

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

**METABOLISMO ENERGÉTICO E EMISSÃO DE COMPOSTOS
ORGÂNICOS VOLÁTEIS POR *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg.
EM DIFERENTES ECOSSISTEMAS INUNDÁVEIS DA AMAZÔNIA
CENTRAL**

MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO

Manaus - AM

Março - 2010

MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO

**METABOLISMO ENERGÉTICO E EMISSÃO DE COMPOSTOS
ORGÂNICOS VOLÁTEIS POR *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg.
EM DIFERENTES ECOSSISTEMAS INUNDÁVEIS DA AMAZÔNIA
CENTRAL**

Orientadora: Dr^a. Maria Teresa Fernandez Piedade

Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em BOTÂNICA.

Manaus - AM

Março - 2010

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

L695m Liberato, Maria Astrid Rocha

Metabolismo energético e emissão de compostos orgânicos por *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg em diferentes ecossistemas inundáveis da Amazônia Central / Maria Astrid Rocha Liberato. Manaus : [s.n.], 2010
xv, 123 f. : il. (algumas color.)

Tese (Doutorado em Botânica)--INPA/UFAM, Manaus, 2010.
Orientadora: Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade

1.Ecofisiologia vegetal 2. Várzea - Igapó 3.Seringueira
I.Título

CDD 19^a ed. 583.95045

Sinopse:

Hevea spruceana (Benth.) Müll. Arg. (seringa-barriguda) é uma planta arbórea que coloniza, concomitantemente, ambientes inundáveis de várzea e de igapó da Amazônia Central. Populações da espécie desses dois ambientes foram investigadas quanto à fenologia, reservas orgânicas das sementes e cronologia da germinação. Adicionalmente, ao longo de um ciclo hidrológico – fase aquática e fase terrestre, plantas jovens de *H. spruceana* das duas tipologias inundáveis foram avaliadas quanto ao comportamento ecofisiológico. Com o objetivo de testar a hipótese de que as estratégias relacionadas ao metabolismo energético, e à emissão de VOCs são influenciadas pelo pulso de inundação e pela natureza físico-química do ambiente inundável, foram determinados, e comparativamente analisados, os nutrientes foliares, os pigmentos cloroplastídicos, e as trocas gasosas (CO₂, vapor de água e VOCs). Os resultados obtidos mostram não haver diferenças entre as respostas das populações de *Hevea spruceana* da várzea e igapó, quanto a fenologia, frutos, sementes e suas reservas, e os processos germinativos. Entretanto, a avaliação ecofisiológica revelou importantes diferenças.

Palavras-chave: Ecofisiologia vegetal; Várzea; Igapó; Seringueira

Para

João Lucas

e

Sofia Helena

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me amparar, iluminar e guiar meus passos;

À Professora Doutora Maria Teresa Fernandez Piedade, pela orientação competente, o incentivo constante, a amizade construída ao longo dessa pesquisa e, sobretudo, pela confiança que depositou em mim;

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, por disponibilizar instalações e equipamentos essenciais à minha pesquisa;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas - FAPEAM, pela bolsa concedida;

Ao Instituto Max-Planck para Química, Mainz - Alemanha, na pessoa do Dr. Jürgen Kesselmeier por possibilitar a pesquisa com VOCs;

Ao Dr. Luiz Rubens Piedade por disponibilizar laboratório e reagentes para análise de lipídios;

À Dra. Zilvanda Melo pela ajuda nos experimentos de germinação e nas análises das reservas orgânicas das sementes;

Aos Professores dos Programas de Pós-Graduação em Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, pelos ensinamentos;

À Coordenação do Curso de Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e, em especial, à secretária Helcineide Andrade, pelo incentivo e apoio;

A Wallace Rabelo da Costa, pela amizade, companheirismo e assistência constante e indispensável nos trabalhos de campo e de laboratório;

À Conceição Lúcia da Costa, pela ajuda com as clorofilas;

À muito querida amiga Tatiana Andreza Marinho, pelo carinho e amparo incondicional durante nossa longa caminhada acadêmica;

À muito querida amiga Keillah Mara Barbosa, pelas nossas animadoras conversas, nacionais e internacionais;

Aos amigos do Projeto INPA/MAX-PLANCK: Astrid, Florian, Jochen, Celso, Sammya, Teresinha, Pauline, Aline, Nazaré, Sejana, Daniel, Rafael, Araceli, Nina, Edvaldo, Valdeney, Kelvin, e Jesus pela solidariedade;

Aos barqueiros Mário Picanço, Francisco Fonseca, Agenor Negrão, Carlos Sotero e Luís Cosmo, pela navegação segura nos rios Solimões, Negro e Tarumã-mirim;

Aos Professores e alunos do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Amazonas - UFAM, e do curso de Biologia da Universidade do Estado do Amazonas - UEA, pela compreensão e apoio;

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho;

À minha família pela compreensão, apoio e incentivo constantes.

Muito obrigada!

SUMÁRIO

Página

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	xii
RESUMO	xiv
ABSTRACT	xv
1 - INTRODUÇÃO	1
2 - HIPÓTESES	10
3 - OBJETIVO GERAL	11
CAPÍTULO I	12
Fenologia, propágulos e germinação de <i>Hevea spruceana</i> (Benth.) Müll. Arg. na várzea e no igapó da Amazônia Central	12
I.1 - Introdução	12
I.2 - Objetivos específicos.....	16
I.3 - Material e Métodos.....	17
I.3.1 - Local do experimento e coleta do material vegetal	17
I.3.2 - Aspectos fenológicos.....	17
I.3.3 - Morfometria e peso de frutos e sementes	17
I.3.4 - Reservas orgânicas da semente	18
I.3.5 - Cronologia da germinação.....	20
I.3.6 - Análise estatística.....	22
I.4 - Resultados	23
I.4.1 - Aspectos fenológicos.....	23
I.4.2 - Morfometria e peso de frutos e sementes	25
I.4.3 - Reservas orgânicas da semente	28
I.4.4 - Cronologia da germinação.....	29
I.5 - Discussão	33

