característica peculiar do rio Amazonas e seus tributários é a ocorrência de um pulso de inundação regular, anual (Junk *et al.* 1989), que leva à formação de extensas áreas inundáveis com uma área de cobertura calculada entre, aproximadamente, 400.000 km<sup>2</sup> e 518.000 km<sup>2</sup> (Irion *et al.* 1997, Melack e Hess 2010).

A sazonalidade da precipitação nas cabeceiras dos grandes rios amazônicos confere um período de seca e de chuva durante o ano que resulta em uma fase de inundação previsível. Diante disto, os organismos que habitam as planícies inundadas por esses rios são submetidos a uma fase terrestre, na qual a coluna de água sofre forte redução, e uma fase aquática, na qual a planície alagável e o rio podem ser considerados uma só unidade (Junk 1997). Nessas áreas a inundação é o principal fator ecológico que influencia o crescimento, desenvolvimento e reprodução dos organismos (Junk *et al.* 1989).

Na Amazônia as várzeas são áreas inundadas por rios de água branca ricas em nutrientes e em sedimentos em suspensão, o que lhes confere riqueza nutricional e alta produtividade. Já os igapós são ambientes que recebem inundação de rios de águas pretas ou clara, pobres em nutrientes e com pH ácido, sendo, portanto, pouco produtivos (Prance 1989).

Entre os organismos que habitam as áreas alagáveis, as herbáceas aquáticas formam um grupo fundamental na dinâmica dos ecossistemas inundáveis devido a sua capacidade de alterar os padrões de deposição de nutrientes (Schulz *et al.* 2003; Nurminen e Horppila 2009), de atuar no ciclo dos elementos (Pierini & Thomaz 2004, Bento *et al.* 2007), além de servir de habitat para animais da biota aquática (Piedade *et al.* 2010a). Essas plantas agregam componentes de diferentes grupos taxonômicos, sendo genericamente denominadas de “macrófitas aquáticas”. Conforme Cook (1974), esse termo abrange plantas “cujas partes fotossinteticamente ativas estão permanentemente ou por alguns meses a cada ano submersas ou flutuantes na coluna de água, incluindo samambaias, musgos, hepáticas e algumas macroalgas”.

Ao longo da evolução as plantas aquáticas retornaram do ambiente terrestre para o aquático e desenvolveram diversas adaptações para esse ambiente, assim como diferentes formas de vida (Sculthorpe 1985). Elas podem ser emergentes fixas ao substrato com a parte aérea em contato com o ar; enraizadas com folhas flutuantes; submersas e flutuantes não enraizadas (Sculthorpe 1985, Cook 1996). Essas plantas ocupam as porções mais baixas do gradiente de inundação e toleram as restrições impostas pela inundação, como a redução do

oxigênio disponível, por mais de 230 dias por ano (Junk 1989). Dessa forma, podem ser considerados os organismos mais bem adaptados ao ambiente alagável.

Em comparação com as plantas terrestres as herbáceas aquáticas possuem baixa variabilidade taxonômica e ampla distribuição (Cook 1974). A distribuição da vegetação aquática está normalmente associada à capacidade de dispersão em larga escala de propágulos sexuados, à reprodução assexuada que facilita a viabilidade em ambientes estressantes e à seleção de espécies com ampla faixa de tolerância para conseguir se estabelecer em diferentes condições (Santamaría 2002). Da mesma forma, diferentemente das plantas arbóreas, elas possuem ciclos de vida curtos e respondem mais rapidamente a alterações no ambiente (Junk e Piedade 1997).

A interação de fatores como frequência, magnitude e previsibilidade dos regimes de inundação resultaram na seleção de organismos adaptados a inundação ao longo da evolução (Junk 1997, Lytle e Poff 2004). As adaptações das plantas tanto arbóreas quanto herbáceas tipicamente envolvem alterações morfológicas como formação de raízes adventícias, tecidos aerênquima, lenticelas. Envolvem ainda mudanças fisiológicas como diminuição do metabolismo e sincronização das fases do ciclo de vida como reprodução, perda foliar e crescimento em resposta a inundação (Parolin *et al.* 2004).

As adaptações fisiológicas podem variar entre as espécies tanto devido a diferenças genéticas (De Simone 2002) quanto em função da disponibilidade dos recursos ambientais (Parolin 2001). Sabe-se que a acidez e a pobreza nutricional das áreas de igapó são características limitantes para o estabelecimento e desenvolvimento das macrófitas aquáticas e isso se reflete em diferenças na composição, densidade e baixa riqueza de herbáceas aquáticas no igapó em comparação com as áreas de várzea (Piedade e Junk 2000). Dessa forma, possivelmente espécies de herbáceas aquáticas que ainda persistem nas áreas de igapó apresentam respostas fisiológicas que envolvem, por exemplo, a capacidade fotossintética e o crescimento, diferentes daquelas de ocorrência na várzea.

Sob condições favoráveis de nutrientes as herbáceas aquáticas podem apresentar altas taxas de crescimento e produtividade (Thomaz e Bini 2003). No entanto, outros fatores podem influenciar os padrões de crescimento como luminosidade, temperatura, pH, alcalinidade, salinidade, competição e velocidade da corrente (Lacoul e Freedman 2006). Com isso, diferenças nas características das várzeas e igapós como a concentração de nutrientes e pH podem influenciar a ocorrência e o crescimento das herbáceas aquáticas.

A flutuação do nível do rio é outro fator interveniente nas taxas de crescimento das herbáceas aquáticas, de tal forma que muitas espécies crescem em sincronia com a elevação

do nível da água (Thomaz e Bini 2003). Esse padrão de crescimento pode ser desencadeado por diferentes estratégias adaptativas. Varias espécies crescem durante a subida das águas como resultado da incorporação de nutrientes na cheia como *Nymphoides indica* (L.) O. Kuntze (Meneses et al. 1993), ou para manter as partes fotossintéticas em contato com o ar como *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Piedade 1993), *Oryza grandiglumis* (Doell) Prod e *O. glumaepatula* Steud (Rubim 1995).

A inundaç o tamb m afeta outros aspectos fisiol gicos nas herb ceas aqu ticas como a concentra o de clorofila (Chen 2005, Macek 2006) e a incorpora o de nutrientes (Pezeshki 2001). Sabe-se que para a produ o de clorofila s o necess rios elementos essenciais como nitrog nio e magn sio (Taiz e Zeiger 2004) e estudos com  rvores nas  reas alag veis mostram que a incorpora o de nutrientes corresponde   quantidade dispon vel dos elementos no ambiente (Klinge *et al.* 1983, Klinge *et al.* 1984). Considerando esses aspectos   de se esperar que a mesma esp cie ou de esp cies congen ricas de herb ceas aqu ticas em ambientes inund veis com f sico-qu mica contrastante apresentem diferentes respostas fisiol gicas   inunda o.

As  reas alag veis da Amaz nia, especialmente as v rzeas pela sua elevada fertilidade, v m sendo constantemente desmatadas para expans o da agropecu ria (Perin *et al.* 2009) e amea adas nos  ltimos anos pela constru o de barragens nos rios que alteram o regime de inunda o (Tundisi 2007). Entender como os organismos desenvolveram diferentes adapta es   inunda o e a ambientes alag veis com diferente f sico-qu mica pode dar subs dios aos esfor os conservacionistas para manter a biodiversidade em ambientes inund veis alterados, uma vez que s o essas adapta es e sua amplitude que ir o determinar se um organismo pode sobreviver  s altera es promovidas pelo homem nesses ambientes (Lytle e Poff 2004). Al m disso, relacionar o regime de inunda o com as respostas adaptativas de herb ceas filogeneticamente pr ximas pode responder se determinada caracter stica est  relacionada com a sua ocupa o das esp cies no ambiente e assim ajudar a entender a distribu o do grupo em quest o.

## Objetivo geral

O presente trabalho objetivou comparar o comportamento das herbáceas aquáticas *Montrichardia arborescens* e *M. linifera* em seus ambientes naturais de ocorrência, por meio da análise de parâmetros de crescimento e características ecofisiológicas e fenológicas ao longo de um ciclo hidrológico na Amazônia Central.

## Objetivos específicos

- Comparar as taxas de crescimento, biomassa seca e densidade dos talos de *M. arborescens* e *M. linifera* ao longo de um ciclo hidrológico.
- Caracterizar a fenologia reprodutiva e vegetativa de *M. arborescens* e *M. linifera* durante um ciclo hidrológico.
- Determinar a concentração de nutrientes das herbáceas e comparar a concentração de clorofilas *a*, *b* e *total* de *M. arborescens* e *M. linifera* ao longo de um ciclo hidrológico.

## Material e Métodos

### Área de Estudo

As coletas de dados no campo foram realizadas no período de novembro de 2009 a novembro de 2010. O estudo foi realizado em dois sítios, no Curari (S 03°17'38,5"; W 059°55'47,9") subdistrito do município de Iranduba / AM localizado no rio Solimões, distante 17 km da cidade de Manaus, e na Praia Grande localizada no município de Novo Airão, no rio Negro (S 03°02'18,9"; W 060°32'47,7"), distante 48 km da cidade de Manaus (Figura 1).

O Solimões é um típico representante de rios de águas brancas da região Amazônica. Conforme a média de dados compilados por Furch e Junk (1997), a água do rio Solimões apresenta valores médios de pH variando entre 6,7 e 6,9 e possui uma quantidade alta dos principais cátions. Ao contrário, a água do rio Negro é pobre em nutrientes, possui coloração preta devido à alta concentração de substâncias húmicas e fúlvicas dissolvidas e o pH varia entre 3,6 - 5,8 dependendo do local e da época do ano (Goulding *et al.* 1988). O clima da região é quente e úmido com uma estação chuvosa nos períodos de dezembro a abril e uma estação seca entre os meses de agosto a outubro (Iron *et al.* 1997).

O pulso de inundação submete as áreas inundáveis da Amazônia a um período de alagamento de mais de 270 dias, com uma amplitude média da altura da coluna de água podendo atingir até 10 m (Iron *et al.* 1997). A figura 2 mostra a média de elevação do nível

do rio Negro no ano de 2008, com base nos dados fornecidos pelo Serviço Geológico do Brasil, com um período de cheia do rio nos meses entre maio a julho e de seca nos meses de outubro a dezembro.

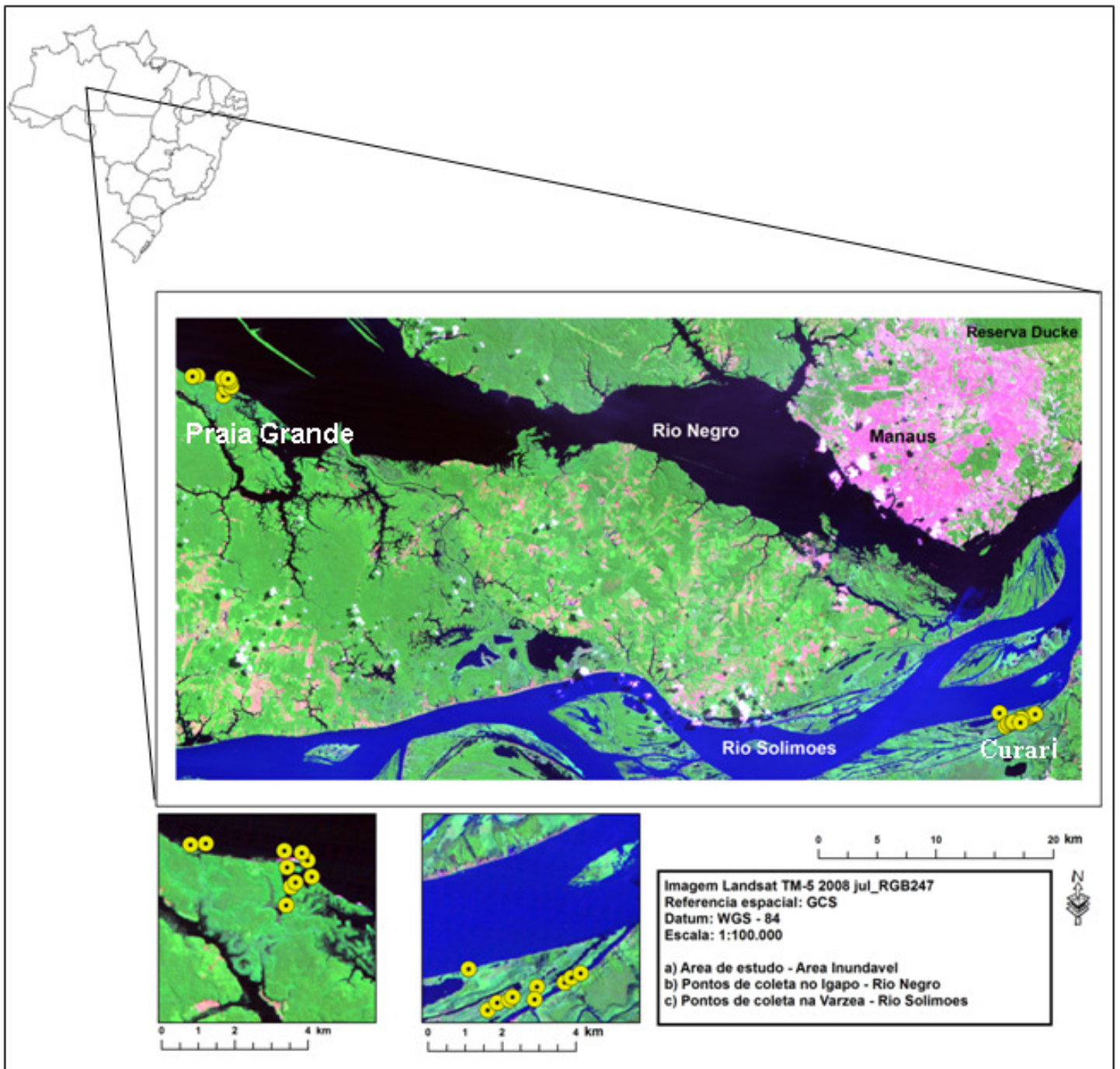


Figura 3 – Mapa de localização dos sítios de estudo. Círculos amarelos representam os pontos de coleta nos dois sítios de estudo. Fonte: Imagem Landsat cedida pelo INPE e georeferenciada por Keilah M. Nascimento.

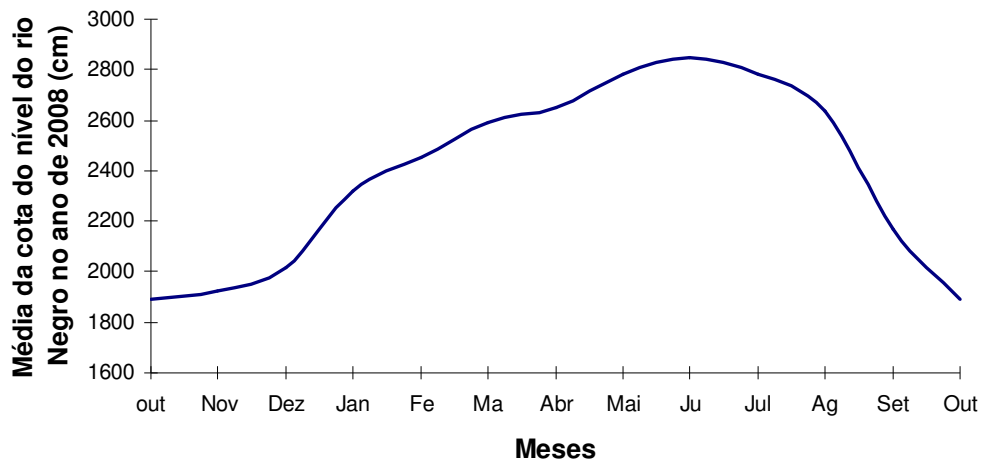


Figura 4 Média mensal da flutuação do nível do rio do ano de 2008 (cm). Fonte: Serviço Geológico do Brasil.

#### Espécies de Estudo

O gênero *Montrichardia*, da família Araceae possui duas espécies descritas *Montrichardia arborescens* (L.) Schott e *M. linifera* (Arruda) Schott (Apêndice A). Ambas as espécies são rizomatosas com reprodução sexuada e assexuada por propagação vegetativa, formando grupamentos denominados aningais que podem ou não ser monoespecíficos (Junk e Piedade 1997). Os aningais servem de abrigo para peixes (Lucas 2008) e outros animais da biota aquática e de local de desova de jacarés (observação pessoal). *M. linifera* se distribui nas regiões tropicais (Mayo *et al.* 1997), ocorrendo no Suriname e nos estados brasileiros do Piauí, Rio de Janeiro, Amazonas, Amapá (Macedo *et al.* 2005) e Pará (Amarante *et al.* 2009). *M. arborescens* ocorre na Venezuela (Gordon *et al.* 2003), Guiana Francesa (Barabé 2001), e no Brasil nos estados de Roraima (Cunha - Santinho 2002), Amazonas e Pará (Lucas 2008). Morfologicamente as plantas podem ser distinguidas pelo número de nervuras nas folhas, *M. arborescens* apresenta três nervuras secundárias e *M. linifera* apresenta entre cinco e seis nervuras secundárias (Jonker - Verhoef e Jonker 1953).

Apesar de existirem no gênero *Montrichardia* duas espécies descritas, alguns trabalhos como Junk (1989) e Junk e Piedade (1997) consideram a existência de apenas uma espécie, *Montrichardia arborescens*, na Amazônia. Além disso, foram verificadas algumas identificações conflitantes das duas espécies nas coleções do herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus / AM (observação pessoal). Com isso, a distribuição atualmente atribuída às duas espécies pode não corresponder à realidade de campo, em

decorrência de possíveis identificações taxonômicas imprecisas da espécie, tanto na literatura quanto nas coleções botânicas.

*M. linifera* e *M. arborescens* (Figuras A e B, Apêndice) possuem flores do tipo espádice e fruto carnoso (Jonker - Verhoef e Jonker 1953). Barabe e Lacroix (2000) descreveram a inflorescência de *M. arborescens* contendo flores unissexuadas sem um perianto, pistilos localizados na parte basal da inflorescência e flores estaminadas na parte apical, possuindo uma zona estreita entre as flores masculinas e as flores femininas, formada por flores atípicas. A inflorescência de *M. linifera* ainda não foi descrita na literatura.

Para o presente estudo amostras de *M. arborescens* e *M. linifera* foram identificadas, coletadas e depositadas na coleção do herbário do INPA com os respectivos números de identificação 239592 e 239593.



PANTOJA, P.O & PIEDADE, M.T.F. 2011. Atributos de crescimento de duas herbáceas aquáticas da Amazônia Central: *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott (Araceae) em ambientes alagáveis com físico - química contrastante. Manuscrito formatado para *Biota Neotropica*.

**Atributos de crescimento de duas herbáceas aquáticas da Amazônia Central: *M. linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott (Araceae) em ambientes alagáveis com físico - química contrastante**

**Título resumido: *M. arborescens* e *M. linifera* em diferentes tipologias alagáveis**

**Pauline Oliveira Pantoja<sup>1</sup> e Maria Teresa Fernandez Piedade<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-graduação em Ecologia.

<sup>2</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Centro de Pesquisas em Biologia Aquática. Grupo Maua (Projeto INPA/Max-Planck)

\*Autor para correspondência: paulineop@gmail.com

Manuscrito submetido para a categoria artigo.