I.6 - Conclusões	37
CAPÍTULO II.....	38
Emissão de compostos orgânicos voláteis por <i>Hevea spruceana</i> (Benth.) Müll. Arg. em ambiente semi controlado simulando as fases aquática e terrestre do ciclo hidrológico da Amazônia Central	38
II.1 - Introdução	38
II.2 - Objetivos específicos.....	41
II.3 - Material e Métodos	42
II.3.1 - Local e condições do experimento	42
II.3.2 - Material vegetal.....	42
II.3.3 - Análises dos gases.....	43
II.4 - Resultados	50
II.4.1 - Emissão de Monoterpenos (E_s)	50
II.4.2 - Acetaldeído e etanol.....	51
II.4.3 - Condutância estomática (g_s).....	52
II.4.4 - Transpiração (E).....	53
II.4.5 - Concentração Interna de CO_2 (C_i)	54
II.4.6 - Assimilação de CO_2 (A)	56
II.5 - Discussão.....	58
II.6 - Conclusão	61
CAPÍTULO III.....	62
Desempenho fotossintético de <i>Hevea spruceana</i>(Benth.) Müll. Arg. durante o ciclo hidrológico dos ambientes inundáveis de várzea e de igapó da Amazônia Central.....	62
III.1 - Introdução	62
III.2 - Objetivos específicos	67
III.3 - Material e Métodos	68
III.3.1 - Local do experimento e material vegetal.....	68
III.3.2 - Determinação da concentração de macro e micronutrientes	70
III.3.3 - Determinação da concentração de clorofilas.....	70
III.3.4 - Determinação da condutância estomática e das trocas gasosas	71
III.3.5 - Análise estatística.....	72
III.4 - Resultados	73

III.4.1 - Concentração de macro e micronutrientes	73
III.4.2 - Concentração de clorofilas	75
III.4.3 - Condutância estomática e trocas gasosas	77
III.5 - Discussão.....	82
III.6 - Conclusão	88
4 - CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	89
5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	92
APÊNDICES	109
APÊNDICE I: ANOVA Capítulo I	109
APÊNDICE II: ANOVA Capítulo II	112
APÊNDICE III: ANOVA Capítulo III	115

LISTA DE FIGURAS

	Página
INTRODUÇÃO	
Figura 1	Águas brancas: Costa do Catalão, região de várzea no Rio Solimões, AM - BR. 03
Figura 2	Águas pretas: Rio Tarumã-mirim afluente do Rio Negro, região de igapó, AM - BR. 05
Figura 3	Aspecto do caule de indivíduos de <i>Hevea spruceana</i> (Benth.) Müll. Arg. (seringa barriguda) em uma área de várzea da Amazônia Central. 09
CAPÍTULO I	
Figura I.1	Inflorescência de <i>Hevea spruceana</i> . 24
Figura I.2	Frutos de <i>Hevea spruceana</i> . A - cápsula fibrosa; B - deiscência explosiva. 25
Figura I.3	Sementes de <i>Hevea spruceana</i> . 26
Figura I.4	Amêndoa da semente de <i>Hevea spruceana</i> . 27
Figura I.5	Semente de <i>Hevea spruceana</i> do igapó (A), e da várzea (B). 27
Figura I.6	Germinação criptocotiledonar de sementes de <i>Hevea spruceana</i> . 29
Figura I.7	Germinação de sementes de <i>Hevea spruceana</i> em solo saturado de água. 30

Figura I.8	Curvas de germinação de sementes de <i>Hevea spruceana</i> oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo na capacidade de campo.	31
Figura I.9	Curvas de germinação de sementes de <i>Hevea spruceana</i> oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo encharcado.	32
CAPÍTULO II		
Figura II.1	Sistema de câmaras de Teflon® para coleta de VOCs.	44
Figura II.2	Conjunto de cartuchos coletores de VOCs.	46
Figura II.3	Emissão de monoterpenos (E_s) $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$, por plantas jovens de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e fase aquática (A).	51
Figura II.4	Condutância estomática (g_s) mm s^{-1} , em plantas jovens de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e de fase aquática (A).	53
Figura II.5	Transpiração (E) $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em plantas jovens de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e de fase aquática (A).	54
Figura II.6	Concentração interna de CO_2 (C_i) ppm, em plantas jovens de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e de fase aquática (A).	55
Figura II.7	Assimilação de CO_2 (A) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em plantas jovens de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e fase aquática (A).	57

CAPÍTULO III

- Figura III.1** Costa do Catalão (várzea) e Rio Tarumã-mirim (igapó), próximos à confluência dos rios Negro e Solimões na Amazônia Central. 68
- Figura III.2** Indivíduo jovem de *Hevea spruceana* parcialmente inundado 69
- Figura III.3** Concentração de clorofila *a* em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana*, durante a fase terrestre e a aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 76
- Figura III.4** Concentração de clorofila *b* em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana*, durante a fase terrestre e a aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 76
- Figura III.5** Condutância estomática - g_s ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre e a aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 77
- Figura III.6** Transpiração - E ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre e a aquática em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 78
- Figura III.7** Concentração interna de CO_2 (C_i) em plantas jovens de *H. spruceana* durante a fase terrestre e a aquática em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central. 79

- Figura III.8** Assimilação de CO₂ (*A*) em plantas jovens de *H. spruceana* durante a fase terrestre e a aquática, em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central. 80
- Figura III.9** Fotorrespiração (*Phr*) em plantas jovens de *H. spruceana* durante a fase terrestre e a aquática em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central. 81

LISTA DE TABELAS

		Página
CAPÍTULO I		
Tabela I.1	Eventos fenológicos, vegetativos e reprodutivos, de <i>Hevea spruceana</i> em ambiente de várzea e de igapó da Amazônia Central.	23
Tabela I.2	Dimensões e peso de frutos de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó da Amazônia Central.	26
Tabela I.3	Dimensões e peso de sementes de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó da Amazônia Central.	28
Tabela I.4	Teor das reservas orgânicas em sementes de <i>Hevea spruceana</i> da várzea e do igapó da Amazônia Central.	28
Tabela I.5	IVG e TM de germinação de sementes de <i>Hevea spruceana</i> oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo na capacidade de campo.	31
Tabela I.6	IVG e TM de germinação de sementes de <i>Hevea spruceana</i> oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo encharcado.	32
CAPÍTULO III		
Tabela III.1	Concentração de macronutrientes (g kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de <i>Hevea spruceana</i> durante a fase aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central.	73

- Tabela III.2** Concentração de macronutrientes (g kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 73
- Tabela III.3** Concentração de micronutrientes (mg kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 74
- Tabela III.4** Concentração de micronutrientes (mg kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. 75