#### **Abstract**

**(Pantoja, P.O & Piedade, M.T.F., Growth attributes of two Central Amazon's aquatic herbaceous *M. linifera* (Arruda) Schott and *M. arborescens* (L.) Schott in flooded environments with contrasting physical – chemical).** The plants in the Amazonian floodplains can respond to flooding developing different adaptations and growth patterns. *M. arborescens* (L.) Schott is an aquatic herbaceous plant present in the nutrient-poor floodplains (igapós) while *M. linifera* (Arruda) Schott occurs in nutrient-rich floodplains (várzeas). The aim of the present study was to compare the growth rates of both species in their natural environments during a hydrological cycle, as well as the density of stems/m<sup>2</sup> and dry biomass. The study was conducted in Curari (S 03°17'38,5"; W 059°55'47,9") in the Solimões river, and in Praia Grande (S 03°02'18,9"; W 060°32'47,7") in Negro river. In eight plots in each environment five stems with leaves (CF) and five stems without leaves (SF) were labeled for height measurement over an 11 month period. In 10 plots five stems were collected for analysis of wood density; during the terrestrial phase all the individuals within 1m<sup>2</sup> (n=10) were collected for biomass determination. Density of stems/m<sup>2</sup> was determined in four squares (1m<sup>2</sup>) per plot (n=40). The CF of *M. arborescens* showed higher growth rate comparing to *M. linifera* (p <0.05). The growth rates of SF did not differ between species (p > 0.05) as well as biomass and density of stems/m<sup>2</sup>. The stems' density was higher in *M. arborescens* (0.10 g/cm<sup>3</sup>) than in *M. linifera* (0.05 g/cm<sup>3</sup>). The species differ in growth pattern and size structure. *M. arborescens* has no restrictions on growth related to the mineral deficiency of the igapó.

**Key – words:** várzea, igapó, macrophytes, density

## Resumo

(Pantoja, P.O & Piedade, M.T.F., Atributos de crescimento de duas herbáceas aquáticas da Amazônica Central: *M. linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott (Araceae) em ambientes alagáveis com físico - química contrastante). As plantas das áreas inundáveis amazônicas podem responder a inundações desenvolvendo diferentes adaptações e padrões de crescimento. *M. arborescens* é uma herbácea aquática presente nas áreas alagáveis pobres em nutrientes (igapós) e *M. linifera* ocorre nas áreas ricas em nutrientes (várzeas). O objetivo do presente trabalho foi comparar as taxas de crescimento, a densidade de talos/m<sup>2</sup> e a biomassa seca das duas espécies em seus ambientes naturais durante um ciclo hidrológico. O estudo foi realizado no Curari (S 03°17'38,5"; W 059°55'47,9"), rio Solimões, e na Praia Grande (S 03°02'18,9"; W 060°32'47,7"), rio Negro. Em oito pontos em cada ambiente foram marcados cinco talos com folhas (CF) e cinco sem folhas (SF), para medição da altura, durante 11 meses. Durante a fase terrestre, foram coletados cinco talos para análise da densidade e coletados todos os indivíduos inteiros em 1m<sup>2</sup> para a obtenção da biomassa (n=10) em 10 pontos amostrais. A densidade de talos/m<sup>2</sup> foi determinada em quatro quadrados (1m<sup>2</sup>) por ponto (n=40). Os CF de *M. arborescens* apresentaram maior taxa de crescimento em relação a *M. linifera* (p < 0,05). As taxas de crescimento dos SF não diferiram entre as espécies (p > 0,05), assim como a biomassa e a densidade de talos/m<sup>2</sup>. A densidade dos tecidos dos talos foi maior em *M. arborescens* (0,10g/cm<sup>3</sup>) do que em *M. linifera* (0,05g/cm<sup>3</sup>). As espécies apresentam diferenças no padrão de crescimento e porte estrutural. *M. arborescens* não apresentou restrições de crescimento relacionáveis à pobreza nutricional do igapó.

**Palavras – chave:** várzea, igapó, macrófita, densidade.

## Introdução

Todos os organismos são afetados no seu desenvolvimento por fatores limitantes do ambiente, sejam estes bióticos ou abióticos (Schulze et al. 2002). Para as plantas que vivem em ambientes que alagam a principal limitação é a diminuição da disponibilidade de oxigênio (Kozłowski 1997, Larcher 1995, Cronk & Fennessi 2001).

A hipoxia ou anoxia, que correspondem às condições de insuficiência e deficiência de oxigênio, respectivamente, ocorrem pelo fato de que a difusão do oxigênio na água é menor do que no ar, já que este gás possui uma baixa solubilidade na água ( $0,03 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ), o que dificulta as trocas gasosas entre os poros do solo e as raízes (Ponnamperuma 1972, Schulze et al. 2002). Além disso, o pouco oxigênio no solo saturado é rapidamente consumido pela respiração de raízes e microorganismos, o que propicia a diminuição do potencial de oxidação-redução do solo (Pezenski 2001). O resultando é a disponibilidade de formas oxidadas de elementos que tornam o ambiente estressante ou tóxico para as plantas (Ponnamperuma 1979).

Quando a inundação ocorre por um longo período, a ausência de oxigênio induz as plantas a trocarem a respiração pelas mitocôndrias e realizarem a síntese de energia por fermentação e glicólise que demanda alta energia e gera produtos tóxicos como ácido lático e etanol (Lacher 1995). Devido a isto, comumente as reações anabólicas nas plantas como o crescimento são afetadas (Schulze et al. 2002). O crescimento desempenha um importante papel em nível da população, uma vez que o tamanho do indivíduo pode influenciar o início do período reprodutivo da espécie (Lacey 1986), atuando também na habilidade competitiva por espaço e nutrientes entre as plantas (Hutchings & Budd 1981). Dessa forma, a persistência das plantas em ambientes submetidos à inundação ou saturados de água está relacionada ao desenvolvimento de adaptações morfológicas e fisiológicas complexas selecionadas ao longo da evolução (Crawford & Braendle 1996), que as tornaram tolerantes a tais condições (Harborne 1989).

As plantas que colonizam ambientes inundáveis desenvolvem estruturas morfológicas adaptativas que aumentam a tolerância à inundação, por exemplo, raízes adventícias, lenticelas, tecidos aerênquima, assim como a diminuição do metabolismo (Kozłowski 1984, Parolin et al. 2004). Apesar disso, normalmente exibem diminuição nas taxas de crescimento da parte aérea devido à reduzida assimilação de carbono (Kozłowski 1984, Davies & Flore 1986).

Em se tratando de áreas alagáveis por rios amazônicos, o principal fator que influencia o ciclo de vida dos organismos, seu crescimento e incorporação de carbono e, conseqüentemente, a estrutura das comunidades é o pulso de inundação regular anual (Junk et al. 1989). A alternância entre as fases aquática e terrestre imposta à vegetação levou à evolução, nesses ambientes, de uma flora extremamente adaptada a essas condições extremas (Piedade et al. 2010b).

As áreas inundadas pelos rios de água branca possuem elevada disponibilidade de nutrientes e são chamadas de várzeas, enquanto que aquelas associadas aos rios de água preta, pobres em nutrientes, são denominadas de igapós (Prance 1980). Nas várzeas a quantidade de oxigênio disponível diminui ainda mais devido a altas taxas de decomposição durante o período da cheia (Parolin et al. 2004). Nos igapós, além das limitações provenientes da inundação, as plantas vivem sobre stress adicional devido aos reduzidos recursos nutricionais e pH ácido (Piedade et al. 2010b).

Em geral, as plantas adaptadas à baixa disponibilidade de nutrientes no ambiente apresentam crescimento lento, pois alocam mais energia para defesa química e formação de reservas a fim de conservar os escassos nutrientes (Chapin III 1991). Para árvores habitando as áreas alagáveis amazônicas diferenças de crescimento relacionadas à fertilidade da tipologia alagável já foram evidenciadas. O crescimento é menor para as espécies arbóreas no igapó, em comparação àquelas da várzea (Klinge et al. 1983), para espécies diferentes (Fonseca Júnior et al. 2009), e também para a mesma espécie crescendo nos dois ambientes (Schöngart et al. 2005).

Para as herbáceas aquáticas das áreas alagáveis amazônicas, os padrões de crescimento diferem daqueles observados para as árvores, e são fortemente ligados ao ciclo de vida das espécies, em geral curtos, e seu hábito (Junk & Piedade 1977). Estudos de crescimento, biomassa e produtividade primária foram realizados em áreas de várzea com algumas plantas flutuantes como *Salvinia auriculata* Aubl e *Pistia stratiotes* L. (Junk & Howard - Williams 1984), e especialmente com gramíneas como, *Hymenachne amplexicaulis* Rudge Ness (Junk & Piedade 1993, Costa 2005), *Oryza grandiglumis* (Rubim 1995) e *Paspalum fasciculatum* Willd. ex (Conserva & Piedade 2001). A biomassa produzida é muito elevada e o crescimento é intenso como observado para *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock que tem o crescimento positivamente relacionado com o aumento do nível da água (Piedade et al. 1991).

Trabalhos monitorando o crescimento e a biomassa de espécies de herbáceas aquáticas em áreas de igapó são escassos. Uma exceção é o estudo de Rubim (1995) que comparou a produção de biomassa da espécie *Oryza glumaepatula* em áreas de várzea e de igapó e não

encontrou diferenças significativas na biomassa e crescimento dessa espécie nos dois ambientes, indicando a necessidade de estudos mais detalhados de espécies ou pares congêneros ocorrendo na várzea e igapó.

Nas várzeas amazônicas cerca de 400 espécies de macrófitas aquáticas foram identificadas (Junk & Piedade 1993), enquanto que nas áreas de igapó apenas 10% desse total foram catalogados (Piedade et al. 2010a). Diante disso, há mais estudos referentes às herbáceas aquáticas da várzea. Entretanto os estudos da ecologia, biologia e ciclos de crescimento de herbáceas aquáticas amazônicas ainda podem ser considerados modestos. Menos de 5% das espécies de herbáceas aquáticas da várzea e igapó foram estudadas, principalmente gramíneas, devido a sua importância ecológica decorrente da alta incorporação de carbono e elevadas densidade (Junk & Piedade 1997). Outras herbáceas aquáticas de igual relevância e ocorrendo na várzea e igapó são as espécies do gênero *Montrichardia* (Araceae) conhecidas popularmente como aningas.

Duas espécies de *Montrichardia* são descritas para a região, embora ainda existam problemas taxonômicos para o grupo. *Montrichardia linifera* ocorre predominantemente nas várzeas amazônicas e *M. arborescens* (L.) Schott é a espécie congênica cuja distribuição parece estar predominantemente relacionada aos igapós. *M. linifera* (Arruda) Schott pode ser emergente fixa ao substrato ou, eventualmente, formar ilhas flutuantes chamadas de matupás (Junk & Howard-Williams 1984), o que não é observado em *M. arborescens* (observação pessoal).

Embora as duas espécies sejam frequentes nas áreas alagáveis, existe pouca informação sobre sua ecologia na literatura. Essas espécies desempenham um importante papel ecológico como habitat de peixes (Lucas 2000), tendo ainda um destacado papel coadjuvante na sucessão vegetal nesses ambientes (Junk e Piedade 1997). Por outro lado, os agrupamentos dessas espécies vêm sendo intensivamente destruídos, para dar lugar a atividades agrícolas, entre outras, especialmente nas várzeas, onde a elevada fertilidade contribui para uma maior ocupação humana (Junk 2000). Assim, estudos sobre essas duas espécies se mostram fundamentais.

Diante disso, o presente trabalho objetivou comparar o comportamento de *M. arborescens* e *M. linifera* habitando tipologias alagáveis amazônicas contrastantes, ao longo de um ciclo hidrológico, por meio da análise das taxas de crescimento, biomassa e densidade de talos.

## Material e Métodos

### 1. Área de estudo e coleta de dados

Nas áreas de estudo do Curari, (várzea) no rio Solimões (S 03°17'38,5"; W 059°55'47,9") e na Praia Grande (igapó) (S 03°02'18,9"; W 060°32'47,7"), foram estabelecidos 16 pontos amostrais, oito em cada ambiente, em aningaís fixos ao substrato com distância mínima de 300m entre si.

Nos dois ambientes, em cada ponto amostral foram marcados cinco talos de aninga com folhas (CF) com altura média de 1,09m na várzea (desvio padrão  $\pm 0,23$ ) e 0,96m (desvio padrão  $\pm 0,25$ ) no igapó. A altura dos talos marcados foi medida em intervalos de 30 dias. Durante os meses de cheia (maio, junho e julho) ocorreu a submersão total das plantas e não foi possível medir a altura. Considerou-se a altura do talo a partir da base da planta no solo até a última bifurcação das folhas (Figura 1).

Adicionalmente, em cada ponto foram marcados cinco talos jovens sem folhas (SF), denominados de brotos. A altura do talo dos brotos foi considerada a partir da base da planta no solo até a ponta do talo. Os brotos e os talos CF marcados no mesmo ponto tinham uma distância de no mínimo 4m entre si. Em cada ponto foi determinada a densidade de talos por m<sup>2</sup> depositando nos estandes quatro quadrados de 1m<sup>2</sup> distantes dois metros entre si e três metros a partir da borda do aningal ( $n=40$ ). Em cada um dos quadrados foi contado o número total de talos de aninga presentes. A partir de abril, a profundidade da coluna da água, em cada ponto, foi medida em três pontos equidistantes de cada aningal para se obter uma média da altura da inundação e relacionar o valor obtido aos dados de flutuação do nível do rio fornecidos pela Agência Nacional de Águas – ANA.

Para obter a biomassa das espécies, no pico da seca de 2009, mês de novembro, foram estabelecidos 10 pontos em cada um dos sítios amostrais, na várzea e no igapó. Em cada um desses pontos foi delimitado um quadrado (1m<sup>2</sup>) distante 9m da borda do aningal tendo sido retirados todos os indivíduos dentro dos quadrados. As amostras coletadas foram acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório de ecofisiologia do Projeto INPA/Max-Planck, em Manaus / AM. O material foi lavado e separado em compartimentos (rizomas, folhas e talos), e levado para secar em estufa de ventilação forçada (marca Memmert, Alemanha), a 100° C até peso constante. Posteriormente, os diferentes compartimentos foram pesados separadamente para obtenção do peso seco.

Para a obtenção da densidade dos tecidos de *M. arborescens* e *M. linifera* foram coletados de cinco indivíduos maiores de 3m de altura, amostras de cinco talos de 10 cm de

comprimento em todos os pontos. Cada talo foi imerso em um vaso de vidro com água, e este, conectado a um recipiente volumétrico; a quantidade de água deslocada para o recipiente corresponde ao volume da amostra. Posteriormente, cada amostra foi colocada para secar em estufa de ventilação forçada (marca Memmert, Alemanha), 100° C até peso constante. A densidade foi obtida da relação entre o peso seco e volume fresco de cada talo.

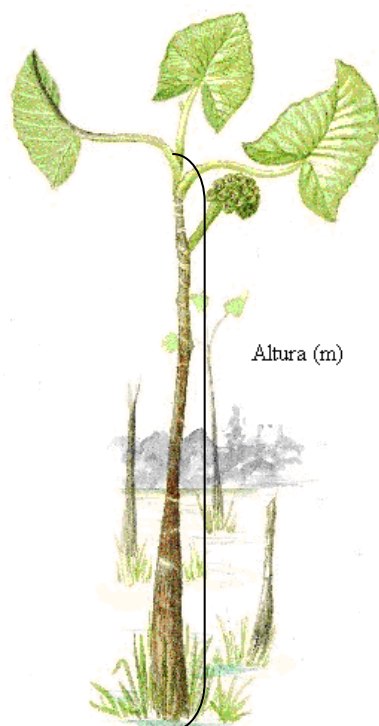


Figura 1 – Desenho mostrando a altura do talo. Fonte: Virtual Field Herbarium.

### **Análises Estatísticas**

A diferença entre as taxas de crescimento de *M. linifera* e *M. arborescens* foi testada por uma análise de variância de medidas repetidas (Anova mr). Para determinar se há diferença de biomassa e densidade dos talos entre as espécies foi realizado um teste T.

Para verificação dos pressupostos do modelo normalidade e homogeneidade da variância foi feita por meio de gráficos dos valores residuais contra os valores preditos, e contra as variáveis independentes como sugerido por Zuur et al. (2009). A esfericidade da matriz de dados foi testada pelo teste de Machley. Quando a homogeneidade residual foi violada foi usado o método de mínimos quadrados generalizados (GLS) que leva em conta o efeito da heterocedasticidade sobre as estimativas dos parâmetros. Devido à morte de talos em alguns pontos, dois talos marcados de cada ponto foram excluídos na análise estatística para que houvesse igualdade de número de observações por ponto. Todos os testes foram feitos no programa estatístico R versão 2.8.1.



## Resultados

### 1.Crescimento

A taxa de crescimento média dos talos CF de *M. arborescens* foi maior do que a taxa de crescimento dos talos de *M. linifera* (Figura 2; teste F = 4.85;  $p < 0,05$ ). Ao longo do período de realização do experimento, três plantas de *M. arborescens* e 10 plantas de *M. linifera* morreram. Neste mesmo período alguns indivíduos tiveram quebra no caule, sendo que dos 40 talos marcados na várzea, nove tiveram quebra no caule e seis no igapó. A altura média final do talo de *M. arborescens* foi 2,95 m e de *M. linifera* 2,04m (Figura 2).

Os pontos da área do igapó tiveram altura máxima de inundação de 4,09m enquanto as áreas de várzea 3,04 m. De acordo com os dados de nível do rio fornecidos pela ANA, os pontos do igapó permaneceram 119 dias inundados e os pontos na área de várzea 103 dias.

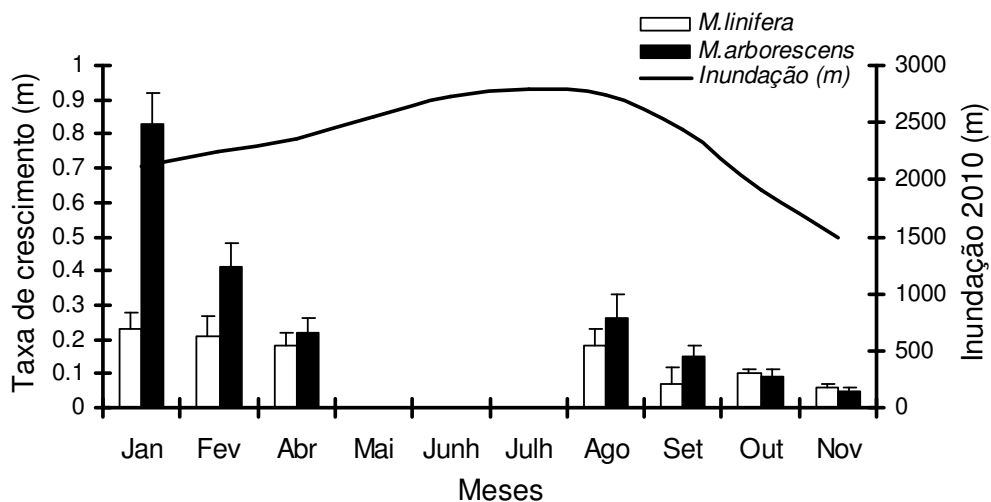


Figura 2- Taxa de crescimento dos talos (CF) de *M. linifera* e *M. arborescens* em um período de 11 meses, em relação à curva de flutuação do nível da água;  $p < 0,05$ ; barras indicam erro padrão.

Figure 2 – Stem growth rate of *M. linifera* and *M. arborescens* (CF), during a period of 11 months, compared to the curve of water level fluctuation,  $p < 0.05$ , bars indicate standard error.

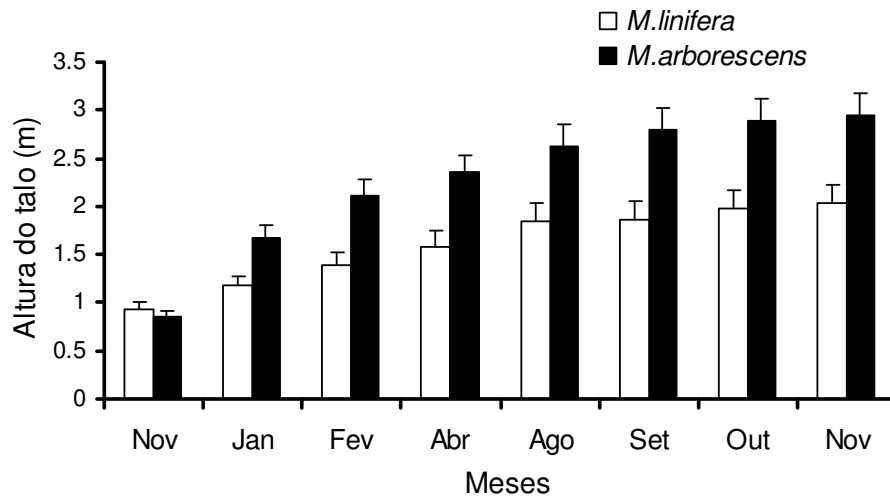


Figura 3 - Altura dos talos (CF) de *M. linifera* e *M. arborescens*, em um período de 11 meses.  
 Figure 3 – Stem height (CF) of *M. linifera* and *M. arborescens*, in a period of 11 months.

A diferença na taxa de crescimento dos brotos SF de *M. linifera* e *M. arborescens* não foi significativa (Figura 4,  $F = 3,22$   $p > 0,05$ ), embora a altura média final das plantas no igapó tenha sido maior (3,55 m) do que na várzea (3,03 m) (Figura 5). Estes brotos, cujo monitoramento teve início em novembro de 2009, começaram a produzir folhas durante os meses de janeiro e fevereiro de 2010. *M. arborescens* teve uma taxa de crescimento 24% e 36% maior, antes e durante a cheia respectivamente, do que *M. linifera*, porém, depois da cheia não houve diferença entre o crescimento das espécies (Figura 4).

A mortalidade foi menor nas plantas SF; na várzea três brotos morreram e sete tiveram quebra no caule, enquanto no igapó apenas um broto morreu e quatro tiveram dano no caule.

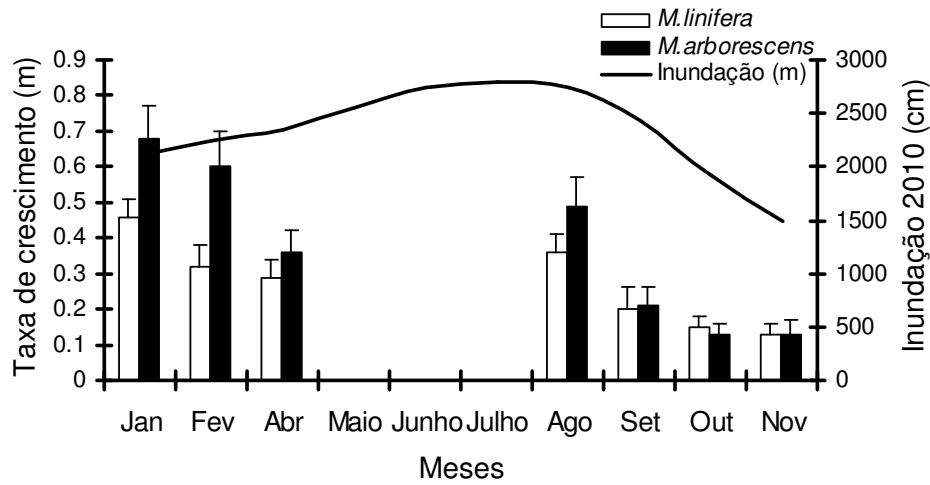


Figura 4- Taxa de crescimento dos brotos (SF) de *M. linifera* e *M. arborescens*, em um período de 11 meses.  $p > 0,05$ ; barras indicam erro padrão.

Figure 4 – Shoot growth rate (SF) of *M. linifera* and *M. arborescens*, in a period of 11 months,  $p > 0.05$ , bars indicate standard error.

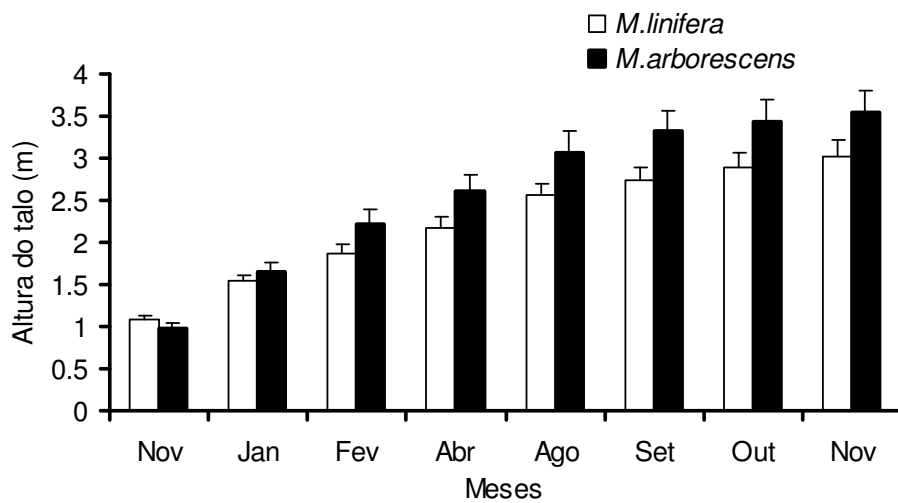


Figura 5- Altura do talo dos brotos (SF) de *M. linifera* e *M. arborescens*, em um período de 11 meses.

Figure 5 - Stems height (SF) of *M. linifera* and *M. arborescens*, in a period of 11 months.

Foi observado que ambas as espécies apresentam hipertrofia do talo e estruturas morfológicas como lenticelas e raízes adventícias, tanto na fase terrestre quanto na fase aquática.

## 2. Biomassa e Densidade dos tecidos do talo

Não houve diferença significativa entre a biomassa total calculada para *M. arborescens* e *M. linifera* (Teste F = 0,22;  $p > 0,05$ ). A soma da biomassa obtida nos 10 pontos amostrados mostrou que *M. arborescens* apresentou uma biomassa de 3642 g/m<sup>2</sup> e *M. linifera* obteve 3350 g/m<sup>2</sup>. A comparação entre as diferentes categorias de material indicou que apenas a biomassa das folhas foi significativamente diferente entre as duas espécies, com valores superiores da biomassa de folhas em *M. linifera* (Figura 6).

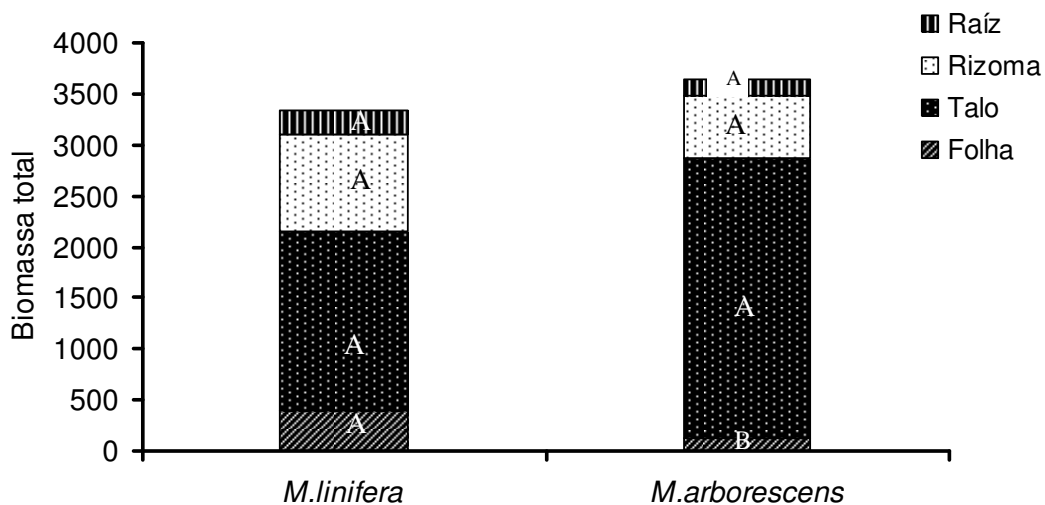


Figura 6 - Biomassa (g/m<sup>2</sup>) de diferentes categorias de material de *M. linifera* e *M. arborescens*. Letras diferentes indicam diferenças significativas ( $p > 0,05$ ).

Figure 6 - Biomass (g/m<sup>2</sup>) of the different categories of material of *M. linifera* and *M. arborescens*. Different letters indicate significant differences ( $p > 0,05$ ).

A densidade média dos tecidos do talo foi significativamente maior em *M. arborescens* do que em *M. linifera*, e, ao contrário, a circunferência média do talo fresco foi menor em *M. arborescens*. Quanto ao número de talos por m<sup>2</sup> não houve diferença significativa entre as duas espécies (Tabela 1).

Tabela 1 - Densidade de talos por m<sup>2</sup> e densidade do tecido do caule e circunferência do talo fresco (média ± desvio padrão).

Table 1- Stem density per m<sup>2</sup>, stem tissue density and circumference of fresh stem (Mean ± standard deviation).

	Densidade do tecido talo (g/cm <sup>3</sup> )	Circunferência (cm)	Densidade de talos por m <sup>2</sup>
<i>M. arborescens</i>	0,10 ± 0,03	16 ± 3,97	6 ± 5,58
<i>M. linifera</i>	0,05 ± 0,02	34,5 ± 5,00	4 ± 2,14
Teste T	F = 70,93; p < 0,001; g.l = 98		

## Discussão

Neste estudo, os resultados mostraram que ambas as espécies continuam seu crescimento durante a fase de inundação. Esse crescimento pode ser decorrente do desenvolvimento de raízes adventícias, hipertrofia do talo e lenticelas, adaptações morfológicas apresentadas pelas duas espécies. Conforme, Michael & Drew (1984) essas adaptações estruturais contribuem para aumentar a difusão do oxigênio e a atividade das raízes, e assim ajudam na sobrevivência das plantas.

As plantas que vivem em ambientes que alagam podem responder de diferentes maneiras quanto ao padrão de crescimento. As árvores podem diminuir a taxa de crescimento como verificado para *Erythrina speciosa* Andr. (Medina et al. 2009) ou podem entrar em dormência cambial formando anéis de crescimento (Worbes 1995, Schöngart et al. 2002). As herbáceas aumentam a taxa de crescimento no período da cheia, em uma estratégia de restabelecer contato entre os órgãos fotossintetizantes e o ar como ocorre com *Oryza sativa* L. (Vriezen et al. 2003) e *Rumex palustres* (Sm.) (Voeselek et al. 2003). A espécie *M. arborescens* teve uma taxa de crescimento maior do que *M. linifera*. Esse resultado não era esperado, uma vez que em ambientes com alta disponibilidade de nutrientes, como na várzea, as espécies tendem a ter um padrão de crescimento rápido e as plantas que habitam locais pobres em nutrientes apresentam taxas de crescimento mais baixas (Chapin 1993).

O crescimento lento é resultado da mobilização de energia para o desenvolvimento de mecanismos de defesa que diminuem a substituição de tecidos como folhas e raízes conservando, dessa forma, os escassos recursos disponíveis (Lambers & Poorter 1992; Berendse et al. 2007). Por outro lado, as espécies de crescimento rápido comumente ocorrem em locais com baixo stress nutricional e direcionam a maior parte da energia para o alongamento do caule e menos para a diferenciação em células com função química ou de suporte (Chapin 1993, Jong 1995). De acordo com Herms & Mattson (2008), existe uma demanda conflitante entre crescimento e defesa nas plantas.

Conforme Parolin (2002), as espécies adaptadas à inundação podem apresentar rápido crescimento do caule na fase de plântula, como tentativa de aumentar o tamanho e escapar da submersão. Embora essa estratégia seja relacionada às espécies que ocorrem nos níveis mais altos do gradiente de inundação, as herbáceas aquáticas que habitam a porção inferior do gradiente e como as duas espécies de aninga, alvo deste estudo, se comportam de maneira similar. Para *M. arborescens* e *M. linifera* um rápido crescimento pode ser favorável quando a planta necessita atingir um tamanho mínimo em um curto intervalo de tempo, para diminuir o

stress quando a coluna de água ascendente, rapidamente, inunda as porções fotossintetizantes da planta.

A espécie *M. arborescens* exibiu uma taxa de crescimento mais elevada ao longo do tempo, em comparação a *M. linifera*, principalmente no início do período de observação, na fase terrestre. Dessa forma, mesmo nas áreas de igapó, com baixa disponibilidade de nutrientes, as espécies herbáceas, como a aninga, podem apresentar um rápido crescimento, possivelmente para ultrapassar a superfície da água. Na área de estudo do igapó a profundidade média máxima de inundação (4m) foi maior do que na área de estudo da várzea (3m), e isso pode explicar a maior taxa de crescimento de *M. arborescens* em comparação com *M. linifera*, considerando que quanto mais próximo da superfície, maior contato com a luz e oxigênio é propiciado para a planta.

Além disso, as duas espécies, em particular *M. arborescens*, podem se favorecer dos nutrientes estocados no rizoma e da conexão estabelecida por este com outros talos no mesmo aningal, para obter os nutrientes necessários para o crescimento e, dessa forma, aumentar a eficiência desses.

Os brotos atingiram uma altura maior do que os talos CF tanto na várzea quanto no igapó, além disso, a taxa de crescimento dos brotos entre as espécies não foi significativamente diferente. Inicialmente, sem as folhas, os brotos devem adquirir os recursos diretamente do rizoma. Normalmente, as folhas alocam maior parte dos nutrientes em relação aos outros tecidos como reportado em outras macrófitas (Piedade et al 1997, Muthuri & Jones 1997) e para *M. arborescens* e *M. linifera* (ver Capítulo 2). Na ausência das folhas a alocação dos nutrientes acontece entre os demais tecidos (raíz e talo). Dessa forma, um alongamento mais intenso do talo é verificado, embora, em uma etapa posterior de seu desenvolvimento, a planta necessite produzir folhas para a obtenção de fotoassimilados.

Ambas as espécies apresentaram quebra no talo, principalmente na fase aquática, e a mortalidade ao longo do período de observação foi maior na várzea do que no igapó. Na várzea, um dos motivos da quebra do talo foi à pressão que outras espécies crescendo no ambiente exerceram sobre os indivíduos depois da cheia, notadamente as macrófitas emergentes. Nesse ambiente, rico em nutrientes, a presença de macrófitas como *Echinochloa polystachya* e *Paspalum repens* é abundante, enquanto no igapó, a maioria das espécies aquáticas e semi-aquáticas é ausente (Junk & Piedade 1997, Piedade et al. 2010a). A maioria das herbáceas emergentes cresce durante o período da cheia acompanhando o nível da água. Nesse período e durante a vazante, eventualmente, elas caem sobre o talo de *M. linifera* causando algum tipo de injúria. Além disso, possivelmente o vento promove maior quebra

dos talos de *M. linifera* devido a suas grandes folhas e sua posição mais exposta na planície alagável, em comparação à espécie congênica *M. arborescens*.

A densidade do talo (peso seco / volume) foi maior no igapó do que na várzea, embora a circunferência média do talo fresco tenha sido maior na várzea (34,5cm) do que no igapó (16,0cm). Altas taxas de sedimentação e erosão nas várzeas (Junk 1989) e a correnteza em ambos ambientes criam condições instáveis para as plantas (Parolin 2001) criando a necessidade de produzir talos fortes para resistir ao estresse mecânico. A espécie do igapó investe em maior densidade em detrimento do aumento da circunferência do talo. Menores circunferências foram reportadas também para populações de *Ischnosiphon polyphyllus* (Poepp. & Endl.) Körn. no igapó do rio Negro para obter maior comprimento do talo à custa da redução de diâmetro (Nakazono & Piedade 2004). Ao contrário *M. linifera* investe mais em circunferência do que em densidade, essa maior circunferência, provavelmente, é devido ao maior espaçamento das células.

A menor densidade pode estar relacionada à capacidade de *M. linifera* de, eventualmente, formar ilhas flutuantes (matupás), o que não é observado com *M. arborescens*. Menor densidade do talo pode favorecer a flutuação, além de diminuir a exposição dos talos a algum dano mecânico. Além disso, a pobreza nutricional do igapó pode limitar o crescimento na circunferência do talo e favorecer o crescimento em altura pela vantagem de colocar a folhagem fora da água durante a inundação. Dessa forma, as espécies *M. linifera* e *M. arborescens* diferem quanto às características que favorecem a estabilidade estrutural nos seus respectivos ambientes de ocorrência, em decorrência, possivelmente, do diferente status nutricional e da adaptação à inundação.

A comparação da biomassa total (peso seco / m<sup>2</sup>) de ambas as espécies não evidenciou diferença significativa. Apesar de *M. arborescens* apresentar circunferência menor do que *M. linifera* a biomassa dos tecidos de ambas as espécies foi semelhante, exceto das folhas. Uma das características das árvores da floresta de igapó é a maior eficiência no uso dos bioelementos do solo do que as espécies de várzea, uma vez que demandam menos nutrientes para a produção da mesma quantidade de biomassa. Apesar de necessitarem de mais tempo para esta incorporação do que as árvores de várzea (Furch & Klinge 1989 apud Furch & Junk 1997).

As herbáceas aquáticas são muito produtivas contribuindo com 65% da produção primária dos corpos de água da região Amazônica (Melack & Forsberg 2001). Nesse estudo os valores de biomassa de *M. arborescens* (3642 g/m<sup>2</sup>) e *M. linifera* (3350 g/m<sup>2</sup>) foram altos sendo superiores aos valores obtidos para a macrófita flutuante *Paspalum repens* (Ell.) Kunth.

(2210 g/m<sup>2</sup>), *Oryza perennis* L.(1720 g/m<sup>2</sup>) e *Hymenachne amplexicaulis* (2270 g/m<sup>2</sup>) (Piedade et al. 1991, Junk & Howard - Williams 1997). Entretanto, os valores de biomassa de ambas as espécies são inferiores aos da herbácea aquática *Cyperus papyrus* L. que pode produzir, nas áreas alagáveis da África, uma biomassa seca de até 7800 g/m<sup>2</sup> (Thompson et al. 1979) e do capim semi-flutuante *Echinochloa polystachya* que pode atingir 8000 g/m<sup>2</sup> (Piedade et al. 1991).

A densidade de talos por área foi maior no igapó com a espécie *M. arborescens* (6 ± 5,58), apesar da variação por m<sup>2</sup> ter sido alta. Isso pode ser resultado da maior circunferência de *M. linifera* do que *M. arborescens*, o que resulta na ocupação de espaço por m<sup>2</sup> por menos talos e não necessariamente da menor capacidade de propagação vegetativa da espécie, uma vez que ambas as espécies possuem capacidade de reprodução sexuada e assexuada.

Plantas de áreas inundáveis têm uma tendência à reprodução assexuada por motivos funcionais como suporte estrutural e estocagem de nutrientes (Cronk & Fennessi 2001). Além disso, a propagação vegetativa pode ser uma estratégia das plantas de ambientes alagáveis para superar a dificuldade de estabelecimento de plântulas sobre elevada sedimentação e condições anóxicas (Worbes 1997). Com isso, a capacidade de se reproduzir assexuadamente parece ser uma característica das duas espécies que independe da qualidade nutricional do ambiente.

## **Conclusão**

As espécies *M. arborescens* e *M. linifera* se mostram bem adaptadas à inundação periódica por continuarem seu desenvolvimento durante a fase aquática, porém, diferiram quanto às estratégias de crescimento e porte estrutural. Particularmente, *M. arborescens* não mostrou nenhum indício de estresse decorrente das limitações nutricionais do igapó. Essa espécie não apresentou diminuição na produção de biomassa seca em comparação com *M. linifera* da várzea, e ainda teve maior taxa de crescimento, desta forma estando bem adaptada ao seu ambiente de ocorrência. Estudos genéticos são necessários para elucidar a distribuição das espécies nos seus respectivos locais de ocorrência.