RESUMO

Cerca de 6% da região amazônica corresponde a áreas inundáveis pelo transbordamento lateral das águas de rios e lagos após o período de maior índice pluviométrico nas áreas de captação, graças ao pulso de inundação anual. De acordo com a formação geológica da bacia de drenagem, a físico-química das águas dos rios pode diferir, sendo detectáveis na Amazônia dois grandes grupos de áreas inundáveis: as várzeas, inundadas por rios de águas brancas e, os igapós, inundados por rios de águas claras ou pretas. A biota estabelecida nessas duas tipologias inundáveis desenvolveu peculiaridades morfológicas e anatômicas, como também adaptações fisiológicas que se refletem em seu metabolismo primário (e.g. capacidade fotossintética) e secundário (e.g. emissão de compostos orgânicos voláteis). Não surpreende então que a composição de espécies arbóreas seja majoritariamente diferente entre a várzea e o igapó. Contudo, algumas espécies ocorrem nas duas tipologias inundáveis, sendo a natureza dessa distribuição precariamente explorada pela ciência até o momento. Assim, o presente trabalho foi desenhado com a premissa de que o conhecimento dos processos fisiológicos pode ajudar a elucidar os mecanismos de adaptabilidade das espécies arbóreas de ambientes inundáveis amazônicos frente a diferentes condições ambientais, bem como as implicações desses mecanismos para as plantas e os ambientes. Para tal foi escolhida a espécie arbórea *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg., de ocorrência natural em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central, para estudar comparativamente, a fenologia, as reservas orgânicas das sementes, e os aspectos temporais e morfofisiológicos da germinação. Adicionalmente, foi monitorado o comportamento ecofisiológico em plantas jovens, tendo sido analisados os nutrientes foliares, a concentração de clorofilas, as trocas gasosas, e a emissão de compostos orgânicos voláteis, sob condições inundadas e não inundadas. Os resultados obtidos mostram não haver diferenças entre as respostas das populações de *Hevea spruceana* da várzea e igapó, quanto à fenologia, frutos, sementes e suas reservas e os processos germinativos. Entretanto, a avaliação ecofisiológica revelou importantes diferenças. A assimilação de CO₂ foi mais elevada para as plantas do igapó. O principal responsável por essa diferença parece ser a fotorrespiração, bem superior nas plantas da várzea, ao longo de todo o ciclo hidrológico. Por outro lado, a maior incorporação de carbono das plantas de igapó via fotossíntese, ao invés de ser canalizada para um maior crescimento das plantas desses ambientes, parece ser escoada por meio de uma produção de VOCs mais de duas vezes superior nas plantas de igapó, quando sob inundação. Esse desempenho contrastante na fotossíntese e na produção de compostos orgânicos voláteis das plantas jovens de *H. spruceana* colonizando essas duas tipologias inundáveis amazônicas sugere que a espécie possui variabilidade genética que permite a expressão de processos fisiológicos adaptativos distintos em cada um desses ambientes. A plasticidade fenotípica se manifesta pela existência de distintos ecótipos ecofisiológicos, de forma a propiciar sucesso a essa espécie na colonização de ambientes com físico-química contrastante. A existência ou não desse padrão para outras espécies colonizando as áreas inundáveis de igapó merece estudos futuros, pois pode evidenciar importante padrão ecofisiológico para a comunidade vegetal desses ambientes e, ter relevância maior do que aquela até então postulada em termos de balanços de gases em nível regional e de mudanças climáticas globais.

ABSTRACT

About 6% of the Amazon region corresponds to areas flooded by lateral overflow of the waters of rivers and lakes after the period of highest rainfall in catchment areas, thanks to the annual flood pulse. According to the geology of the drainage basin, the physico-chemical of river water may vary, being detectable in the Amazon two large groups of wetlands: the várzea, flooded by white water rivers, and the igapó, inundated by rivers of clear or black waters. The biota established in these two wetland types developed morphological and anatomical peculiarities, as well as physiological adaptations that are reflected in their primary (e.g. photosynthetic capacity) and secondary (e.g. emission of volatile organic compounds) metabolism. No wonder then that the composition of tree species is largely different between the várzea and the igapó. However, some species occur in both wetland types, and the nature of this distribution is poorly explored by science so far. Hence, the present study was designed with the premise that knowledge of the physiological processes can help to elucidate the mechanisms of adaptability of tree species of Amazonian flooded environments against different environmental conditions as well as the implications of these mechanisms for plants and environments. To this end, it was chosen the tree species *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg., of natural occurrence at várzea and igapó environments in Central Amazonia, to comparatively study the phenology, the seeds organic reserves, and the temporal and morphophysiological aspects of germination. Additionally, it was monitored the ecophysiological behavior in seedlings and were analyzed the nutrient content, chlorophyll concentration, gas exchange, and the emission of volatile organic compounds, under flooded and not flooded conditions. The results showed no differences between the responses of *Hevea spruceana* populations of várzea and igapó, concerning phenology, fruit, seeds and its reserves and the germination process. However, the ecophysiological evaluation revealed significant differences. The assimilation of CO₂ was higher for plants of the igapó. The main responsible for this difference seems to be the photorespiration, higher in plants of the várzea along the entire hydrologic cycle. On the other hand, the greater uptake of carbon from igapó plants through photosynthesis, rather than be led to a greater growth of plants of such environments, seems to be drained through a production of VOCs, more than twice as high in igapó plants, while under flooding. This performance contrasts in photosynthesis and production of volatile organic compounds from young plants of *H. spruceana* colonizing these two types of flooded Amazon suggests that the species has genetic variability that allows the expression of distinct adaptive physiological processes in each of these environments. The phenotypic plasticity is manifested by the existence of different ecophysiological ecotypes, in order to allow the species to successfully colonize environments with contrasting physico-chemistry. Whether or not this pattern can be observed for other species colonizing the igapó deserves further studies because it can show an important ecophysiological pattern for the plant community of these environments that may have then a greater importance than that previously postulated in terms of balance of gases in regional level and global climate change.

Metabolismo energético e emissão de compostos orgânicos voláteis por *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. em diferentes ecossistemas inundáveis da Amazônia Central

1 - INTRODUÇÃO

1.1 - As planícies inundáveis e o pulso de inundação

A região drenada pelo sistema fluvial Solimões-Amazonas apresenta áreas formadas por sedimentos que foram erodidos em eventos glaciais do Terciário e do Quaternário e que, em períodos interglaciais, com a elevação do nível do mar, ficaram represados na bacia. A colmatação desses sedimentos resultou na formação de planícies que estão sujeitas à inundação pela elevação e transbordamento lateral das águas de rios e lagos que acontece anualmente como consequência do período de maior índice pluviométrico em suas áreas de captação (Pires e Prance, 1985; Junk, 1993).

Junk e colaboradores (1989) definiram a oscilação no nível das águas dos grandes rios amazônicos como pulso de inundação, que é caracterizado pela periodicidade (anual), pela ocorrência (monomodal), e por apresentar grande amplitude (cerca de 10m nas cercanias de Manaus), sendo, por isso, previsível. A faixa de terra sujeita ao pulso de inundação foi definida como zona de transição terrestre/aquática (ATTZ). No nível máximo da coluna de água, toda a área da ATTZ fica submersa (fase aquática), enquanto que, no nível mínimo, são terras emersas (fase terrestre). O conceito do pulso de inundação postula que a biota que aí se estabelece desenvolve adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas específicas, e que o desenvolvimento do sistema na fase terrestre influencia o desenvolvimento na fase aquática e vice-versa. Assim, nas interações com a vegetação, o pulso anual de inundação influencia a dinâmica de eventos fenológicos

como: emissão de folhas, floração e frutificação (Piedade *et al.*, 2000; Schöngart *et al.*, 2002; Ferreira *et al.*, 2005).