## **Agradecimentos**

Os recursos utilizados para a realização deste estudo foram providos pelo Projeto INPA/Max-Planck, pelo INCT - Adapta, pelo projeto PRONEX “Caracterização, classificação e avaliação do potencial do uso como base para uma política do manejo sustentável das áreas úmidas do estado do Amazonas” (FAPEAM/CNPq) e pelo projeto



Universal “Composição e atributos de herbáceas aquáticas para definição de tipologias alagáveis da Amazônia”. Agradecemos ao Projeto INPA/Max-Planck pelo apoio técnico e logístico e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela Bolsa de Mestrado de Pauline Oliveira Pantoja.

### Referências Bibliográficas

- BERENDSE, F., KROON, H., BRAAKHEKKE, W.G. 1999. Acquisition, use, and loss of nutrients. In Functional plant ecology (F.I. PUGNAIRE., F. VALLADARES, eds.). New York, USA, Marcel Dekker, p 315: 346.
- CHAPIN III, F.S. 1991. Integrated responses to plant stress. *BioScience*, 41:29-36.
- CHAPIN, F. S., AUTUMN, K., PUGNAIRE, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 142: 78-92.
- CONSERVA, A.S & PIEDADE, M.T.F. 2001. Ciclo de vida e ecologia de *Paspalum fasciculatum* Willd. ex. Fluegge (Poaceae), na várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 31:205-220.
- COSTA, M.P.F. 2005. Uso de imagens de radar para cálculo da produção primária de plantas aquáticas nas várzeas da Amazônia. *Acta amazonica*, 35:154-154.
- CRAWFORD, R. M. M & BRAENDLE, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Experimental Botany*, 47: 145-159.
- CRONK, J.K & FENNESSI, M.S. 2001. *Wetland plants biology and ecology*. CRC Press LLC.
- DAVIES, F.S., FLORE, J.A. 1986. Flooding, gas exchange and hydraulic root conductivity of highbush blueberry. *Physiol. Plant*. 67:545-551.
- ELBERSE, W T & BERENDSE, F. 1993. A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology*, 7: 223-229.
- FONSECA JR, S.F., PIEDADE, M.T.F., SCHÖNGART, J. 2009. Wood growth of *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandwith (Bignoniaceae) and *Vatairea guianensis* Aubl. (Fabaceae) in Central Amazonian black-water (igapo) and white-water (várzea) floodplain forests. *Trees*, 23:127-134.
- FURCH, K & JUNK, W. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains. In *The Amazon Floodplain, Ecological Studies* (W.J. Junk, ed.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p 71-108.
- FURCH, K., KLINGER, H. 1989. Chemical relationships between vegetation soil and water in contrasting inundation areas of Amazonia. In *Mineral nutrients in tropical forest and Savanna Ecosystems* (L. Proctor, ed). Blackwell, Oxford, pp 189-204.

HARBORNE J.B. 1989. Introduction to Ecological Biochemistry. 3ed. Academic Press, London.

HERMS, D.A & WILLIAM, J.M. 1992. The Dilemma of plants: to grow or defend. The Quarterly Review of Biology, 6: 283-335.

HUTCHINGS, M.J & BUDD C, 1981. Plant competition and its course through time. BioScience, 31(9): 640-645.

JONG, T J. 1995. Why fast growing plants do not bother about defence. Oikos, 74:545-548.

JUNK, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. In: (L.B, Nielsen.; I.C, Nielsen.; H, Balslev. (eds). Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity, Academic Press, London, p 50-61

JUNK, W. J & PIEDADE, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In Ecological Studies, The Central Amazon floodplain (W.J. Junk, ed.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

JUNK, W. J & HOWARD-WILLIAMS, C. 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. In The Amazon- Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Monographie biologicae (H. Sioli, ed). Dordrecht, p 270-293

JUNK, W.J. & PIEDADE, M.T.F. 1993. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. Hydrobiologia, 26: 155-162.

JUNK, W.J. 2000. The central Amazon river floodplain: concepts for the sustainable use of its resources. In The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management (W.J. Junk., J.J. Ohly., M.T.F. Piedade., M.G.M. Soares, eds.). Backhuys Publisher, Leiden, pp. 75-94.

JUNK, W.J., BAYLEY, P.B., SPARKS, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Canadian special publication of fisheries and aquatic science, 106: 110-127.

KLINGE, H., FURCH, K., HARMS, E., REVILLA, J. 1983. Foliar nutrient levels of native trees species from Central Amazonia Inundation Florests. Amazoniana, 8:19-45.

KOZLOWSKI, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph, 1:1-29

LACEY, E. 1986. Onset of reproduction in plants: Size-versus age-dependency. Trends in Ecology and Evolution, 1:72-75.

LAMBERS, H & POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. Adv. Ecol. Res., 23: 187-261.

LARCHER, W. 1995. Physiological Plant Ecology. 3ed. Springer, Berlin.

- LUCAS, C. 2008. Within flood season variation in fruit consumption and seed dispersal by two characin fishes of the Amazon. *Biotropica*, 40 (5): 581–589.
- MEDINA, C. L., SANCHES, M. C., TUCCI M. L. S., SOUSA, C. A. F., CUZZUOL, R. G. F., JOLY C. A. 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: Morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany*, 1:10.
- MELACK, J. & FORSBERG, G. B. R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes. In *The Biogeochemistry of the Amazon Basin and its Role in a Changing World*. (M. E. McClain., R. Victoria., J. E. Richey, eds.). Oxford University Press, New York, p 235-276.
- MICHAEL, B.J & DREW, M.C.1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous Plants. In *Flooding and growth* (T.T. Kozlowski, ed.). Academic press.
- MUTHURI, F. M & JONES, M. B. 1997. Nutrient distribution in a papyrus swamp: Lake Naivasha, Kenya. *Aquatic Botany*, 56: 35–50.
- NAKAZONO E. M & PIEDADE M.T.F. 2004. Biologia e ecologia do arumã, *Ischnosiphon polyphyllus* (Marantaceae), no Arquipélago de Anavilhanas, Rio Negro, Amazônia Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 27: 421-428. p223-260.
- PAROLIN, P. 2001. Seed germination and early establishment of 12 trees species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 70: 89–103.
- PAROLIN, P. 2002. Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environm. Experim. Botany*, 48:177-186.
- PAROLIN, P., DE SIMONE, K.H., WALDHOF, D., ROTTENBERGER, U.K.; KESSELMEIER B.; KLEISS, W.; PIEDADE, M.T.F., JUNK, W.J. 2004. Central Amazonian floodplain forests: Tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review*, 70: 357-380.
- PEZESHKI, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46:299-312.
- PIEADADE, M. T. F., JUNK, W.J., D'ANGELO, S. A., WITTMANN, F., SCHÖNGART, J., LOPES, A. 2010a. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22: 165-178.
- PIEADADE, M.T.F., FERREIRA, C.S., WITTMANN, A.O., BUCKERIDGE, M.S., PAROLIN, P. 2010b. Biochemistry of Amazonian floodplain trees. In *Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management (Ecological Studies)* (W.J. Junk., M.T.F. Piedade., F. Wittmann., J. Schoengart., P. Parolin, eds.), Dordrecht, Springer, p 123-134.
- PIEADADE, M.T.F., JUNK, W.J., LONG, S.P. 1991. The productivity of the C4 grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Ecology*, 72(4): 1456-1463.

- PIEDADE, M.T.F., JUNK, W.J., LONG, S.P. 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C4 macrophyte *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Functional Ecology*, 11: 60-65.
- PONNAMPERUMA, F. N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24: 29-96.
- PRANCE, G.T. 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica*, 10: 495-504.
- SCHÖNGART, J., PIEDADE, M.T.F., LUDWIGSHAUSEN, S., HORNA, V., WORBES, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:581–597.
- SCHÖNGART, J., PIEDADE, M.T.F., WITTMANN, F., JUNK, W.J., WORBES, M. 2005. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145:454-461.
- SCHULZE, E.D., BECK, E., MÜLLER- HOHENSTEIN, K. 2002. *Plant Ecology*. Springer, Berlin Heidelberg.
- THOMPSON, K., SHEWRY, P.R., WOOLHOUSE, H.W. 1979. Papyrus swamp development in the Upemba Basin, Zaire: Studies of population structure in *Cyperus papyrus* stands. *Botanical Journal of the Linn. Soc.*, 78: 299-316.
- VOESENEK, L.A.C.J., BENSCHOP, J.J., BOUI T. J., COX, M.C.H., GROENEVELD, H.W., MILLENAAR, F.F., VREEBURG, R.A.M., PEETERS, A.J.M. 2003. Submergence of induced enhanced shoot elongation in *Oryza sativa* L. *Annals of Botany*, 91:263-270.
- VRIEZEN W.H., ZHOU, Z., VAN DER STRAETEN, D. 2003. Regulation of tolerant dicot *Rumex palustris*. *Annals of Botany*, 91: 205–211.
- WORBES, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees - a review. *IAWA J*, 16:337-351.
- WORBES, M. 1997. The florets ecosystems of the floodplains. In *Ecological Studies, The Central Amazon floodplain* (W.J. Junk, ed.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- ZUUR, A.F., IENO, E.N., WALKER, N.J., SAVELIEV, A.A., SMITH, G.M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg

Fenologia, concentração de clorofila e de nutrientes das herbáceas aquáticas *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott em ambientes alagáveis com físico-química contrastante na Amazônia Central. Manuscrito formatado para *Biota Neotropica*.

**Fenologia, concentração de clorofila e de nutrientes das herbáceas aquáticas *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott em ambientes alagáveis com físico-química contrastante na Amazônia Central**

**Título resumido: *M. arborescens* e *M. linifera* em diferentes tipologias alagáveis**

**Pauline Oliveira Pantoja<sup>1</sup> e Maria Teresa Fernandez Piedade<sup>2</sup>**

**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-graduação em Ecologia<sup>1</sup>.**

**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Centro de Pesquisas em Biologia Aquática. Grupo Maua (Projeto INPA/Max-Planck)<sup>2</sup>.**

**\*Autor para correspondência: paulineop@gmail.com**

**Manuscrito submetido para a categoria artigo.**

#### **Abstract**

**(Pauline, P.O & Piedade, M.T.F. Phenology, chlorophyll and nutrients content of the herbaceous aquatic *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott and *M. arborescens* (L.) Schott in floodplain environments with contrasting physical chemistry in Central Amazonia).** In the floodplains of the Amazon annual fluctuations in river level influence phenology, nutrient dynamics and physiology of plants that inhabit these places. *M. arborescens* is an herbaceous aquatic with occurrence in igapó, flooded by black water rivers and *M. linifera* occurs in várzea formed by rivers of white water. The purpose of this study was to determine the phenology, measure the concentration of chlorophyll and nutrients in the species *M. arborescens* and *M. linifera* along the hydrological cycle. The study was conducted in the várzea of rio Solimões and in the igapó of rio Negro. Eight sampling points were establish in each environment, a distance of at least 300 m, in which five young stems were marked for counting the number leafs for 10 months. At each point was counted the number of inflorescences and inflorescences and selected two stems (> 1.70 m) 10m from each other ( $n = 16$ ) for measuring the amount of chlorophyll. During four months was collected a sample of each species (leaf, stem, root and rhizome) for chemical analysis. The peak of flowering in *M. arborescens* occurred during the flood phase and *M. linifera* during and after the flood phase. The species had a small reduction of chlorophyll in the aquatic phase (less than 10%) and *M. arborescens* showed higher chlorophyll concentration than *M. linifera* ( $F = 57, p < 0.001$ ). There was a reduction of nutrients in the flood, mainly in the stems of less 23.37% (Ma) and 27% (Mi) for *M. arborescens* and less 14.21% (Ma) and

32.72% (Mi) in *M. linifera*. Flooding affects phenology and nutrient absorption and production of chlorophyll in both species.

**Key-words:** phenology, várzea, igapó, aquatic macrophytes

### Resumo

**(Pantoja, P.O & Piedade, M.T.F. Fenologia, concentração de clorofila e de nutrientes das herbáceas aquáticas *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott e *M. arborescens* (L.) Schott em ambientes alagáveis com físico-química contrastante na Amazônia Central).**

Nas áreas inundáveis da Amazônia as flutuações anuais do nível do rio influenciam a fenologia, dinâmica de nutrientes e a fisiologia das plantas que habitam esses locais. *M. arborescens* é uma herbácea aquática de ocorrência nos igapós, inundados por rios de água preta, e *M. linifera* nas várzeas alagadas por rios de água branca. O objetivo do presente trabalho foi determinar a fenologia, medir a concentração de clorofila e de nutrientes de *M. arborescens* e *M. linifera* ao longo do ciclo hidrológico. O estudo foi realizado na várzea do rio Solimões e no igapó do rio Negro. Foram estabelecidos oito pontos amostrais em cada ambiente, distantes entre si no mínimo 300 m, nos quais foram marcados cinco talos jovens para contagem do número de folhas durante 10 meses. Em cada ponto foi contado o número de inflorescências e infrutescências e selecionados dois talos (>1,70 m) distantes 10 m entre si ( $n=16$ ) para medição da quantidade de clorofila. Durante quatro meses foi coletada uma amostra composta por plantas de cada ponto amostral (folha, talo, raiz e rizoma) para análise química de nutrientes. O pico da produção de inflorescências para *M. arborescens* ocorreu no período da cheia e para *M. linifera* durante e depois da cheia. As espécies apresentaram um pico de frutificação na fase aquática e outro na fase terrestre. As espécies tiveram pequena redução de clorofila na fase aquática (menos de 10%) e *M. arborescens* apresentou maior concentração de clorofilas do que *M. linifera* ( $F = 57$ ;  $p < 0,001$ ). Houve redução de nutrientes na cheia, principalmente no talo de menos 23,37% (Ma) e 27% (Mi) para *M. arborescens* e 14,21% (Ma) e 32,72 % (Mi) *M. linifera*. A inundaç o afeta a fenologia e a absorç o de nutrientes e produç o de clorofilas, em ambas as esp cies.

**Palavras-chave:** fenologia, várzea, igapó, macrófitas aquáticas.

## Introdução

Os grandes rios amazônicos apresentam flutuações do nível da água determinadas pelo somatório da precipitação da bacia de captação; essas flutuações são anuais e regulares e resultam em uma fase aquática e uma fase terrestre, formando um pulso de inundação monomodal (Junk et al. 1989). Na Amazônia as florestas inundáveis podem ser divididas em várzeas, aquelas que ocorrem onde há transbordamento lateral dos rios de águas brancas, ricos em nutrientes e sedimentos em suspensão, e igapós inundados por rios de água clara e preta, pobres em nutrientes (Prance 1980).

Com a inundação a disponibilidade de oxigênio no solo é reduzida (Ponnamperuma 1972). Diante disso, muitas espécies arbóreas demonstram redução nas atividades fisiológicas entrando em dormência cambial (Worbes 1995) e perdem as folhas, como ocorre com *Pseudobombax munguba* (Mart. et Zucc.) Dugand, *Vitex cymosa* Bert. e *Nectandra amazonum* Ness (Worbes 1997, Wittman & Parolin 1999, Schöngart et al. 2002). Ao contrário, outras mantêm suas folhas mesmo durante a submersão como *Symmeria paniculata* Benth. (Walhorff 2002) e *Pouteria glomerata* (Miq.) Radlk (Parolin et al. 2006).

Já para espécies herbáceas como *Rumex palustris* (SM.) e *R. maritimus* a perda de folhas ocorre nos indivíduos jovens que não conseguem manter a folhagem para fora da água (Van De Sman et al. 1993). Outras espécies, como *Cladium mariscus* matêm suas folhas, mas diminuem a atividade fotossintética (Saltmarsh et al. 2006). A perda de folhas sobre submersão é uma característica que pode variar de acordo com a espécie.

Conforme Worbes (1997) na várzea a troca de folhas na inundação pode estar relacionada com a alta quantidade de sedimentos em suspensão que se depositam na folha, após a submersão, e diminuem a atividade fotossintética, o que resulta na perda das folhas. Ao contrário, as áreas inundadas do igapó possuem menor carga de sedimentos e, possivelmente, nelas a conservação das folhas pode ser uma estratégia adaptativa ao ambiente pobre em nutrientes. De acordo com Lambers & Poorter (1992) e Berendse et al. (2007), manter órgãos como folhas e raízes é uma característica de plantas de áreas pobres em nutrientes, com o intuito de aumentar a eficiência de seu uso. Dessa forma, supõe-se que no igapó as plantas, inclusive as herbáceas emergentes, perdem menos folhas do que as espécies da várzea.

Além da perda de folhas, uma das consequências da inundação para as plantas é a diminuição na capacidade fotossintética que pode ser causada, primeiramente, pelo fechamento dos estômatos e, posteriormente, pela redução da concentração de clorofila nas folhas (Kosloswisk 1989). A diminuição na concentração de clorofila nas folhas como resposta à inundação foi verificada para macrófitas de regiões temperadas como *Lepidium*



*latifolium* L. (Chen 2005) e *Eleocharis cellulosa* Torr. (Macek 2006). Entretanto, Waldhoff (2002) não observou diminuição de clorofila durante o período de inundação para a espécie arbórea *S. paniculata* da várzea da Amazônia Central. Dessa forma, as plantas podem apresentar diferentes padrões quanto à concentração de clorofila, o que pode estar relacionado ao grau de tolerância da espécie.

A diminuição de oxigênio na inundação causa também um decréscimo no potencial de oxidação-redução do solo. À medida que isso ocorre, sequências de reações têm início disponibilizando formas reduzidas de elementos como Fe,  $\text{NO}_4^3$  e Mn, que em altas quantidades se tornam tóxicas para as plantas (Ponnamperuma 1972, Cronk & Fenessi 2001). O efeito da inundação parece ser maior nas espécies não tolerantes à inundação, as quais apresentam disfunção no sistema radicular e diminuem a capacidade de absorção dos nutrientes do solo (Pezeski 2001). No entanto, as plantas adaptadas à inundação podem formar tecido aerênquima nas raízes que promove maior aeração radicular e pode favorecer a absorção de nutrientes (Jackson & Armstrong 1999).

Apesar dos efeitos adversos da inundação, muitas plantas das áreas inundáveis amazônicas continuam ativas fisiologicamente e produzem flores e frutos durante esse período (Worbes 1997, Ferreira & Pia 2007, Wittman & Parolin 1999). Schöngart et al. (2002) observaram 23 espécies arbóreas durante 28 meses e constataram que a maioria das espécies floresce e frutifica durante a fase aquática, embora exista uma variação no início da frutificação e duração do período reprodutivo entre as espécies. Isso ocorre também para as herbáceas aquáticas como *Paspalum fasciculatum* Willd ex. Fluegge que inicia a floração no começo da enchente (Conserva & Piedade 2001) e para *Echinochloa polystachya* (HBK) Hitchcock que frutifica no período de inundação (Piedade 1993).

A sincronização da fenologia reprodutiva com o período de inundação está relacionada com a dispersão de propágulos pela água (hidrocoria) e pelos peixes (ictiocoria). Espécies arbóreas como *Swartzia polyphylla* D.C (Williamson & Costa 1999) e *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze (Williamson et al. 2000) produzem frutos e sementes com capacidade de flutuação para a dispersão pela água. Muitos peixes de rios amazônicos consomem frutos e sementes das florestas inundáveis sendo importantes dispersores de sementes (Lucas 2008), como verificado para *Astrocaryum jauari* Mart. (Piedade 2003, Piedade 2006). A produção de flores em muitas espécies ocorre no período de enchente do rio e a maturação dos frutos no pico da cheia (Ferreira & Parolin 2007), o que favorece a dispersão de frutos e sementes pela ictiofauna desses ambientes.

Apesar de existirem vários estudos nas áreas inundáveis amazônicas sobre fenologia e comportamento ecofisiológico de árvores, pouco se sabe a respeito das respostas das herbáceas aquáticas da região com exceção de trabalhos de Piedade (1993), Rubim (1995), Conserva & Piedade (2001). Ao contrário das árvores, as herbáceas têm ciclos de vida curtos, com altas taxas reprodutivas, e respondem de forma rápida às mudanças no ambiente (Junk & Piedade 1997). Particularmente as herbáceas emergentes enraizadas estão sujeitas, além das condições do ambiente aquático como déficit de oxigênio, à variação periódica do nível da água (Junk & Piedade 1997), ao contrário das herbáceas flutuantes que acompanham o nível da água.

*Montrichardia arborescens* (L.) Schott e *M. linifera* (Arruda) Schott (Araceae) são espécies de ocorrência nas áreas de igapó e várzea, respectivamente, sendo popularmente conhecidas como aningas. São herbáceas de grande porte, podendo atingir mais de 4m de altura (Gibernau et al. 2003, ver capítulo 1.), que formam densas populações nas margens dos rios e lagos na Amazônia (Junk & Howard-Williams 1984). Ambas as espécies têm importância ecológica por servir de abrigo e nidificação para peixes (Lucas 2008) e outros animais aquáticos.

Embora exista um estudo sobre a biologia reprodutiva de *M. arborescens*, (Gibernau et al. 2003), para *M. linifera* essas informações não se encontram compiladas e dados sobre a fenologia de ambas as espécies inexistem. Considerando que em particular a *M. linifera* é constantemente retirada nas áreas de várzea devido a atividades agropastoris intensas (observação pessoal), mais informações sobre as espécies se fazem necessárias. Diante disso, o objetivo do presente trabalho foi estabelecer a fenologia, medir a concentração de clorofilas *a*, *b* e *total* e determinar a concentração de nutrientes das herbáceas *M. arborescens* e *M. linifera*, ocorrendo em seus ambientes naturais, ao longo do ciclo hidrológico.

## Material e Métodos

O estudo foi conduzido na várzea do Curari, subdistrito do município de Iranduba/AM, localizado no rio Solimões, distante 17 km da cidade de Manaus/AM (S 03°17'38,5"; W 059°55'47,9") e no igapó da Praia Grande, pertencente ao município de Novo Airão/AM, localizada no rio Negro, distante 48 km de Manaus (S 03°02'18,9"; W 060°32'47,7").

Foram estabelecidos 16 pontos amostrais oito em cada ambiente, distantes entre si no mínimo 300 m. Em cada ponto amostral foram marcados cinco talos jovens com folhas, com altura média de 1,09 m na várzea (desvio padrão  $\pm 0,23$ ) e 0,96 m (desvio padrão  $\pm 0,25$ ) no

igapó. Nesses talos foi contado o número de folhas durante 10 meses. No período de cheia (maio, junho, julho), com a submersão dos grupamentos, essa contagem não foi possível. Foi registrada também a presença e o número de inflorescências em antese e o número de infrutescências.

A partir de abril a profundidade da coluna da água foi obtida em cada grupamento de plantas, para estabelecer o valor médio da altura da inundação e relacioná-lo aos dados de flutuação do nível do rio fornecidos pela Agência Nacional de Águas – ANA.

Em cada ponto amostral foram selecionados dois talos maiores que 1,70 m, distantes 10 m entre si ( $n = 16$ ), nos quais foi medido o índice de clorofila (IC) na folha mais velha do talo, primeira a partir da base do talo (Figura 1), por meio do Medidor Eletrônico de Teor de Clorofila – ClorofiLOG, modelo CFL1030 Falker.

O ClorofiLOG analisa três faixas de luz e permite obter índices de teor de clorofila adimensionais, os quais devem ser relacionados com a real concentração de clorofila extraída das folhas. Para verificar essa relação, coletou-se 22 discos foliares de 9 mm de diâmetro, os quais foram colocados em tubos de centrífuga graduados, contendo 10 mL de solução extratora (acetona 80%), e mantidos por 72h. O extrato de pigmentos foi submetido à absorvância, em espectrofotômetro (modelo UVIKON 930), nos seguintes comprimentos de onda: 663 nm (pico máximo de absorção da clorofila *a*); 645 nm (pico máximo de absorção da clorofila *b*). As concentrações dos pigmentos cloroplastídicos - clorofila *a* (*clo a*) e clorofila *b* (*clo b*) foram calculadas na base da área ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mm}^{-2}$ ), utilizando as equações descritas por Hendry & Price (1993).

Durante quatro meses foi coletada uma planta de cada ponto amostral ( $n = 8$ ). O material foi seco a 80° C em estufa de ventilação forçada (Marca Memmert, Alemanha) até peso constante. As amostras foram separadas em compartimentos (folha, talo, raiz e rizoma), moídas e misturadas em uma amostra composta, para análise química de macronutrientes e micronutrientes no Laboratório de Solos e Plantas da Embrapa Amazônia Ocidental. No mês de junho (fase aquática), não foi possível coletar as raízes e o rizoma.

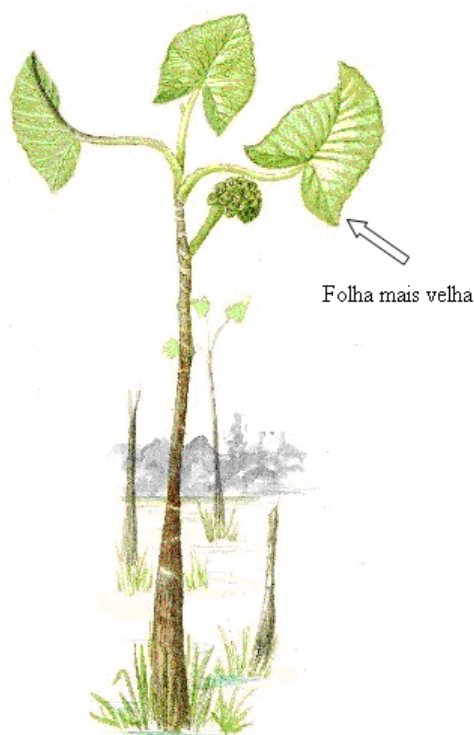


Figura 2 - Desenho de *M. linifera* mostrando a posição da folha mais velha. Fonte: Virtual field herbarium.

Figure 1 - Drawing of *M. linifera* showing the position of the oldest leaf. Source: Virtual herbarium field.

### **Análise Estatística**

A diferença entre as concentrações de clorofila de *M. linifera* e *M. arborescens*, durante seis meses, foi testada por uma análise de variância de medidas repetidas (Anova mr), atendendo-se as pressupostos de normalidade e homogeneidade da variância, os quais foram avaliados por meio de gráficos dos valores residuais contra os valores preditos, e contra as variáveis independentes como sugerido por Zuur et al. (2009). A esfericidade da matriz de dados foi testada pelo teste de Machley. Quando a homogeneidade residual foi violada usou-se o método de mínimos quadrados generalizados (GLS) que leva em conta o efeito da heterocedasticidade sobre as estimativas dos parâmetros.

O teste de correlação de Pearson foi usado para verificar a correlação entre os índices de clorofila e as concentrações de clorofila extraídas das folhas das espécies *M. arborescens* e *M. linifera*. Não foi feita análise estatística com os dados de nutrientes tendo sido obtido a média da concentração de cada espécie. Todos os testes foram feitos no programa estatístico R versão 2.8.1.

## Resultados

### 1. Fenologia, concentração de clorofila e composição química de *M. arborescens*.

A produção máxima de inflorescências para a espécie *M. arborescens* ocorreu no período da cheia (entre abril e julho) e dois picos de frutificação foram observados entre abril e novembro (Figura 2). *M. arborescens* produziu apenas uma inflorescência em antese e no máximo dois frutos por talo. Durante a fase aquática os frutos maduros foram lançados e permaneçam boiando na água. Na fase seca esses caíam perto da planta mãe.

Considerando os oito pontos amostrais de *M. arborescens*, agosto, período posterior ao pico da fase aquática, foi o período de maior perda de folhas (32,60%), havendo pequena perda também no mês de novembro (26,5%) (Figura 3).

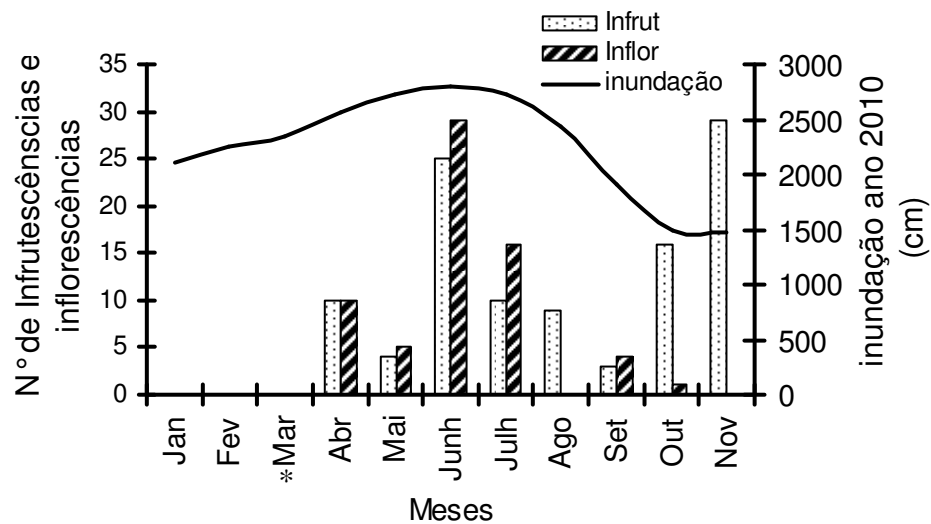


Figure 2 - Número de inflorescências e infrutescências de *M. arborescens*, em um período 10 meses. \* = dados não coletados. Dados de nível da água obtidos pela Agência Nacional de Águas - ANA.  
 Figure 2 - Number of inflorescences and infrutescences of *M. arborescens* in a 10 months period. \* = data not collected. Water level data obtained at the National Water Agency - ANA.

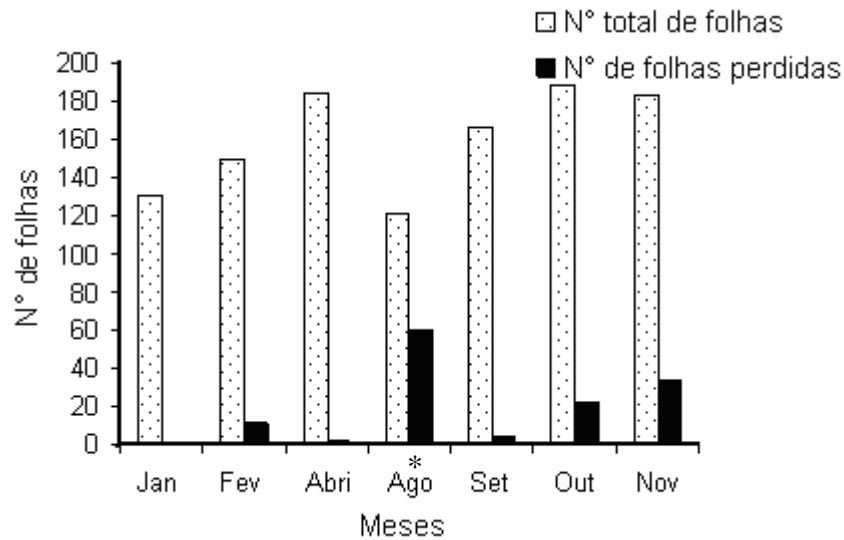


Figura 3 – Número total de folhas e de folhas mortas em *M. arborescens*, durante um período de sete meses, \* = depois da cheia.

Figure 3 – Total number of leaves and dead leaves in of *M. arborescens*, during a period of seven months, \* = after flooding.

A correlação entre os IC e a concentração de clorofila ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mm}^{-2}$ ) nas folhas de *M. arborescens* foi linear,  $r^2 = 0.81$  (Figura 4). O valores de concentração de clorofila variaram entre 73,85 a 80,09  $\mu\text{mol}\cdot\text{mm}^{-2}$ , com uma redução de 9,95% de clorofila depois da cheia (agosto) (Figura 5). A razão *clo a* e *clo b* variou entre 1,56 e 1,78  $\mu\text{mol}\cdot\text{mm}^{-2}$  (Tabela 1).

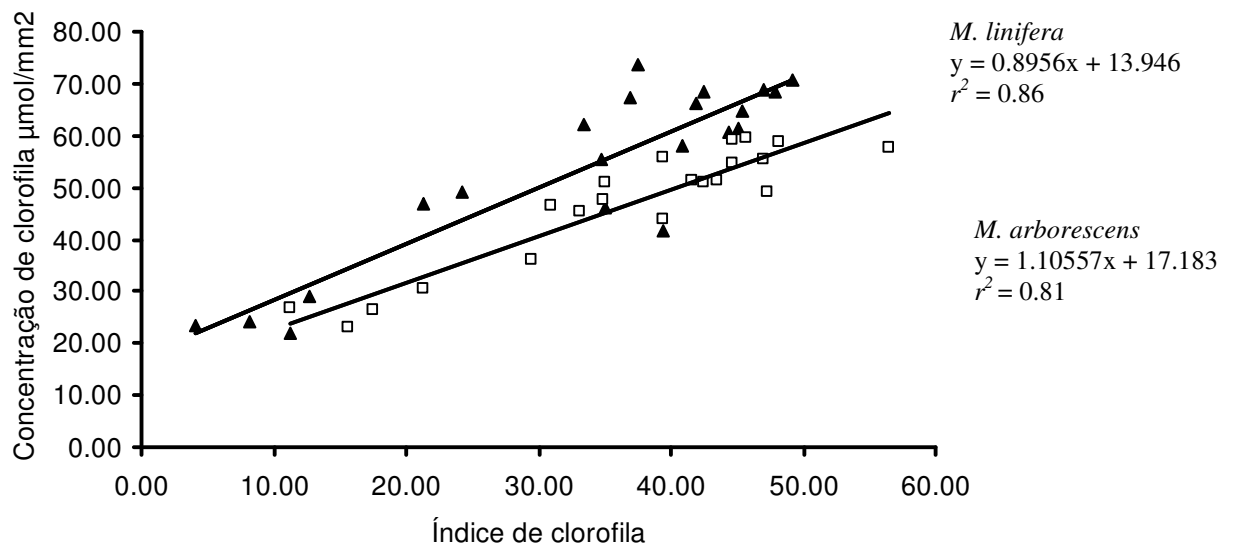


Figura 4 - Relação entre a concentração de clorofila nas folhas de *M. arborescens* e *M. linifera* e os índices de clorofila obtidos pelo ClorofiLOG. ▲ representa valores de *M. linifera* e □ representa valores de *M. arborescens*.

Figure 4 - Relationship between the concentration of chlorophyll in the leaves of *M. arborescens* and *M. linifera* and contents of chlorophyll obtained by ClorofiLOG. ▲ represents values of *M. linifera* and □ represents values of *M. arborescens*.

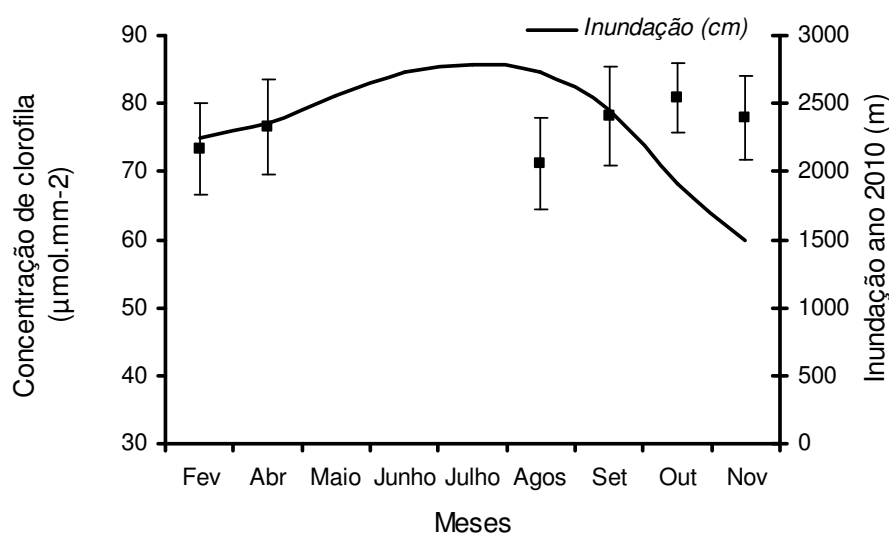


Figura 5 - Média da concentração de *clo* total das folhas de *M. arborescens*, durante seis meses. Barras indicam desvio padrão.

Figure 5 - Average concentrations of total *clo* in the leaves of *M. arborescens*, during six months. Bars indicate standard deviation.

Tabela 1 - Índice de *clo* total obtido pelo ClorofiLOG e a correspondente concentração de *clo* (µmol.mm<sup>-2</sup>) na espécie *M. arborescens*; razão *clo a* / *clo b*, durante seis meses (Média ± desvio padrão).

Table 1 – Total *Clo* index obtained by ClorofiLOG and the corresponding concentration of total *clo* (µmol.mm<sup>-2</sup>) in *M. arborescens*; ratio of *clo a* / *clo b*, during six months (Mean ± standard deviation).

Meses	<i>clo</i> Total (IC)	<i>clo</i> Total (µmol.mm <sup>-2</sup> )	<i>clo a</i> / <i>clo b</i> (µmol.mm <sup>-2</sup> )
Fevereiro	50,07; ±6,21	73,85; ±7,70	1,74; ±0,20
Abril	53,06; ±6,88	76,24; ± 6,39	1,70; ±0,26
Agosto	48,8; ±8,98	71,11; ± 5,72	1,65; ±0,27
Setembro	55,03; ±2,20	78,19 ± 6,35	1,78 ±0,20
Outubro	57,06; ±5,73	80,09; ± 6,33	1,56; ±0,18
Novembro	54,08; ±6,19	77,08; ± 5,90	1,65; ±0,18

Houve redução na soma da concentração de cátions nas folhas de *M. arborescens* entre o mês de cheia, junho, e janeiro, pico da seca. Em junho, as folhas apresentaram redução de 6,25% (Ma) e 8,17% de (Mi), já o talo teve 23,37% (Ma) e 27% (Mi) menos do que a concentração do mês de janeiro. A folha foi o tecido que apresentou maior concentração de Ma 58,16; 58,35 e 60,97 g kg<sup>-1</sup> nos meses de janeiro, abril e setembro, respectivamente, e as raízes maiores valores de Mi 52,39; 48,6 e 54,25 mg kg<sup>-1</sup> durante esses mesmos meses (Tabela 2).

Tabela 2 – Concentração de macro ( $\text{g kg}^{-1}$ ) e micronutrientes ( $\text{mg kg}^{-1}$ ) em *M. arborescens*, em quatro fases do ciclo hidrológico. \* = cheia (Média  $\pm$  desvio padrão).

Table 2 - Concentration of macro ( $\text{g kg}^{-1}$ ) and micronutrients ( $\text{mg kg}^{-1}$ ) in *M. arborescens*, in four phases of the hydrological cycle. \* = flood (Mean  $\pm$  standard deviation).