Considerando apenas a calha do sistema Solimões-Amazonas, as planícies inundáveis ocupam uma área de 300.000 km² que corresponde a 6% da área de 5.000.000 km² da Amazônia Brasileira. Porém, considerando as áreas de rios menores, as planícies inundáveis cobrem 20% da região amazônica (Piedade *et al.*, 2001; Junk e Piedade, 2004).

1.2 - Várzea e Igapó

Os grandes rios que drenam a bacia amazônica têm origem em terrenos com diferentes formações geológicas e, em consequência, suas águas possuem características físico-químicas distintas (Fittkau, 1968; Sioli, 1985). De acordo com essas características, Prance (1978; 1979) classificou as planícies inundáveis em:

- **várzea**, quando banhadas por rios de água branca (barrenta) (Figura 1). Os rios de água branca são originados na região oeste da bacia, nas regiões montanhosas dos Andes e nas áreas pré-andinas. O solo dessas regiões é formado, principalmente, por rochas sedimentares alcalinas do Terciário (período no qual ocorreu o soergimento dos Andes), ricas em minerais. São rochas relativamente recentes e, portanto, ainda sujeitas a intensos processos erosivos que produzem grande quantidade de sedimentos ricos em sais minerais (Ca, Mg, Na, K). Esta grande quantidade de sedimentos, ao ser transportada pela corrente fluvial, confere às águas cor branca (barrenta, amarelada, turva, com transparência de 10 - 60 cm), e pH próximo à neutralidade (6,5 - 7,0). Considerando apenas a calha do rio Amazonas e dos seus principais tributários, a várzea ocupa uma área de 200.000 km² (Junk, 1993).



Figura 1 - Águas brancas: Costa do Catalão, região de várzea no Rio Solimões, AM - BR.
Foto: Liberato, 2008

- **igapó**, quando inundadas por rios de água clara (transparência de 0,6 - 4 m) ou de água preta (transparência de 1,0 – 2,0 m) (Figura 2). Esses rios têm origem tanto nos escudos cristalinos ao norte e ao sul da bacia (escudo das Guianas e escudo Central Brasileiro), como em terrenos sedimentares do período Terciário, na Amazônia Central. O solo dos escudos Guianense e Brasileiro é formado, principalmente, por rochas pré-cambrianas já bastante erodidas e aplainadas. Os terrenos sedimentares do Terciário na Amazônia Central são cobertos por densa floresta que os protege contra erosão, portanto, os rios que têm origem nessas regiões transportam poucos sedimentos em suspensão, o que confere transparência às suas águas que são pobres em nutrientes, sendo principalmente escassas em sais de Ca e Mg, com pH variando entre 3,8 - 7,8.

Considerando apenas a calha do rio Amazonas e dos seus principais tributários, o igapó ocupa uma área de 100.000 km² (Junk, 1993).

Porém, a cor das águas dos rios do igapó (claras ou pretas) depende da decomposição de substâncias orgânicas e do tipo de solo por elas drenado. Nos terrenos sedimentares do Terciário na Amazônia Central ocorrem solos dos tipos latossolo (argilosos, bem drenados, bastante lixiviados e com horizontes pouco diferenciados), e podzol (arenosos, hidromórficos, e com horizontes bem diferenciados pela translocação de materiais). Nos latossolos, durante a decomposição de substâncias orgânicas, ocorrem processos oxidativos que tornam a água clara com pH entre 4,5 - 7,8. Nos podzóis, durante a decomposição orgânica, ocorrem processos redutivos e forma-se um tipo de húmus não decomposto (húmus cru). Os ácidos húmicos, de coloração marrom ou avermelhada, ao percolar, atingem o lençol freático tingindo as águas de cor escura e diminuindo o pH (3,8 - 4,9). A acidez resulta em uma baixa capacidade de retenção de íons e, portanto, estas águas são extremamente deficientes em nutrientes (Fittkau, 1968; Sioli, 1985).



Figura 2 - Águas pretas: Rio Tarumã-mirim afluente do Rio Negro, região de igapó, AM - BR.
Foto: Liberato, 2008

A análise dos macronutrientes (nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio e magnésio) realizada por Furch (1984) em áreas inundáveis da Amazônia Central constatou que sua concentração, tanto no solo como na fitomassa, é maior na várzea, exceto para o nitrogênio.

1.3 - A flora das planícies inundáveis

Além do impacto anual do pulso de inundação, as diferentes características físico-químicas do solo e das águas que ocorrem entre as planícies de várzea e de igapó formam uma situação muito complexa que vai se refletir na estrutura e na composição florística dessas áreas. Muitas espécies vegetais ocorrem apenas em

um desses ecossistemas (Takeuchi, 1962; Prance, 1979; Kubitzki, 1989). A samaúma (*Ceiba pentandra* Gaertn. - Malvaceae), por exemplo, é característica de região de várzea (Junk, 1983), enquanto que, a macacarecuia (*Eschweilera tenuifolia* O. Berg - Lecythidaceae) é exclusiva de igapó (Maia e Piedade, 2000). Entretanto, algumas espécies são capazes de colonizar ambos os ambientes inundáveis amazônicos, como é o caso de *Allantoma lineata* (Mart & O. Berg) Miers (Lecythidaceae), *Caryocar microcarpum* Ducke (Caryocaraceae), *Gustavia augusta* L. (Lecythidaceae), *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Macrolobium acaciifolium* Benth. (Fabaceae) *Symmeria paniculata* Benth. (Polygonaceae), *Vatairea guianensis* Aubl. (Fabaceae) (Prance, 1979; Kubitzki, 1989).

A capacidade que algumas espécies vegetais apresentam em desenvolver-se em diferentes ecossistemas pode ser determinada pela eficiência com que essas adaptam seu comportamento fisiológico, em resposta a esses ambientes, visando garantir maior eficiência na aquisição de carbono (fotossíntese), na absorção e uso de nutrientes do solo e, no sucesso reprodutivo (Kozłowski, 1997; Pimenta *et al.*, 1998; Parolin, 2001, 2004, 2009; De Simone *et al.*, 2002; Dias-Filho, 2005).

1.4 - Adaptações metabólicas

Tanto as alterações nas condições ambientais que ocorrem, permanente ou sazonalmente, quanto as mudanças no comportamento fisiológico que precedem os diferentes estádios do ciclo de vida, são fatores de estresse e induzem a expressão de respostas adaptativas nas plantas (Larcher, 2000; Loreto e Schnitzler, 2010). As respostas à intensidade do estresse incluem mudanças nas rotas do metabolismo primário que levam ao surgimento de substâncias secundárias, tanto em órgãos vegetativos como em órgão reprodutivos, com importantes funções, que incluem: termotolerância, antioxidação, proteção contra herbivoria e ataque de patógenos, e de atração para polinizadores e dispersores de sementes. Ainda, diferentes espécies sintetizam diferentes gamas de metabólitos secundários específicos (Taiz e Zeiger, 2004; Chen e Cao, 2005; Pichersky *et al.*, 2006).

Os metabólitos secundários que possuem características voláteis são conhecidos como compostos orgânicos voláteis (volatile organic compounds - VOCs) e, de acordo com Kesselmeier e Staudt (1999), cerca de 90% do total de VOCs na atmosfera é proveniente da vegetação. O que representa perda de até 20% do total de carbono fixado pelas plantas, além de exercer importante papel na capacidade oxidativa da atmosfera.

1.5 - Crescimento e balanço energético de árvores em diferentes tipologias inundáveis amazônicas

A produtividade acima do solo das florestas de várzea é cerca de duas ordens de magnitude superior àquela reportada para as florestas de igapó (Malhi *et al.*, 2004). Essa diferença é atribuída ao fato de que as árvores das florestas de várzea, por não sofrerem as mesmas limitações nutricionais que as árvores do igapó, mostram taxas de incremento radial duas vezes superiores as espécies de igapó (Worbes, 1997). Análises de algumas espécies de árvores que ocorrem nos dois ecossistemas, como é o caso de *Macaranga acaciifolia* (Schöngart *et al.*, 2005), *Tabebuia barbata* e *Vatairea guianensis* (Fonseca Jr. *et al.*, 2009), mostraram que os indivíduos colonizando os ambientes de várzea têm maiores taxas de incremento radial do que aqueles colonizando o igapó. Por outro lado, em vista do fato que até 20% da fixação total de carbono das plantas é perdido na forma de VOCs, torna-se importante estabelecer se os crescimentos de árvores colonizando esses dois ambientes diferem por haver limitações do metabolismo primário, determinado pela redução das taxas de fotossíntese, ou se esse crescimento é reduzido em virtude de uma elevada produção de compostos do metabolismo secundário, como os VOCs, frente aos estresses impostos pela acidez e pela deficiência nutricional do igapó.

1.6 - Espécie investigada

A espécie selecionada para esse estudo, *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), popularmente conhecida por seringa barriguda, é uma árvore

lactescente distribuída pela América Central e Amazônia Central, onde coloniza as áreas de várzea e de igapó, sendo frequente nos estratos médio e superior de florestas maduras (Figura 3).

Além da importância ecológica enquanto componente desses ecossistemas, seu látex pode ser misturado ao de *Hevea brasiliensis* e empregado na fabricação de borracha. A madeira é utilizada para confecção de laminados (Brito *et al.*, 2008).

Deste modo, o estudo do comportamento ecofisiológico da *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg., espécie arbórea que coloniza diferentes ecossistemas inundáveis da Amazônia Central, pode contribuir para a compreensão dos potenciais efeitos de alterações ambientais sobre a biota dessas áreas, além de aportar subsídios para a promoção e desenvolvimento de técnicas de manejo ecológica e economicamente sustentáveis para os ecossistemas inundáveis da Amazônia e, com isso, minimizar os riscos de extinção de suas espécies nativas.



Figura 3 - Aspecto de caule de indivíduos de *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. (seringa barriguda) em uma área de várzea da Amazônia Central. Foto: Liberato, 2008

2 - HIPÓTESES

- *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. apresenta diferentes estratégias ecofisiológicas relacionadas ao metabolismo energético para colonizar ambientes de várzea e de igapó.

- O padrão das trocas gasosas de *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg., em diferentes ecossistemas inundáveis, é influenciado pelo pulso de inundação e pela natureza físico-química do ambiente.

3 - OBJETIVO GERAL

Comparar aspectos essenciais do comportamento ecofisiológico de *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg (seringa barriguda) estabelecida em ambientes de várzea e de igapó, na Amazônia Central.

CAPÍTULO I

Fenologia, propágulos e germinação de *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. na várzea e no igapó da Amazônia Central

I.1 - Introdução

A fenologia - estudo da produção periódica de estruturas vegetativas e reprodutivas - de espécies tropicais pode exibir padrões que variam de completa sincronia intrapopulacional até total assincronia (Haugaasen e Peres, 2005), bem como, podem ocorrer diferenças nos eventos de floração e disponibilidade de frutos entre os anos (Foster, 1982; Leighton e Leighton, 1983; Corlett, 1990).

Os eventos fenológicos estão relacionados ao estabelecimento e sucesso reprodutivo da espécie e são, também, de grande importância ecológica, uma vez que folhas novas, frutos e sementes compõem a cadeia alimentar dos ambientes, como verificado para as florestas alagáveis da Amazônia Central por Maia e Piedade (2000).

Embora fatores abióticos como a temperatura, o fotoperíodo e a disponibilidade de água influenciem a manifestação dos eventos fenológicos, a plasticidade fenotípica permite que um organismo altere suas características morfofisiológicas em decorrência da interação com o meio ambiente, e proporciona vantagem na conquista de novos habitats e no aumento da tolerância em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Stearns, 1989; Borchert, 1992; Via *et al.*, 1995). Nas planícies inundáveis da Amazônia Central, a produção de folhas novas, frutos e sementes são influenciados pela flutuação do nível dos rios (Maia, 1997; Parolin, 2000) e correlacionam-se com o ritmo de crescimento das espécies arbóreas (Worbes, 1989; Parolin, 2000; Schöngart, 2000). Adicionalmente, a plasticidade fenotípica poderá favorecer o surgimento de subespécies, raças ou ecótipos (Via e Lande, 1985; Thompson, 1991).

Nesse contexto, além da função primordial de propagação da espécie, as sementes desempenham importante papel ecológico como fonte de alimento para animais silvestres, na produção de mudas e na conservação da biodiversidade, pois funcionam como reservatórios de genes e constituem fonte de material genético para melhoramento de plantas (Bewley e Black, 1994).

As substâncias estocadas nas sementes são importantes na determinação da viabilidade e rapidez da germinação, bem como, representam um fator importante no crescimento inicial e estabelecimento das plântulas. Durante a germinação, as reservas orgânicas são metabolizadas para atender a demanda de crescimento do eixo embrionário, fornecendo energia e metabólitos para posterior desenvolvimento da plântula por tempo suficiente até o completo estabelecimento autotrófico do vegetal e sua adaptação aos mais variados ambientes (Buckeridge *et al.*, 2000a; Kidson e Westoby, 2000).

De modo geral as três principais reservas orgânicas são: as proteínas, os lipídios e os carboidratos, estes últimos compõem uma das reservas mais importantes de carbono orgânico, e apresentam ainda funções secundárias como controle da embebição, distribuição de água nos tecidos das sementes e controle da expansão celular dos cotilédones (Ohirogge e Browse, 1995; Shewry *et al.*, 1995; Buckeridge *et al.*, 2000b; Gonçalves *et al.*, 2002). Esses três tipos de reservas são estocados nos cotilédones (parte do embrião) - semente exalbuminosa - e/ou no endosperma ou albúmen (externo ao embrião) - semente albuminosa. Entretanto, a proporção da composição dessas substâncias pode variar de espécie para espécie (Borges e Rena, 1993; Bewley e Black, 1994), e às vezes é dependente de fatores ambientais, tais como nutrição mineral e clima (Mayer e Poljakoff-Mayber, 1975).