<b>Janeiro</b>	<b>N</b>	<b>P</b>	<b>K</b>	<b>Ca</b>	<b>Mg</b>	<b>Cu</b>	<b>Fe</b>	<b>Mn</b>	<b>Zn</b>
	$\text{g kg}^{-1}$					$\text{mg kg}^{-1}$			
Folha	34,21; 0,25	1,24; 0,03	14,41; 0,27	5,58; 0,09	2,72; 0,20	3,62; 0,55	76,11; 18,56	224,94; 7,34	131; 7,85
Talo	16,60; 1,26	0,65; 0,07	14,85; 0,33	1,16; 0,03	0,47; 0,05	1,52; 0,67	222,60; 45,86	37,63; 0,98	85,35; 1,16
Rizoma	16,38; 0,83	0,93; 0,09	14,50; 0,72	1,80; 0,07	0,71; 0,05	2,07; 0,58	161,94; 16,70	51,98; 2,90	179,45; 8,16
Raíz	17,05; 1,16	0,64; 0,06	12,29; 0,50	0,98; 0,03	0,68 0,03	2,78; 0,46	1081,41; 110,86	46,39; 3,98	166,25; 5,95
<b>Abril</b>									
Folha	30,38; 0,30	1,12; 0,09	17,82; 0,75	6,26; 0,13	2,77; 0,21	2,41; 0,62	99,59 18,59	312,44 8,18	144,89; 5,94
Talo	16,26; 1,68	0,64; 0,07	12,37; 0,13	1,44; 0,13	1,11; 0,03	1,6; 0,6	168,61; 23,22	49,03; 1,97	115,36; 4,42
Rizoma	16,25; 0,14	1,10; 0,06	10,62; 0,66	1,93; 0,05	0,7; 0,06	1,74; 0,64	283,72; 23,53	46,82; 2,57	191,14; 14,92
Raíz	15,8; 0,89	0,63; 0,07	10,91; 0,29	1,10; 0,01	0,72; 0,04	3,68; 0,35	1131,52; 45,87	48,26; 2,60	157,01; 8,50
<b>Junho *</b>									
Folha	31,22; 0,73	1,76; 0,04	15,43; 0,44	3,97; 0,02	2,15; 0,05	3,4; 0,17	105,45; 8,36	149,06; 2,41	142,19; 5,95
Talo	10,71; 0,25	0,91; 0,26	12,48; 0,98	1,15; 0,33	0,60; 0,22	2,11; 0,09	159,64; 7,78	25,70; 1,35	65,83; 1,61
<b>Setembro</b>									
Folha	34,49; 0,28	2,81; 0,19	15,45; 1,19	5,54; 0,32	2,68; 0,17	4,23; 0,09	111,03; 5,47	206,81; 4,63	191,23; 4,00
Talo	12,75; 0,15	0,88; 0,02	13,95; 1,57	1,07; 0,1	0,48; 0,05	2,18; 0,1	163,69; 25,01	30,18; 1,58	77,7; 4,57
Rizoma	11,44; 1,46	1,03; 0,04	10,80; 0,55	2,16; 0,10	0,86; 0,04	2,41; 0,03	290,71; 14,38	47,79; 4,15	139,62; 11,88
Raíz	15,88; 0,75	0,98; 0,05	12,38; 0,47	1,25; 0,02	0,69; 0,09	3,28; 0,07	1331; 187,97	44,62; 1,04	124,47; 3,08

## 2. Fenologia, concentração de clorofila e composição química de *M. linifera*

Para *M. linifera* a presença de inflorescências foi observada nos meses de abril, junho, outubro e novembro. A frutificação ocorreu em dois períodos, um pico mais intenso na fase aquática (abril a junho) e outro na fase seca no mês de outubro (Figura 6). Assim como nas populações de *M. arborescens*, em *M. linifera* tampouco houve sincronia na produção de frutos e inflorescências entre os pontos e entre os indivíduos de cada aningal. *M. linifera* produziu apenas uma inflorescência em antese e no máximo dois frutos por talo. Durante a fase aquática os frutos maduros eram lançados na água e permaneciam boiando, durante a fase seca esses caíam perto da planta mãe.



No mês de abril, no começo da cheia, os talos perderam 23,23% das folhas, logo após o período de inundação, no mês de agosto observou-se uma perda de 55% e entre outubro e novembro 25% (Figura 7).

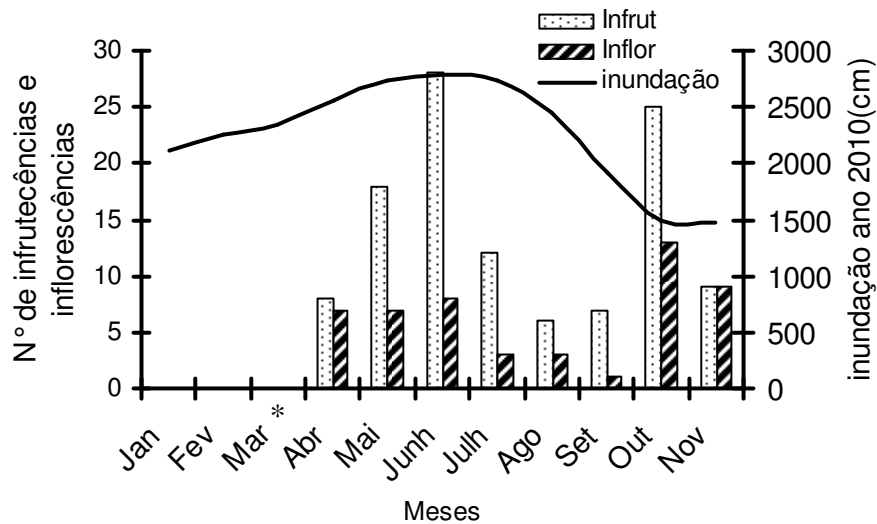


Figure 6 - Número de inflorescências e infrutescências de *M. linifera*, em um período 10 meses. \* = dados não coletados. Dados de nível da água obtidos pela Agência Nacional de Águas - ANA.  
Figure 6 - Water level data obtained at the National Water Agency - ANA.

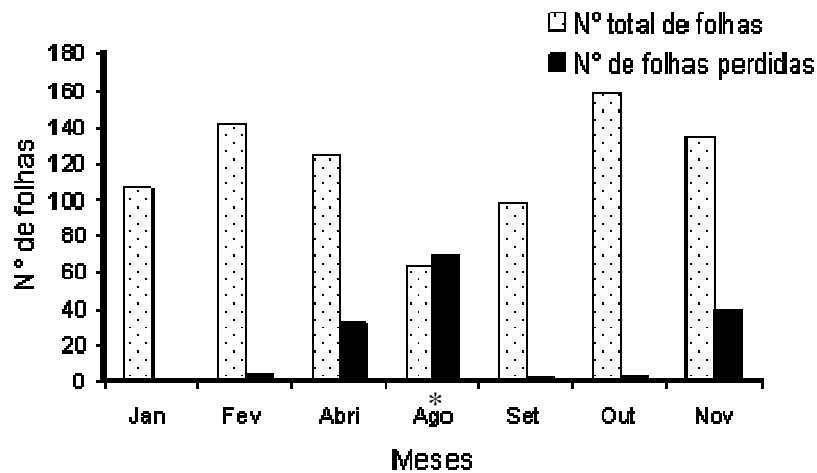


Figura 7 – Número total de folhas e de folhas mortas em oito pontos de *M. linifera*, durante um período de sete meses, \* = depois da cheia.  
Figure 7 – Total number of leaves and dead leaves in eight points of *M. linifera*, during a period of seven months, \* = after the flood.

A relação entre o IC e a concentração de clorofila total mostrou alta correlação  $r^2 = 0,86$  (Figura 4). As concentrações de clorofila de *M. linifera* variaram entre 58 a 66,20  $\mu\text{mol}\cdot\text{mm}^{-2}$  e houve redução na concentração de clorofila de 9,60% depois da inundação (agosto) (Figura 8). A razão *clo a* e *clo b* variou entre 1,39 a 1,81  $\mu\text{mol}\cdot\text{mm}^{-2}$  (Tabela 3). A

comparação da concentração de clorofila entre as espécies *M. arborescens* e *M. linifera* mostrou diferença significativa. Durante os seis meses de observação, *M. arborescens* apresentou maior concentração de clorofila do que *M. linifera* (teste F = 57; p < 0,001).

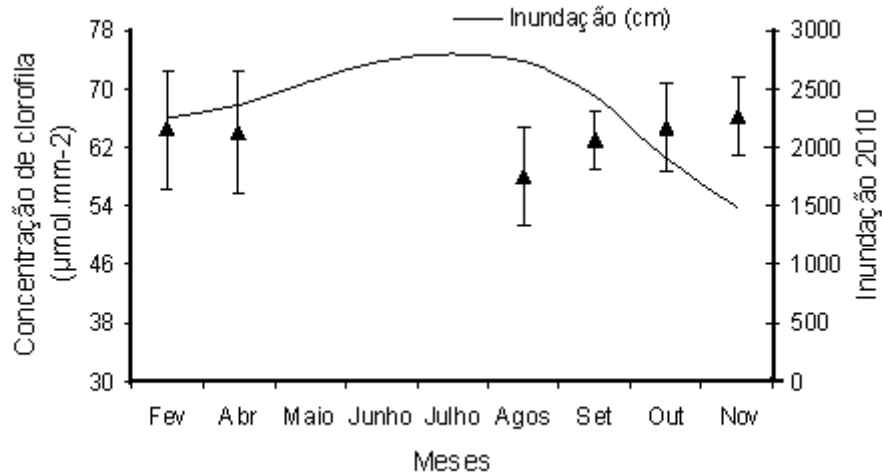


Figura 8 - Média das concentrações de *clo* total nas folhas *M. linifera*, durante seis meses. Barras indicam desvio-padrão.

Figure 8 - Mean concentrations of total *clo* in leaves *M. linifera*, during six months. Bars indicate standard deviation.

Tabela 3 - Índice de *clo* total obtido pelo ClorofiLOG e a correspondente concentração de *clo* (µmol.mm<sup>-2</sup>) na espécie *M. linifera*; razão *clo a* / *clo b*, durante seis meses (Média ± desvio padrão).  
Table 3 - Total *Clo* index obtained by ClorofiLOG and the corresponding concentration of total *clo* (µmol.mm<sup>-2</sup>) in *M. arborescens*; ratio of *clo a* / *clo b*, during six months (Mean ± standard deviation).

Meses	<i>clo</i> Total (IC)	<i>clo</i> Total (µmol.mm <sup>-2</sup> )	<i>clo a</i> / <i>clo b</i>
Fevereiro	56; ±9,18	64,44; ±8,22	1,39; ±0,33
Abril	56,6; ±9,34	64,1; ±8,36	1,65; ±0,33
Agosto	49,3; ± 7,43	58; ±6,8	1,81; ± 0.12
Setembro	54,7; ±4,37	63; ±3,9	1,62; ±0,14
Outubro	56,8; ±6,41	64, 8; ± 6,01	1,51; ±0,17
Novembro	58,4; ±5,93	66,2; ±5,31	1,45; ±0,33

A concentração de Ma e Mi nos tecidos das folhas e talos teve redução no mês de junho (cheia) em comparação com os meses de seca (janeiro e novembro) As folhas tiveram 9% menos de Ma e 8% menos de Mi. No talo a redução foi de 14,21% de Ma e 32,72 % de Mi. As folhas (77,46; 78,54 e 76,34 g kg<sup>-1</sup>) e rizomas (59,68; 71,95 e 62,08 g kg<sup>-1</sup>)

apresentaram maiores valores de concentração de Ma e as raízes de Mi (58,34; 57,72 e 57,11 mg kg<sup>-1</sup>) nos meses de janeiro, abril, setembro (Tabela 4).

Tabela 4 – Concentração de macronutrientes (g kg<sup>-1</sup>) e micronutrientes (mg kg<sup>-1</sup>) em *M. arborescens*, em quatro fases do ciclo hidrológico. \* = cheia (Média ± desvio padrão). Table 4 - Concentration of macronutrients (g kg<sup>-1</sup>) and micronutrients (mg kg<sup>-1</sup>) in *M. linifera*, during four months.

<b>Janeiro</b>	<b>N</b>	<b>P</b>	<b>K</b>	<b>Ca</b>	<b>Mg</b>	<b>Cu</b>	<b>Fe</b>	<b>Mn</b>	<b>Zn</b>
	g kg <sup>-1</sup>					mg kg <sup>-1</sup>			
Folha	32,58; 0,44	2,13; 0,52	23,17; 0,73	15,86; 0,29	3,72; 0,19	6,91; 0,60	55,34; 21,18	1091,46; 811,70	151,82; 3,40
Talo	10,94; 0,54	1,64; 0,06	32,46 0,08	5,26; 0,21	1,29; 0,08	2,53; 0,08	250,18; 45,94	277,16; 9,98	84,50; 3,33
Rizoma	10,83; 0,16	1,61; 0,02	39,86; 1,29	6,15; 0,25	1,23; 0,04	4,47; 0,59	997,82; 172,53	299,82; 5,80	156,99; 7,80
Raíz	15,22; 0,61	1,23; 0,02	25,99; 0,05	7,34; 0,15	1,72; 0,11	13,43; 0,59	4230,42; 170,73	286,65; 20,24	207,56; 12,89
<b>Abril</b>									
Folha	33,9; 1,02	2,8; 0,11	22,55; 1,52	15,61; 0,51	3,68; 0,20	9,93; 0,27	69,71; 17,45	1291,86; 46,41	237,79; 10,63
Talo	13,42; 0,14	2,16; 0,05	38,14; 0,68	5,89; 0,26	1,64; 0,10	7,67; 0,65	220,19; 29	273,83; 8,96	128,18; 7,09
Rizoma	15,15; 1,18	2,13; 0,10	45,55; 2,08	7,03; 0,37	2,09; 1,93	8,90; 0,27	1159,16; 48,51	254,32; 15,29	218,37; 12,63
Raíz	18,37; 0,18	1,51; 0,08	24,29; 0,43	8,23; 0,41	1,95; 0,10	23,75; 1,91	4401; 667	255,67; 11,39	202,48; 12,55
<b>Junho *</b>									
Folha	33,40; 0,93	2,81; 0,07	22,61; 14,98	8,72; 0,07	3,60; 0,08	6,18; 0,13	195,83; 14,25	885,87; 33,94	126,26; 3,20
Talo	10,82; 1,29	1,66; 0,01	25,83; 0,80	4,38; 0,08	1,57; 0,03	4,75; 0,03	142,29; 4,32	166,08; 7,26	100,25; 2,80
<b>Setembro</b>									
Folha	33,49; 1,59	2,87; 0,07	23,75; 0,87	11,78; 0,21	4,45; 0,08	8,64; 0,01	115,5; 5,96	756,15; 13,71	181,2; 3,55
Talo	12,27; 0,32	2,40; 0,05	35,02; 0,53	4,11; 0,07	1,32; 0,01	7,55; 0,14	142,64; 11,11	145,69; 3,30	86,24; 1,57
Rizoma	11,41; 0,70	2,22; 0,07	41,23; 0,92	5,42; 5,45	1,8; 0,02	6,90; 0,31	1017; 122,92	116,43; 4,60	89,19; 4,44
Raíz	15,3; 0,24	1,25; 0,01	28,28; 28,33	7,77; 0,25	1,59; 0,03	14,97; 0,21	3093,08; 601,09	170,85; 4,65	91,055; 0,39

## Discussão

Os resultados mostram que as espécies *M. linifera* e *M. arborescens* apresentam fenologia similar, apesar de ocorrerem em ambientes contrastantes. Isso também foi observado para a herbácea aquática *Oryza grandiglumis* (Doell) Prod., de ocorrência apenas na várzea e *O. glumaepatula* Steud., de ocorrência na várzea e igapó, ambas as espécies, mesmo ocorrendo em ambientes contrastantes, sincronizaram a o início da frutificação com a época da enchente (Rubim 1995).

Apesar da maioria das espécies arbóreas de áreas inundáveis sincronizarem a frutificação com a inundaç o (Sch ngart et al. 2002), existem esp cies arb reas que s o exce oes como *Salix martiana* Leyb. que produz flores e frutos durante o ano (Oliveira & Piedade 2002); *Triplaris surinamensis* Cham. matura seus frutos somente na fase terrestre e outras como *Laetia corymbulosa* Spruce ex Benth., n o apresentam periodicidade na flora o e frutifica o (Sch ngart et al. 2002). Tanto *M. linifera* quanto *M. arborescens* apresentaram infloresc ncias a maior parte do ano e produziram dois picos de frutifica o, um durante o per odo de inunda o, e outro durante o per odo de seca (outubro e novembro). Dessa forma, a inunda o possivelmente n o   o  nico fator determinando o in cio e o final do per odo reprodutivo dessas esp cies.

A esp cie herb cea aqu tica *Ranunculus peltatus* Schrank de ocorr ncia em ambientes com per odos de seca e inunda o imprevis veis   capaz de produzir frutos em circunst ncias de seca e inunda o, o que favorece o armanejamento no banco de sementes (Volder 1997). Ainda que a as fases de seca e cheia ocorram de forma previs vel na Amaz nia, possivelmente o estresse h drico tanto na cheia quanto na seca seja o fator estimulador da frutifica o e, com isso, dois per odos de produ o de frutos aumentam a disponibilidade de sementes para dispers o.

Geralmente a flora o ocorre quando h  condi oes favor veis para a dispers o de frutos e sementes (Kerbauy 2008). O in cio da flora o antes do per odo da cheia pode ser uma estrat gia de ambas as esp cies para a produ o e maturac o dos frutos durante a fase aqu tica. Tanto *M. linifera* quanto *M. arborescens*, apresentam hidroc ria, com frutos aptos   flutua o. Durante a fase seca, as plantas apresentam a estrat gia de barocoria com seus frutos maduros ca dos pr ximo da planta m e. Possivelmente mam feros arb reos, como primatas, e aves possam consumir os frutos dessas esp cies, pois esses s o citados como consumidores principais de frutos de varias ar ceas (Vieira & Izar 1999).

A forma o de infloresc ncias e de infrutesc ncias n o foi sincr nica entre os pontos amostrais nem entre os indiv duos, e ocorreu durante v rios meses. *M. arborescens* tem suas

inflorescências visitadas por insetos (Berreza 2009), como coleópteros e formigas (Gibernau et al. 2003). Dessa forma, a distribuição da floração durante vários meses pode estar relacionada com a contínua disponibilidade de agentes polinizadores para as populações, e também à presença de indivíduos em diferentes etapas de desenvolvimento dentro da mesma população, que chegam à fase reprodutiva em épocas diferentes. Isso está de acordo com Taiz e Zeiger (2004), que postulam que o estímulo indutor da floração pode ser mediado por algum sinal ambiental, mas também, em algumas espécies, por fatores endógenos. Pequenas flutuações no número de inflorescências e infrutescências entre os meses podem ser ainda resultado de uma série de abortos. Conforme Gibernau et al. (2003), abortos de infrutescências e inflorescências são comuns em *M. arborescens*.

Nesse estudo, os indivíduos jovens de ambas as espécies tiveram aumento na porcentagem de folhas perdidas como resposta fisiológica à inundação. Isso é observado também para indivíduos jovens da herbácea emergente de região temperada *Rumex palustris* L. que perdem as folhas porque os talos não atingem altura suficiente para manter essas fora da água durante a inundação (Van De Sman et al. 1993), e para a herbácea *Phragmites australis* que por ser menos tolerante a submersão perde suas folhas devido ao estresse (Saltmarsh et al. 2006).

A queda de folhas ocorre com a quebra de células e material intercelular que promove o enfraquecimento das zonas de abscisão tendo como indutor o hormônio etileno (Kozlowski 1989). Algumas plantas sob inundação apresentam o aumento do alongamento do caule regulado pelo acúmulo e interação de hormônios, entre eles o etileno (Schulze et al. 2002, Vriezen 2003, Taiz & Zeiger 2004). As espécies *M. arborescens* e *M. linifera* continuam seu crescimento mesmo durante a inundação (ver capítulo 1) e, embora não se saiba os mecanismos indutores, possivelmente, existe a participação de hormônios como etileno. O acúmulo de etileno, indutor de crescimento, pode ser para estas espécies responsável também pela perda de folhas.

Alguns estudos reportam que a concentração de clorofila de algumas espécies tolerantes a inundação não é afetada pela submersão das folhas. Macek (2006) observou um aumento na concentração das clorofilas na macrófita *Eleocharis cellulosa* (Gulf Coast spikerush) sob submersão, em comparação com indivíduos controle. No estudo de Waldorff (2002) a espécie arbórea *S. paniculata* teve aumento na concentração de clorofila relacionado com a idade das folhas mesmo sob vários meses de submersão. Sendo a clorofila a molécula responsável pela captura de energia incidente usada na fotossíntese (Raven et al. 1995),

variações em sua concentração podem indicar o estado de funcionamento do aparato fotossintético das plantas sob submersão.