Quando os lipídios são a principal fonte de reserva, as sementes são consideradas oleaginosas; as sementes que estocam proteínas são ditas protéicas e as sementes que armazenam carboidratos (predominantemente amido) são chamadas amiláceas (Popinigis, 1985). De acordo com a composição química das reservas, diferentes processos metabólicos são ativados para promover sua oxidação e consequente utilização no processo respiratório. O amido requer a ação das enzimas α -amilase, β -amilase e α 1-6 glucosudase para originar o piruvato. Os lipídios são convertidos a succinato no ciclo do glioxilato e as proteínas são, inicialmente, degradadas a aminoácidos e estes transformados em α -cetoglutarato.

O piruvato, o succinato e o α -cetogluturato participam do ciclo de Krebs, ciclo este que, além de produzir moléculas de NADH e FADH que serão oxidadas para produzir gradiente eletroquímico responsável pela síntese de ATP, também origina compostos intermediários essenciais para síntese de moléculas que formarão os tecidos da planta (Souza, 2009).

Melo e colaboradores (2009), compararam o processo germinativo entre sementes amiláceas e sementes oleaginosas de espécies florestais amazônicas de áreas de terra firme (não inundáveis), e observaram que as reservas estocadas na semente influenciam a velocidade da germinação, uma vez que, as sementes oleaginosas obtiveram maiores índices nesse parâmetro.

Por outro lado, a germinação de sementes é influenciada tanto por fatores bióticos (dormência, maturidade do embrião), como por abióticos (água, oxigênio, luz e temperatura), que combinados, criam condições favoráveis para que o processo possa ser realizado de forma satisfatória (Válio e Scarpa, 2001; Neto *et al.*, 2003). Entretanto, o grau de exigência dos fatores ambientais é variável entre as espécies e, na maioria das vezes, determinado pelo genótipo e pelas condições ambientais prevalentes durante a formação das sementes (Mayer e Poljakoff-Mayber, 1975).

A resposta da semente à luz pode regular a dormência bem como a germinação das sementes no campo sendo um fator decisivo na sobrevivência das plântulas. Do mesmo modo, o suprimento de oxigênio e a temperatura são outros fatores abióticos que interferem na germinação de sementes. A germinação normalmente é inibida pela deficiência parcial de O_2 e a maioria das espécies não germina em ambientes anóxicos, uma vez que o O_2 é requerido para iniciar a respiração durante a fase inicial da germinação. Conseqüentemente, a germinação de várias espécies não ocorre em solos pobres em O_2 , compactados ou alagados. O requerimento de O_2 é mais alto para a germinação do que para o subsequente crescimento, uma vez que o tegumento de algumas sementes impede a difusão de O_2 para o interior das mesmas (Borges e Rena, 1993; Borghetti, 2000; Dias-Filho, 2005). Assim sendo, o conjunto desses fatores do meio, associados a fatores endógenos, determinam o sucesso e a velocidade da germinação das sementes.

Durante a germinação da semente o primeiro pólo a emergir é o pólo radicular. Após a protusão, a radícula crescente dá origem ao sistema radicular da

pequena planta, ocorrendo, em seguida, a emergência da parte aérea da plântula. Em dicotiledôneas consideram-se dois tipos de germinação: epígea e hipógea.

A germinação é considerada epígea quando o hipocólito cresce e eleva os cotilédones acima do solo, por outro lado, na germinação hipógea o hipocólito não se desenvolve e os cotilédones permanecem sob o solo. Por sua vez, a plântula é considerada fanerocotiledonar quando seus cotilédones estão livres dos tegumentos da semente, e criptocotiledonar se os tegumentos continuam envolvendo os cotilédones (Kerbaudy, 2008).

Uma vez que a espécie *Hevea spruceana* (seringa barriguda) coloniza ambientes tão contrastantes, como a várzea e o igapó, onde os condicionantes nutricionais diferem (vide INTRODUÇÃO: 1.2), o conhecimento dos diferentes aspectos envolvidos no seu processo germinativo é importante para compreender o estabelecimento desta espécie em ambos os ambientes florestais de sua ocorrência natural, bem como, subsidiar trabalhos de manejo e produção de mudas.

I.2 - Objetivos específicos

- Descrever os eventos fenológicos vegetativos e reprodutivos da espécie nos ecossistemas inundáveis da várzea e do igapó;
- Caracterizar, morfofisiologicamente, frutos e sementes de *Hevea spruceana* oriundos da várzea e do igapó;
- Quantificar as reservas orgânicas (lipídios, carboidratos e proteínas) das sementes da seringa barriguda oriundas da várzea e do igapó;
- Registrar a cronologia do processo germinativo de sementes de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó.

I.3 - Material e Métodos

I.3.1 - Local do experimento e coleta do material vegetal

Sementes de *Hevea spruceana* foram coletadas na Costa do Catalão (3° 13' 36" S; 59° 58' 50" W), margem esquerda do rio Solimões, cerca de 11 km a sudeste do porto fluvial de Manaus, e no rio Tarumã-mirim (3° 01' 30" S; 60° 10' 18" W), afluente da margem esquerda do rio Negro, cerca de 24 km a noroeste do porto fluvial de Manaus. Essas áreas são típicas de ambientes de várzea e de igapó, respectivamente. As coletas foram realizadas, em ambos os ambientes, durante o mês de janeiro de 2007.

I.3.2 - Aspectos fenológicos

A fenologia, vegetativa e reprodutiva, de *Hevea spruceana* (seringa barriguda) nos dois ambientes inundáveis foi monitorada visualmente. Em cada ambiente, várzea e igapó, foram selecionados, aleatoriamente, cinco (05) indivíduos adultos (em idade reprodutiva), e marcados com o auxílio de aparelho para posicionamento global por satélite - GPS.

Na fenologia vegetativa foi observada a presença de folhas novas (f.n); folhas maduras (f.m) e folhas senescentes (f.s).

Na fenologia reprodutiva foi observada a presença de flores (fl); frutos verdes (fr.v); frutos maduros (fr.m) e aspectos de dispersão das sementes.

Os registros foram feitos mensalmente, durante o período entre julho de 2008 e junho de 2009, e o percentual de cada evento fenológico foi estimado por critérios baseados na observação direta.

I.3.3 - Morfometria e peso de frutos e sementes

Os dados biométricos (comprimento, largura, espessura) foram obtidos com o auxílio de paquímetro digital e o peso foi determinado em balança analítica, modelo

Belmarq 210A, com capacidade para 210g e precisão de 0,0001. Adicionalmente, as características físicas das sementes foram documentadas por fotografias.

Após a pesagem e a tomada dos dados biométricos, as sementes de cada ecossistema foram separadas, aleatoriamente, em 2 grupos:

Grupo 1 - Sementes, da várzea e do igapó, utilizadas para caracterização das reservas orgânicas. Estas sementes foram levadas para dessecação em estufa mantida a 45°C;

Grupo 2 - Sementes, da várzea e do igapó, utilizadas para germinação.

I.3.4 - Reservas orgânicas da semente

As sementes do **Grupo 1** foram submetidas a ensaios bioquímicos para caracterização e quantificação das reservas orgânicas em laboratórios do Projeto INPA/Max-Planck do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. Para a realização dos ensaios bioquímicos para análise de lipídios, carboidratos e proteínas, as amêndoas (embrião e reservas nutritivas) das sementes foram secas em estufa a 45°C até peso constante e em seguida, trituradas. Cada ensaio bioquímico constou de quatro repetições.

I.3.4.1 - Análise de lipídios

Os óleos foram extraídos em aparelho de ultrassom (BANDELIN - Sonopuls Eletronic), segundo método descrito por Piedade (1998). Foram realizadas quatro repetições por ecossistema, sendo utilizados 5g de amêndoas desidratadas e moídas por repetição, e diclorometano (CH_2Cl_2) como solvente. O tempo de extração dos lipídios em cada amostra (repetição) foi de 80 minutos fracionados em quatro extrações de 20 minutos. O percentual de lipídios na amostra foi estimado após o procedimento de extração.

A massa desengordurada foi reservada para extrair carboidratos e proteínas.

I.3.4.2 - Análise de carboidratos

As amostras de 0,1g do material desidratado foram homogeneizadas em metanol-clorofórmio-água (12:5:3) v/v/v (Bielek e Turner, 1966) e, em seguida, centrifugadas a 10.000rpm durante 10 minutos. O sobrenadante foi purificado e, após nova centrifugação a 10.000rpm por 10 minutos, o sobrenadante foi recolhido para determinação da concentração dos açúcares solúveis.

Para a dosagem dos teores de amido, o resíduo sólido (“pellet”) foi homogeneizado em ácido perclórico (35%) durante 10 minutos, e posteriormente centrifugado durante 15 minutos a 10.000rpm.

Alíquotas do extrato purificado foram combinadas com solução de antrona para proceder a determinação da concentração dos carboidratos na amostra (Morris, 1948). As leituras espectrofotométricas foram efetuadas em 625nm usando glicose (Sigma®) como padrão. Foram realizadas quatro repetições por tipologia inundável, várzea e igapó.

I.3.4.3 - Análise de proteínas

As proteínas foram extraídas de acordo com o método descrito por Passos (1996) e, suas concentrações mensuradas espectrofotometricamente de acordo com Bradford (1976), usando albumina sérica bovina (BSA/Sigma®) como padrão. Amostras de 1g da amêndoa seca, macerada e desengordurada (material resultante após a extração de lipídios) foram homogeneizadas num almofariz acondicionado em banho de gelo, com 10 ml de solução tampão fosfato 0,1 N (pH 6,8). Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 10.000rpm por 10 minutos em temperatura ambiente. Ao sobrenadante da centrifugação foi adicionado azul de comassie (Coomassie Blue G-250). Após 10 minutos de reação foram realizadas as leituras espectrofotométricas a 595 nm, com quatro repetições para cada tipologia inundável.

I.3.5 - Cronologia da germinação

Os experimentos de germinação foram estabelecidos em viveiro, nas dependências do projeto do INPA/Max-Planck, *Campus I* do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, localizado na Av. André Araújo - Aleixo em Manaus/AM - Brasil (03° 08'S; 59° 52'W).

As sementes do **Grupo 2** foram submetidas a três experimentos de germinação utilizando como substrato solo com diferentes ofertas de oxigênio. Cada experimento foi constituído por dois tratamentos: Tratamento 1 - várzea; Tratamento 2 - igapó.

Os experimentos foram estabelecidos em viveiro, sob iluminação natural e temperatura ambiente, durante 90 dias.

Experimento I - Solo na capacidade de campo: as sementes foram acondicionadas em bandejas plásticas com substrato constituído por solo do ambiente de coleta, e receberam regas suficientes para manter a capacidade de campo;

Experimento II - Solo encharcado: as sementes foram dispostas em bandejas plásticas com substrato constituído por solo do ambiente de coleta e receberam regas suficientes para ultrapassar a capacidade de campo;

Experimento III - Solo inundado: as sementes foram dispostas em bandejas plásticas com substrato constituído por solo do ambiente de coleta recoberto por coluna de água de 5 cm de altura.

A água utilizada nos experimentos foi proveniente de poço artesiano existente nas dependências do INPA.

Cada tratamento foi constituído de quatro repetições de vinte sementes, por espécie/ambiente, e as sementes germinadas foram contadas a cada três dias. O critério adotado para considerar a semente germinada foi a protusão da radícula (Brasil, 1992).

Durante o processo germinativo foram analisados os seguintes aspectos temporais da germinação: Índice de velocidade de germinação (equação **1**), segundo Maguire (1962); Porcentagem de germinação (equação **2**) e Tempo médio de germinação (equação **3**) de acordo com Laboriau e Valadares (1976).

(1) - Índice de velocidade de germinação (IVG):

$$IVG = n_1 + n_2 \dots n_n / d_1 d_2 \dots d_n$$

Onde: n_1 : número de sementes germinadas no primeiro dia;
 n_2 : número de sementes germinadas no segundo dia;
 n_n : número de sementes germinadas no enésimo dia.
 d_1 : primeiro dia de contagem;
 d_2 : segundo dia de contagem;
 d_n : enésimo dia de contagem.

O IVG é um índice que permite inferir o vigor do lote de sementes. Quanto maior o IVG, maior a velocidade de germinação (Nakagawa, 1999).

(2) - Porcentagem de germinação (%G):

$$\%G = (\sum n_i N^{-1}) \times 100$$

Onde:

$\sum n_i$: número de sementes germinadas em relação ao número de sementes dispostas para germinar;

N: número total de sementes dispostas para germinar.

(3) - Tempo médio de germinação (\bar{t}):

$$\bar{t} = \sum n_i t_i / \sum n_i$$

Onde:

n_i : número de sementes germinadas no i-ésimo dia;

t_i : tempo de incubação (dias).

I.3.6 - Análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). O programa estatístico utilizado foi o MINITAB – *Statistical software*, versão 13.

I.4 - Resultados

I.4.1 - Aspectos fenológicos

Os eventos fenológicos, vegetativos e reprodutivos (Tabela I.1), de *Hevea spruceana* ocorreram simultaneamente nos dois ambientes inundáveis - várzea e igapó - na Amazônia Central.