As concentrações de clorofila tiveram pouca redução, menos de 10%, em *M. arborescens* e *M. linifera*, sugerindo que essas mantêm a atividade fotossintética, independentemente das flutuações de nível da água. No entanto, diferenças na concentração de clorofila foram observadas entre as espécies, sendo a concentração medida em *M. arborescens* maior do que aquela de *M. linifera*.

A diminuição da concentração de clorofila pode ser devida a deficiências nutricionais (Lichtenthaler et al.1998), e pela quantidade de luz incidente nas folhas (Villadares & Niinemets 2008). Considerando que *M. linifera* ocorre em ambientes de várzea e não apresenta baixas concentrações de nutrientes como nitrogênio e magnésio integrantes da estrutura da clorofila, a menor concentração dessa pode estar relacionada a diferenças na intensidade de luz nas folhas. No estudo de Mielke & Scaffer (2010) a concentração de clorofila de *Eugenia uniflora* diminuiu 8% e 11% em plântulas expostas à inundação em tratamentos com luz parcial e total. No presente estudo a espécie *M. linifera* está em um campo aberto de várzea que recebe alta intensidade luminosa. Por outro lado, a espécie *M. arborescens*, no igapó, é uma planta de sub-bosque que recebe sombreamento das árvores. A concentração de clorofila em ambas as espécies é pouco afetada pela inundação e diferenças na quantidade de luz parecem determinar a diferença de clorofila entre as duas espécies.

As plantas em lugares sombreados investem mais em clorofila por unidade de massa em comparação com as plantas em locais expostos ao sol (Villadares & Niinemets 2008), e também apresentam menor razão clorofila *a/b* (Moraes 2007, Lichtenthaler 2009, Lima et al. 2010). A clorofila *b* amplia a faixa de luz usada na fotossíntese (Taiz & Zeiger 2004) e favorece as plantas em ambientes sombreados. Além disso, a produção de clorofila *b* requer mais nitrogênio do que a clorofila *a*, por isso a maior produção de clorofila *b* pode ser considerada uma estratégia de conservação de nitrogênio (Pearcy 2007). Possivelmente, a maior razão clorofila *a/b* para *M. arborescens* se deve à disponibilidade elevada desse elemento tanto na várzea quanto no igapó (Furch & Junk 1997) e também nas folhas das duas espécies. Provavelmente *M. arborescens* dispõe de nitrogênio suficiente para produção de ambos os pigmentos e não necessita investir mais em produção de clorofila *b* para conservar esse elemento.

As maiores concentrações de macronutrientes de *M. arborescens* e *M. linifera* estão nas folhas e rizomas. Isso já era esperado uma vez que órgãos fotossintéticos geralmente acumulam muitos nutrientes, como reportado para as herbáceas aquáticas *Cyperus papyrus* e

*Echinochloa polytachya* (Muthuri et al. 1997; Piedade et al. 1997; Pompêu et al. 1999) e o rizoma, entre outras funções, serve como órgão de reserva de nutrientes (Cronk & Fennessi 2001).

*M. arborescens* e *M. linifera* possuem alta concentração de Fe nos tecidos mesmo durante a fase aquática. Amarante (2010) obteve valores de Fe de  $70,79 \text{ mg kg}^{-1}$  nas folhas de *M. linifera* nas águas claras do rio Guará/Pará, durante o período chuvoso, resultado semelhante foi encontrado no presente estudo para *M. linifera* no mês de abril ( $69,71 \text{ mg kg}^{-1}$ ). Entretanto os valores obtidos de Mg ( $5,73 \text{ g kg}^{-1}$ ) e Mn ( $3279,46 \text{ mg kg}^{-1}$ ) pelo mesmo autor foram superiores as concentrações de Mg obtidas neste estudo para *M. linifera*, que variaram entre  $3,68$  a  $4,45 \text{ g kg}^{-1}$ , e de Mn cuja maior concentração foi no mês de abril  $1291,86 \text{ mg kg}^{-1}$ .

Os resultados mostram uma redução na soma de macronutrientes de até  $14,21 \%$  em *M. linifera* e  $23,37\%$  em *M. arborescens*, e um decréscimo de  $27\%$  e  $32,72\%$ , respectivamente, na soma de micronutrientes nos tecidos das espécies, durante a fase aquática. A baixa quantidade de oxigênio no solo inundado causa um stress no sistema radicular das plantas que resulta, entre outros fatores fisiológicos, na diminuição da capacidade de absorção de nutrientes (Kozłowski e Pallardy 1989). Nos primeiros dias após a inundação ocorre um aumento da mobilização de macronutrientes no solo como Ca, Fe, K, Mn, Na, e P, e uma gradual redução nas semanas seguintes (Limas 2005).

A diminuição de elementos como N, P, K e aumento de Fe e Mn nos tecidos foi verificada em macrófitas de regiões temperadas sobre inundação (Lizaso et al. 2001; Chen et al. 2005). Na Amazônia a diminuição de nitrogênio nas folhas durante o período de inundação já foi observada para espécies arbóreas como *S. reticulata*, *Vitex symosa* Bert. e *Tabebuia barbata* (E. Mey) Sandw. (Parolin et al. 2002). Da mesma forma as espécies *M. arborescens* e *M. linifera* são afetadas pelo período de pouco oxigenação nos tecidos durante a inundação, o que é constatado pela redução na absorção de nutrientes durante essa fase. Entretanto, ambas as espécies podem ser consideradas muito adaptadas à inundação, diante de seu vigoroso crescimento em suas respectivas tipologias de ocorrência, apesar das limitações nutricionais e do estresse decorrente da inundação.

## Conclusão

A produção de inflorescências e infrutescências em dois períodos, cheia e seca, evidencia a existência nas duas espécies de um sistema de dispersão adaptado a maximizar as variações ambientais e propiciar um maior sucesso reprodutivo. Além disto, as espécies mostram um ajuste fisiológico às variações anuais das condições do meio, o que é constatado

pelos teores de clorofila, maiores em *M. arborescens*, espécie do igapó, bem como pela modesta redução nesses teores das duas espécies após a inundação, sugerindo que, apesar da redução na incorporação de nutrientes durante a fase inundada, os processos fisiológicos relacionados à fotossíntese das espécies não são alterados.

### **Agradecimentos**

Os recursos utilizados para a realização deste estudo foram providos pelo Projeto INPA/Max-Planck, pelo INCT - Adapta, pelo projeto PRONEX “Caracterização, classificação e avaliação do potencial do uso como base para uma política do manejo sustentável das áreas úmidas do estado do Amazonas” (FAPEAM/CNPq) e pelo projeto Universal “Composição e atributos de herbáceas aquáticas para definição de tipologias alagáveis da Amazônia”. Agradecemos ao Projeto INPA/Max-Planck pelo apoio técnico e logístico e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela Bolsa de Mestrado de Pauline Oliveira Pantoja.

### **Referências Bibliográficas**

- AMARANTE, C. B., MÜLLER, R.C.S., DANTAS, K.G.F., ALVES, C.N., MÜLLER, A.H., PALHETA, D.C. 2010. Composição química e valor nutricional para grandes herbívoros das folhas e frutos de aninga (*Montrichardia linifera*, Araceae). *Acta Amazonica*, 40: 729 – 736.
- BERENDSE, F., KROON, H., BRAAKHEKKE, W.G. 1999. Acquisition, use, and loss of nutrients. In *Functional plant ecology* (F.I. PUGNAIRE., F. VALLADARES, eds.). New York, USA, Marcel Dekker, p 315: 346.
- BEZERRA, M.G.F. 2009. Ciência e conservação na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Hum.* 4 (3): 561-563. In (P.L.B. LISBOA, ed.). *Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- CHEN, H., QUALLS, R.G., BLANK, R.R. 2005. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany*, 82: 250 - 268.
- CONSERVA, A.S & PIEDADE, M.T.F. 2001. Ciclo de vida e ecologia de *Paspalum fasciculatum* Willd. ex. Fluegge (Poaceae), na várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 31: 205-220.
- CRONK, J.K & FENNESSI, M.S. 2001. *Wetland plants biology and ecology*. CRC Press LLC.
- FERREIRA, L. V & PAROLIN, P. 2007. Tree phenology in central amazonian



floodplain forests: effects of water level fluctuation and precipitation at community and population level . *Pesquisas Botânica* , Instituto Anchietano de Pesquisas, São Leopoldo, 58: 139-156.

FURCH, K & JUNK, W. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains, In *The Amazon floodplain, ecological studies* (W.J. Junk, ed). Springer – Verlag, Berlin Heidelberg, p 69-107

GIBERNAU, M., BARABÉ, D., LABAT, D., CERDAN, P., DEJEAN, A. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 103-107.

HENDRY, G.A.F. & PRICE, A.H. 1993. Stress indications: chlorophylls and carotenoids. In *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual* (G.A.F, HENDRY., J.P.PRIME, eds.). London: Chapman & Hall. p148-152.

JACKSON, M.B. & ARMSTRONG, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1, 274–287.

JUNK, W. J & PIEDADE, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In *Ecological Studies, The Central Amazon floodplain* (W.J. Junk, ed.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

JUNK, W.J., BAYLEY, P.B., SPARKS, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian special publication of fisheries and aquatic science*, 106: 110-127.

KERBAUY, G.B. 2008. *Fisiologia vegetal*. 2ed. Editora Guanabara Koogan S.A

KOZLOWSKI, T.T & PALLARDY. 1989. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In *Flooding and growth* (T.T. Kozlowski, ed). Academic press, INC, p 165-188.

KOZLOWSKI, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1:1-29

LAMBERS, H & POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.*, 23: 187-261.

LICHTENTHALER, H. K. Biosynthesis and accumulation of isoprenoid carotenoids and chlorophylls and emission of Isoprene by leaf chloroplasts.

LIMA, H. N., MELLO, J. W. V., SCHAEFER, C. E. G. R., KER, J. C. 2005. Dinâmica da mobilização de elementos em solos da Amazônia submetidos à inundação. 35(3): 317 - 330.

LIMA, A. L. S., ZANELLA F., CASTRO, L. D. M. 2010. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. 40(1): 43 – 48.

LUCAS, C. 2008. Within flood season variation in fruit consumption and seed dispersal by two characin fishes of the Amazon. *Biotropica*, 40: 581–589.

MACEK, P., REJMANKOVA, E., HOUDKOVA, K. 2006. The effect of long-term submergence on functional properties of *Eleocharis cellulosa* Torr. *Aquatic Botany*. 84 (3): 251–258.

MIELKE, M. S & SCHAFFER, B. 2010. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. *Environmental and Experimental Botany*, 68:113–121.

MORAIS, R. R. J., GONÇALVES J. F. C., SANTOS, U. M., DÜNISC, J. O., WENDT, A. L. S. 2007. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll *a* fluorescence in amazonian tropical three species. *Revista Árvore*, 31(5): 959-966.

MUTHURI, F. M & JONES, M. B. 1997. Nutrient distribution in a papyrus swamp: Lake Naivasha, Kenya. *Aquatic Botany*. 56: 35–50.

OLIVEIRA, A.C & PIEDADE. M.T.F. 2002. Implicações ecológicas da fenologia de *Salix martiana* Leyb. (Salicaceae) em áreas de várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 32: 377-385.

PAROLIN, P., ARMBRÜSTER, N., JUNK, J.W. 2002. Seasonal changes of leaf nitrogen content in trees of Amazonian floodplains. *Acta Amazonica*, 32(2):231-240.

PAROLIN, P., ARMBRÜSTER, N., JUNK, W.J. 2006. Two Amazonian floodplain trees react differently to periodical flooding. *Tropical Ecology*, 47(2): 243-250.

PEARCY, R. W. 2007. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments. In (F. Pugnaire, F Valladares, ed). *Funcional Plant Ecology*. CRC Press, p 213-257.

PEZESHKI, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46:299-312.

PIEADADE, M. T. F. 1993. Biologia e ecologia de *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Gramineae Poaceae), capim semi-aquático da várzea Amazônica. *Acta Limnol. Brasil*. 6: 173-185.

PIEADADE, M. T., PAROLIN, P., JUNK, W.J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Rev. Biol. Trop. Int. J. Trop. Biol.* 54 (4): 1171-1178.

PIEADADE, M.T.F., JUNK, W.J., LONG, S.P. 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C4 macrophyte *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Function Ecology*. 11: 60-65.

PIEADADE, M.T.F., PAROLIN, P., JUNK, W.J. 2003. Estratégias de dispersão, produção de frutos e extrativismo da palmeira *Astrocaryum jauari* Mart. Nos igapó do rio Negro: Implicações para a ictiofauna. *Ecologia aplicada*. 2(1):31-40.

- POMPÊU, M.L.M., HENRY, R., MOSCHINI-CARLOS, V. 1999. Chemical composition of tropical macrophyte *Echinochloa polystachya* (H.B.K) Hitchcock in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brasil). *Hydrobiologia*, 411:1-11
- PONNAMPERUMA, F. N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24: 29-96.
- PRANCE, G.T. 1980. A Terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica*, 10: 495-504.
- RAVEN, P.H., EVERT, R.F., EICHHORN, S.E. 1995. *Biologia Vegetal*. 5ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- RUBIM, M.A.L. 1995. Ciclo de vida, biomassa, e composição química de duas espécies de arroz silvestre da Amazônia Central. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- SALTMARSH, A.A., MAUCHAMP, A., RAMBA, S. 2006. Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 84-191–198.
- TAIZ, L & ZEIGER, E. 2004. *Fisiologia vegetal*. 3ed.: Artmed, Porto Alegre.
- VALLADARES, F & NIINEMETS, U.L. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 237–57.
- VAN DER SMANA, J. M. C. W., BLOM, P. M., BARENDS, G. W. M. E. Flooding resistance and shoot elongation in relation to developmental stage and environmental conditions in *Rumex maritimus* L. and *Rumex palustris* Sm.. *New Phytol.*, 125:73-84
- VIEIRA, E. M & IZAR, P. 1999. Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology*, 145: 75-82.
- VOLDER, A., BONIS A., GRILLAS. P. 1997. Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aquatic botany*, 58:113-120.
- VRIEZEN W.H., ZHOU, Z., VAN DER STRAETEN, D. 2003. Regulation of tolerant dicot *Rumex palustris*. *Annals of Botany*, 91: 205–211.
- WALDHOFF, D., FURCH, B., JUNK, W.J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Environmental and Experimental Botany*, 48:225-235.
- WILLIAMSON, G.B. & COSTA, F. 2000. Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Pentaclethra macroleba*. *Biotropica*, 32 (3):548-552.
- WILLIAMSOM, G. B., COSTA, F., VERA, C.V.M. 1999. Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Swartzia polyphylla*. *Biotropica*. 31(3): 460-465.

WITTMANN, F & PAROLIN, P., 1999. Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica* 5, 51–57.

WORBES, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees - a review. *IAWA J*, 16:337-351.

WORBES, M. 1997. The florets ecosystems of the floodplains. In *Ecological Studies, The Central Amazon floodplain* (W.J. Junk, ed.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

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.

ZUUR, A.F., IENO, E.N., WALKER, N.J., SABELIEV, A.A., SMITH, G.M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

## Síntese

Embora as características físico-químicas dos ambientes de ocorrência das espécies *M. arborescens* e *M. linifera* sejam diferentes, ambas as espécies possuem a capacidade de continuar seu desenvolvimento mesmo durante a fase de inundação. Provavelmente isto é facilitado pelo fato de que ambas apresentam adaptações à inundação, como tecidos aerênquima e raízes adventícias. Estas estruturas morfológicas, comuns às plantas adaptadas à inundação (Michael e Drew 1984), contribuem para a aeração dos tecidos internos permitindo a respiração, mesmo durante fases de redução de oxigênio no meio (Piedade et al. 2010b).

Tanto *M. arborescens* quanto *M. linifera* investem no crescimento dos talos jovens no início do desenvolvimento, antes da fase aquática, e isso pode estar relacionado à tentativa de escape da inundação. Isso foi verificado por Parolin (2002a) em plântulas de árvores crescendo nas partes mais baixas do gradiente de inundação. Já as herbáceas aquáticas emergentes, normalmente, têm o seu crescimento sincronizado com o aumento do nível do rio, como tentativa de escape das folhas a submersão (Rubim 1995, Vriezen *et al.* 2003, Voesenek *et al.* 2003). No entanto, uma maior taxa de crescimento de *M. arborescens* em relação a *M. linifera* e também a maior densidade dos tecidos do talo indicam diferenças nas estratégias de crescimento entre as espécies.

As condições instáveis das áreas alagáveis geram a necessidade de produzir talos fortes e resistentes ao estresse. *M. arborescens* investe mais em densidade em detrimento do aumento da circunferência do talo e, ao contrário, *M. linifera* investe mais em circunferência do que em densidade. Isso está relacionado com o hábito de vida dessas espécies. *M. linifera* tem a capacidade de eventualmente formar ilhas flutuantes (Junk e Howard-Williams 1984), o que não é observado para *M. arborescens*.

A inundação teve pouco efeito na concentração de clorofila de ambas as espécies. Após o período de inundação as plantas apresentaram redução de menos de 10% nesse parâmetro. Outros estudos com herbáceas e árvores sob inundação reportam também pouca influência da inundação na concentração de clorofila (Macek *et al.* 2006, Mielke e Scaffer 2010, Waldorff 2002). Por outro lado, observou-se uma redução no número de folhas nos talos jovens das duas espécies que permaneceram submersos, indicando o estresse causado pela inundação.

O período de inundação também causou um decréscimo na concentração de nutrientes nas folhas e nos talos. A baixa quantidade de oxigênio no solo inundado causa um estresse no sistema radicular das plantas e diminui a capacidade de absorção de nutrientes (Kozłowski e

Pallardy 1989). Isso foi observado para herbáceas de regiões temperadas (Lizaso *et al.* 2001, Chen *et al.* 2005) e espécies arbóreas da Amazônia (Carvalho e Ishida 2002, Parolin *et al.* 2002). É possível que menores concentrações de nutrientes, especialmente de nitrogênio nas folhas tenham contribuído para a diminuição na concentração de clorofila nas espécies, uma vez que a clorose coincide com a redução de nutrientes como N, P e K nos tecidos foliares (Drew 1991).

Embora o igapó seja pobre em nutrientes a espécie *M. arborescens* não demonstrou redução de biomassa e apresentou maior concentração de clorofila *total* e razão clorofila *a* e *b* nas folhas em comparação com *M. linifera*. Isto sugere que a espécie adaptada ao igapó consegue fazer uso eficiente dos poucos nutrientes disponíveis nesse ambiente.

*M. linifera* e *M. arborescens* apresentam fenologia similar, apesar de ocorrerem em ambientes contrastantes. A floração inicia antes do período de inundação e se estende até alguns meses do período seco (abril, maio, junho, julho, outubro e novembro), enquanto que a frutificação ocorre em dois picos, um na fase aquática e outra na fase seca, em outubro e novembro. O estresse hídrico tanto pelo excesso de água na inundação, quanto pela falta de água na seca parece estimular o início da frutificação. Além disso, a distribuição da floração durante vários meses pode estar relacionada com a contínua disponibilidade de agentes polinizadores nas populações, e também à presença de indivíduos em diferentes etapas de desenvolvimento dentro da mesma população, que chegam à fase reprodutiva em épocas diferentes. Dessa forma, tanto o estímulo ambiental como estímulos endógenos dos indivíduos podem induzir a floração e a frutificação de *M. arborescens* e *M. linifera*.

A inundação afeta as espécies *M. arborescens* e *M. linifera*, o que é demonstrado pela diminuição dos processos fisiológicos como absorção de nutrientes e concentração de clorofila durante o período de inundação. Apesar disso, as espécies se mostram adaptadas ao ambiente alagável como indicado pela continuação do crescimento durante a fase aquática. A ocorrência das espécies em diferentes tipologias alagáveis pode ser decorrente da barreira química entre esses dois ambientes. Essas diferenças podem ter levado a modificações no padrão de crescimento e nas características estruturais (densidade do talo, circunferência) entre as duas espécies, como resposta adaptativa a diferenças nutricionais e a inundação, culminando com um processo de especiação. Os fatores ambientais do igapó, supostamente estressantes para a espécie *M. arborescens* não mostraram afetar os limites de tolerância dessa, o que é confirmado pela manutenção das taxas de crescimento e reprodução tanto sexuada quanto assexuada da espécie.

Estudos mais aprofundados sobre a genética e também sobre as modificações metabólicas de ambas as espécies podem ajudar a entender os mecanismos que modulam a tolerância dessas espécies em ambientes contrastantes e elucidar os padrões de distribuição das herbáceas aquáticas na Amazônia. Por consequência, será possível entender de maneira mais funcional e dinâmica os ecossistemas de várzea e igapó contribuindo, desta forma, para a elaboração de programas que visem seu manejo e conservação.

### Referências Bibliográficas

- Amarante, C. B.; Müller, R.C.S.; Dantas, K.G.F.; ALVES, C.N.; Müller, A.H.; Palheta, D.C. 2010. Composição química e valor nutricional para grandes herbívoros das folhas e frutos de aninga (*Montrichardia linifera*, Araceae). *Acta Amazonica*, 40: 729 – 736. *Aquatic Botany*, 82 :250 - 268.
- Barabé, D. 2001. The developmental floral morphology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) revisited. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 135: 413 – 420.
- Barabé, D.; Lacroix, C. 2000. The developmental floral morphology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) revisited. *Botanical Journal of Linnean Society*, 135: 413-420.
- Bento, L.; Marotta, H.; Enrich-Prast, A. 2007. O Papel das macrófitas aquáticas emersas no ciclo do fósforo em lagos rasos. *Oecologia Brasiliensis*, 11: 582-589.
- Berendse, F.; Kroon, H.; Braakhekke, W.G. 1999. Acquisition ,use, and loss of nutrients, p 315: 346. In: Pugnaire, F.I.; VALLADARES, F (eds.) *Functional plant ecology*. New York, USA, Marcel Dekker.
- Bezerra, M.G.F. 2009. Ciência e conservação na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Hum.* 4 (3): 561-563. In: Lisboa, P.L.B. (ed.). *Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Chapin III, F.S.1991. Integrated responses to plant stress. *BioScience*, 41:29-36.
- Chapin, F, S.; Autumn, K.; Pugnaire, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 142: 78-92.
- Chen, H.; Qualls, R.G.; Blank, R.R. 2005. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*.
- Conserva, A.S.; Piedade, M.T.F. 2001. Ciclo de vida e ecologia de *Paspalum fasciculatum* Willd. ex. Fluegge (Poaceae), na várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 31:205-220.
- Cook, C.D.K. 1974. *Aquatic Plant Book*. SPB Academic Publishing ,The Hague, The Netherlands.

Cook, C.D.K. 1996. Aquatic Plant Book. 2 ed. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.

Costa, M.P.F. 2005. Uso de imagens de radar para cálculo da produção primária de plantas aquáticas nas várzeas da Amazônia. *Acta amazonica*, 35:154-154.

Crawford, R. M. M.; Braendle, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Experimental Botany*, 47: 145-159.

Cronk, J.K.; Fennessi, M.S. 2001. Wetland plants biology and ecology. CRC Press LLC.

Cunha-Santino, M. B.; Pacobahybal, D.; Bianchini, I. 2000. Changes in the amount of soluble carbohydrates and polyphenols contents during decomposition of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. *Acta Amazonica*. 33:469 – 476. ]

Davies, F.S.; Flore, J.A. 1986. Flooding, gas exchange and hydraulic root conductivity of highbush blueberry. *Physiol. Plant*. 67:545-551.

De Simone, O.; Muller, E.; Junk, W. J.; Schmid, W. 2002. Adaptations of central Amazon tree species to prolonged flooding, Root morphology and leaf longevity. *Plant Biology*, 4:515–522.

Drew, M.C. 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In: (Jackson, M.B.; Lambers, D.D. eds.). Plant life under deprivation. Netherlands, SPB Academic Publishing, The Hague, p 303-316

Elberse, W T.; Berendse ,F. 1993. A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology*, 7: 223-229.

Ferreira, L. V.; Parolin, P. 2007. Tree phenology in central amazonian floodplain forests: effects of water level fluctuation and precipitation at community and population level. *Pesquisas Botânica, Instituto Anchieta de Pesquisas, São Leopoldo*, 58: 139-156.

Fonseca JR, S.F.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J. 2009. Wood growth of *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandwith (Bignoniaceae) and *Vatairea guianensis* Aubl. (Fabaceae) in Central Amazonian black-water (igapo) and white-water (várzea) floodplain forests. *Trees*, 23:127-134.

Furch, K.; Junk, W. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains, p 71-108. In: Junk, W.J (ed). The Amazon Floodplain, Ecological Studies. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Furch, K.; Klinger, H. 1989. Chemical relationships between vegetation soil and water in contrasting inundation areas of Amazonia, p189-204. In: Proctor, L (ed). Mineral nutrients in tropical forest and Savanna Ecosystems. Blackwell, Oxford.

Gibernau, M.; Barabé, D.; Labat, D.; Cerdan, P.; Dejean, A. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 103-107.



- Gordon, E. G.; Valk van der, A. 2003. Secondary seed dispersal in *Montrichardia arborescens* (L.) Schott dominated wetlands in Laguna Grande, Venezuela. *Plant Ecology*, 168: 177–190.
- Goulding, M.; Carvalho, M. L.; Ferreira, E. J. G. 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. The Hague. SPB Academic Publishing, 200p.
- Harborne, J.B. 1989. Introduction to Ecological Biochemistry. 3ed. Academic Press, London.
- Hendry, G.A.F.; Price, A.H. 1993. Stress indications: chlorophylls and carotenoids, p148-152. In: Hendry, G.A.F.; Prime, J.P. (eds). *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*, Chapman & Hall, London.
- Herms, D.A.; William, J.M. 1992. The Dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 6: 283-335.
- Hutchings, M.J.; Budd C, 1981. Plant competition and its course through time. *BioScience*, 31(9): 640-645.
- Irion, G.; Junk, W.J.; Mello J.A.S.N. 1997. The large Central Amazonian river floodplains near Manaus: Geological, climatological, hydrological, and geomorphological aspects, p 23-44. In: Junk, W.J (Eds.). *The Central Amazon Floodplain, Ecological studies*. Springer - Veriag, Berlin.
- Jackson, M.B.; Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1, 274–287.
- Jong, T J. 1995. Why fast growing plants do not bother about defence. *Oikos*, 74:545-548.
- Jonker – Verhoef & Jonker. 1953. *Flora of Suriname (Netherlands Guyana)*. The Royal Tropical Institute.
- Junk, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains, p 50-61. In: Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C.; Balslev, H. (eds). *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*, Academic Press, London.
- Junk, W. J.; Howard-Willians, C. 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia, p 270-293. In: Sioli H. (ed). *The Amazon- Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Monographie biologicae Dordrecht.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants, p 147-185. In: *Ecological Studies, The Central Amazon Floodplain*. Junk, W.J (ed.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Junk, W.J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonia floodplains, p 455-472. In: Junk, W.J (ed). *The Central Amazon Floodplain, Ecological Studies*. Springer-Veriag, Berlin.

- Junk, W.J. 2000. The central Amazon river floodplain: concepts for the sustainable use of its resources, p 75–94. In: *The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management* (Junk, W.J.; Ohly, J.J.; Piedade, M.T.F., Soares, M.G.M. (eds.)). Backhuys Publisher, Leiden,
- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science*, 106: 110-127.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 1993. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, 26: 155-162.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. p 147-185. In: Junk, W.J, (ed.). *The Central Amazon floodplain: Ecological studies*. Berlin: Springer.
- Kerbauy, G.B. 2008. *Fisiologia vegetal*. 2ed. Editora Guanabara Koogan S.A
- Klinge, H.; Adis, J.; Worbes, M. 1984. Selected bioelements in bark and wood of native tree species from Central-Amazonian inundation forests. *Amazoniana*, 9:105-117.
- Klinge, H.; Furch, K.; Harms, E.; Revilla, J.1983. Foliar nutrient levels of native trees species from Central Amazonia.1.Inundation Florests. *Amazoniana*, 8:19-45.
- Kozłowski, T.T.; Pallardy. 1989. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations, p 165-188. In: Kozłowski, T.T. (ed). *Flooding and growth*. Academic press INC.
- Kozłowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1:1-29.
- Lacey, E. 1986. Onset of reproduction in plants: Size-versus age-dependency. *Trends in Ecology and Evolution*, 1:72-75.
- Lacoul, P.; Freedman B. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. (Report). *Environmental Reviews*, 14: 89–136.
- Lambers, H.; Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.*, 23: 187-261.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3ed. Springer, Berlin.
- Lichtenthaler, H. K. 2009. Biosynthesis and accumulation of isoprenoid carotenoids and chlorophylls and emission of Isoprene by leaf chloroplasts. *Bulletin of the georgian national academy of sciences*, 3:81-94.
- Lima, A. L. S.; Zanella F.; Castro, L. D. M. 2010. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. *Acta amazonica*. 40(1): 43 – 48.

- Lima, H. N.; MELLO, J. W. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; KER, J. C. 2005. Dinâmica da mobilização de elementos em solos da Amazônia submetidos à inundação. *Acta amazonica*. 35(3): 317 - 330.
- Lucas, C. 2008. Within flood season variation in fruit consumption and seed dispersal by two characin fishes of the Amazon, *Biotropica*. 40: 581–589.
- Lytle, D.A.; Poff, L.N. 2004. Adaptation no natural flow regime. *Trends Ecol. Evol.* 19
- Macedo, E. G.; Santos Filho, B. G.; Potiguara, R. C. V.; Santos, D. S. B. 2005. Leaf anatomy and architecture of *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott (Aracea) a specie from Amazon floodplain. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi sér. Ciências Naturais*, 1: 19-43.
- Macek, P., Rejmankova, E., Houdkova, K., 2006. The effect of long-term submergence on functional properties of *Eleocharis cellulosa* Torr. *Aquatic Botany*. 84 (3): 251–258.
- Mayo, S.J.; Bogner, J.; Boyce, P.C. 1997. The Genera of Araceae. Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom, 370 pp.
- Medina, C. L.; Sanches, M. C.; Tucci M. L. S.; Sousa, C. A. F.; Cuzzuol, R. G. F., Joly C. A. 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: Morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany*, 104:671-80.
- Melack, J.; Forsberg, G. B. R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes, p 235-276. In: McClain, .M. E.; Victoria, R.; Richey, J. E. (eds.). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin and its Role in a Changing World*. Oxford University Press, New York.
- Melack, J.M.; Hess, L.L. 2010. Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin, p 43–59. In: Junk, W.J.; Piedade, M (eds). *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, ecology, biodiversity and sustainable management*. Ecological Studies, v2. Springer.
- Menezes, C. F. S.; Esteves, F. A.; Anesio, A. M. 1993. Influência da variação artificial do nível d'água da represa do Lobo (SP) sobre a biomassa e produtividade de
- Michael, B.J.; Drew, M.C.1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous Plants. In: Kozlowski, T.T. (ed.). *Flooding and growth*. Academic press.
- Mielke, M. S.; Schaffer, B.2010. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. *Environmental and Experimental Botany*, 68:113–121.
- Morais, R. R. J., Gonçalves J. F. C., Santos, U. M., Dünisc, J. O., Wendt, A. L. S. 2007. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll *a* fluorescence in amazonian tropical three species. *Revista Árvore*, 31: 959-966.
- Muthuri, F. M.; Jones, M. B. 1997. Nutrient distribution in a papyrus swamp: Lake Naivasha, Kenya. *Aquatic Botany*, 56: 35–50.
- Nakazono, E. M.; Piedade, M.T.F. 2004. Biologia e ecologia do arumã, *Ischnosiphon polyphyllus* (Marantaceae), no Arquipélago de Anavilhanas, Rio Negro, Amazônia Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 27: 421-428.

Nurminen, L.; Horppila, J. 2009. Life form dependent impacts of macrophyte vegetation on the ratio of resuspended nutrients. *Water Research*, 3: 3217-3226.

Oliveira, A.C.; Piedade, M.T.F. 2002. Implicações ecológicas da fenologia de *Salix martiana* Leyb. (Salicaceae) em áreas de várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 32: 377-385.

Parolin P.; Armbrüster, N.; Junk, J.W. 2002. Seasonal changes of leaf nitrogen content in trees of Amazonian floodplains. *Acta Amazonica*, 32:231-240.

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

Parolin, P. 2001. Seed germination and early establishment of 12 trees species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 70: 89–103.

Parolin, P. 2002. Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environm. Experim. Botany*, 48:177-186.

Parolin, P. 2010. Biochemistry of Amazonian floodplain trees, p 123-134. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schoengart, J.; Parolin, P (eds.). Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management (Ecological Studies) Dordrecht, Springer.

Parolin, P.; Armbrüster, N.; Junk, W.J. 2006. Two Amazonian floodplain trees react differently to periodical flooding. *Tropical Ecology*, 47(2): 243-250.

Parolin, P.; De Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U. 2004. Central Amazonian floodplain forests: Tree adaptations in a pulsing system. *Botanical Review*, 70:357–380.

Pearcy, R. W. 2007. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments, p 213-257. In Pugnaire, F.; Valladares, F. (eds). *Funcional Plant Ecology*. CRC Press,

Perin, G. R.; Martins C.; Muniz S. R.; Linhares, G. M. 2009. Sistema de pastejo rotacionado intensivo como alternativa para a recuperação de áreas degradadas no estado do Amazonas. *Amazônia: Ciência e Desenvolvimento*, 4: 235 – 243.

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

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

Piedade, M. T. F. 1993. Biologia e ecologia de *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Gramineae Poaceae), capim semi-aquático da várzea Amazônica. *Acta Limnol. Brasil*, 6: 173-185.

- Piedade, M. T. F.; Junk, W.J.; D'Angelo, S. A.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Lopes, A. 2010 a. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22: 165-178.
- Piedade, M.T.F.; Ferreira, C.S.; Wittmann, A.O.; Buckeridge, M.S.; Parolin, P. 2010b. Biochemistry of Amazonian floodplain trees, p 123-134. In Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management (Ecological Studies) (W.J. Junk., M.T.F. Piedade., F. Wittmann., J. Schoengart., P. Parolin, eds.), Dordrecht, Springer.
- Piedade, M. T.; Parolin, P.; JUNK, W.J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Rev. Biol. Trop. Int. J. Trop. Biol.* 54: 1171-1178.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Long, S.P. 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C4 macrophyte *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Function Ecology*. 11: 60-65.
- Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Junk, W.J. 2003. Estratégias de dispersão, produção de frutos e extrativismo da palmeira *Astrocaryum jauari* Mart. Nos igapó do rio Negro: Implicações para a ictiofauna. *Ecología Aplicada*. 2:31-40.
- Piedade, MTF.;Junk, WJ. 2000. Natural herbaceous plant communities in the Amazon floodplains and their use, p. 269-290. In Junk, W.J.; Ohly, J.; Piedade, M.T.F.; Soares, M.G.M. (Eds.). The Central Amazon Floodplain: actual use and options for a sustainable management, Backhuys Publishers.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Long, S.P. 1991. The productivity of the C4 grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Ecology*, 72(4): 1456-1463.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Long, S.P. 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C4 macrophyte *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Functional Ecology*, 11: 60-65.
- Pierini, S.A.; Thomaz, S.M. 2004. Adaptações de plantas submersas à absorção do carbono inorgânico. *Acta Botanica Brasílica*, 18: 629-641.
- Pompêu, M.L.M.; Henry, R.; Moschini-Carlos, V.1999. Chemical composition of tropical macrophyte *Echinochloa polystachya* (H.B.K) Hitchcock in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brasil). *Hydrobiologia*, 411:1-11
- Ponnamperuma, F. N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomi*, 24: 29-96.
- Prance, G.T. 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica*, 10: 495-504.
- Raven, P.H.; Evert, R.F.; Eichhorn, S.E. 1995. Biologia Vegetal. 5ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

- Rubim, M.A.L. 1995. Ciclo de vida, biomassa, e composição química de duas espécies de arroz silvestre da Amazônia Central. Dissertação de mestrado. INPA/FUA, 126pp.
- Saltmarsh, A.A.; Mauchamp, A.; Ramba, S. 2006. Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 84:191–198.
- Santamaría, L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*. 23: 137–154.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Ludwigshausen, S.; Horna, V.; Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:581–597.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J.; Worbes, M. 2005. Wood growth patterns of *Macrobium acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145:454-461.
- Schulthorpe, C.D. 1985. The Biology of Vascular Plants. Koeltz Scientific Books D-6240 Königstein, West Germany, 610p.
- Schulz, M.; Kozerski, H.; Pluntke, T.; Rinke, K. 2003. The influence of macrophytes on sedimentation and nutrient retention in the lower river Spree. *Water Research*, 37: 569–578.
- Schulze, E.D.; Beck, E.; Müller- Hohenstein, K. 2002. *Plant Ecology*. Springer, Berlin Heidelberg.
- Taiz, L.; Zeiger. 2004. Fisiologia vegetal. 3ed. Artmed, Porto Alegre.
- Thomaz, S.M.; Bini, L.M. 2003. Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Thompson, K.; Shewry, P.R.; Woolhouse, H.W. 1979. Papyrus swamp development in the Upemba Basin, Zaire: Studies of population structure in *Cyperus papyrus* stands. *Botanical Journal of the Linn. Soc.*, 78: 299-316.
- Valladares, F.; Niinemets, U.L. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*, 39: 237–57.
- Van Der Smana, J. M. C. W.; Blom, P. M.; Barends, G. W. M. E. Flooding resistance and shoot elongation in relation to developmental stage and environmental conditions in *Rumex maritimus* L. and *Rumex palustris* Sm.. *New Phytol.*, 125:73-84
- Vieira, E. M.; Izar, P. 1999. Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology*, 145: 75-82.
- Voesenek, L.A.C.J.; Benschop, J.J.; Boui, T. J.; Cox, M.C.H.;
- Volder, A.; Bonis A.; Grillas. P. 1997. Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aquatic Botany*, 58:113-120.

Vriezen, W.H.; Zhou, Z.; Van Der Straeten, D. 2003. Regulation of tolerant dicot *Rumex palustris*. *Annals of Botany*, 91: 205–211.

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

Williamson, G.B.; COSTA, F. 2000. Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Pentaclethra macroloba*. *Biotropica*, 32:548-552.

Williansom, G. B.; Costa, F.; Vera, C.V.M. 1999. Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Swartzia polyphylla*. *Biotropica*, 31: 460-465.

Wittmann, F.; Parolin, P. 1999. Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica* 5, 51–57.

Worbes, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees - a review. *IAWA J*, 16:337-351.

Worbes, M. 1997. The florets ecosystems of the floodplains. In: Junk, W.J. (ed.). *Ecological Studies, The Central Amazon floodplain*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:581–597.

Tundisi, J.G. Exploração do potencial hidrelétrico da Amazônia. *Estudos Avançados* 21:109 - 117.

Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A.A.; Smith, G.M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg

**Apêndice**

Apêndice A - *Montrichardia arborescens*; e inflorescência. Foto: Pauline Oliveira Pantoja.



Apêndice B - *Montrichardia linifera* e inflorescência. Foto: Pauline Oliveira Pantoja.