Tabela I.1 - Eventos fenológicos, vegetativos e reprodutivos, de *Hevea spruceana* em ambiente de várzea e de igapó da Amazônia Central. Período: julho/2008 - junho/2009

Meses / Fases	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
f.n	*	*	***	****	****	****	**	*				
f.m	*	*	**	***	***	***	***	*****	*****	*****	****	****
f.s	****	****	**	*							*	**
fl							**	**				
fr.v									**	***	***	**
fr.m	***	***	*									*

f.n = folhas novas; f.m = folhas maduras; f.s = folhas senescentes; fl = flores; fr.v = fruto verde; fr.m = fruto maduro. n= 05. Os asteriscos representam a magnitude do evento (*= 20%; **= 40%; ***= 60%; ****=80%; *****=100%).

Hevea spruceana apresenta, anualmente, um período de senescência no qual ocorre abscisão de grande número de folhas. Embora, para cada indivíduo, o estágio senescente tenha duração de apenas três ou quatro semanas, quando se

considera a população o processo abrange cerca de seis meses, entre novembro e abril – final da fase terrestre e início da fase aquática.

A emissão de folhas novas foi mais concentrada entre os meses de abril e junho – período de maior elevação do nível do rio – e precedeu o evento de floração. A floração aconteceu ainda no período inundado (fase aquática), entre os meses de julho e agosto (Figura I.1).



Figura I.1 - Inflorescência de *Hevea spruceana*. Foto: Liberato, 2008

O período de frutificação abrange, aproximadamente, seis meses. O fruto é uma cápsula fibrosa, tricoça, que se desenvolve durante o período seco (observados a partir do mês de setembro - fase terrestre), e amadurece entre os meses de dezembro, janeiro e fevereiro, período de início da elevação das águas

dos rios amazônicos. Quando maduro, o fruto apresenta deiscência explosiva, que acontece ainda na planta-mãe (Figura I.2). Quando liberadas na água, as sementes flutuam.



Figura I.2 - Frutos de *Hevea spruceana*. **A** - cápsula fibrosa; **B** - deiscência explosiva. Foto: Costa, 2009

I.4.2 - Morfometria e peso de frutos e sementes

O teste de Tukey não evidenciou diferença significativa entre as dimensões, tampouco entre o peso dos frutos da *Hevea spruceana* desenvolvidos nos dois ecossistemas investigados (Tabela I.2).

Tabela I.2 - Frutos de *Hevea spruceana*: dimensões e peso em dois ecossistemas inundáveis da Amazônia Central - várzea e igapó.

Medidas	Comprimento	Diâmetro	Peso
<i>/</i>	(mm)	(mm)	(g)
Ecossistemas			
Várzea	86,2 ± 12,3a	48,2 ± 12,0a	117,3 ± 09,5a
Igapó	87,4 ± 11,8a	47,6 ± 12,5a	118,5 ± 10,2a

Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si, Tukey $P \leq 0,05$. Média ± desvio padrão (n = 80).

As sementes, de testa marrom com manchas escuras, exibem rafe conspícua. O embrião, com cotilédones membranáceos, está abundantemente envolvido por tecido endospermático esponjoso (Figura I.3 – I.4). Ao contrário dos frutos, as dimensões das sementes da seringa barriguda diferem significativamente entre os ecossistemas investigados, entretanto, não foi constatada diferença no peso da matéria fresca das sementes dos dois ambientes (Figura I.5; Tabela I.3).



Figura I.3 - Sementes de *Hevea spruceana*. Setas indicam a rafe. Foto: Liberato, 2007



Figura I.4 - Amêndoa da semente de *Hevea spruceana*. Foto: Liberato, 2007



Figura I.5 - Semente de *Hevea spruceana* do igapó (A), e da várzea (B). Foto: Liberato, 2007

Tabela I.3 - Sementes de *Hevea spruceana*: dimensões e peso em dois ecossistemas inundáveis da Amazônia Central - várzea e igapó.

Medidas	Comprimento	Largura	Espessura	Peso
<i>/</i>	(mm)	(mm)	(mm)	(g)
Ecossistemas				
Várzea	42,0 ± 3,1b	24,1 ± 2,0a	19,6 ± 1,9a	5,7 ± 1,4a
Igapó	46,4 ± 4,9a	21,8 ± 4,7b	18,5 ± 2,6b	5,4 ± 1,2a

Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si, Tukey $P \leq 0,05$. Média ± desvio padrão (n = 80).

I.4.3 - Reservas orgânicas da semente

Os lipídios foram os principais componentes de reserva encontrados em sementes de *Hevea spruceana*, tanto da várzea quanto do igapó. Essas reservas são complementadas por amido, açúcares solúveis e proteínas. Nos dois ambientes investigados, as sementes de *Hevea spruceana* demonstram estatisticamente (Tukey) armazenar essas diferentes substâncias nas mesmas proporções (Tabela I.4).

Tabela I.4 - Teor das reservas orgânicas em sementes de *Hevea spruceana* da várzea e do igapó da Amazônia Central.

Reservas	Lipídios	Açúcares solúveis	Amido	Proteínas
<i>/</i>	% p/p	µg/g	µg/g	µg/g
Ecossistemas				
Várzea	20,02 ± 3,1a	3,31 ± 1,3a	5,15 ± 0,9a	1,29 ± 0,2a
Igapó	16,34 ± 2,2a	2,68 ± 0,6a	4,75 ± 1,2a	0,98 ± 0,1a

Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si, Tukey $P \leq 0,05$. Média ± desvio padrão (n = 4).

I.4.4 - Cronologia da germinação

A germinação de *Hevea spruceana* é do tipo hipógea criptocotiledonar (Figura I.6), e ocorreu em solos mantidos na capacidade de campo (Experimento I), e em solos encharcados (Experimento II), nos dois ecossistemas investigados. As plântulas estabelecidas em solo encharcado desenvolveram lenticelas hipertrofiadas no caule (Figura I.7).

Em solo inundado (Experimento III) não foi registrada a ocorrência de germinação.



Figura I.6 - Germinação criptocotiledonar de sementes de *Hevea spruceana*.
Foto: Liberato, 2008



Figura I.7 - Germinação de sementes de *Hevea spruceana* em solo saturado de água. Seta indica lenticelas hipertrofiadas no caule da plântula. Foto: Liberato, 2007

I.4.4.1 - Germinação em solo na capacidade de campo (Experimento I)

O percentual de germinação das sementes oriundas da várzea foi de 62,5%, enquanto que no igapó esse valor atingiu 66,0%. Ainda que a diferença no percentual de sementes germinadas entre os dois tratamentos não seja estatisticamente significativa, o padrão de distribuição desse evento ao longo do tempo foi irregular, não só entre a várzea e o igapó, como também dentro de cada tratamento (Figura I.8).

O índice de velocidade de germinação (IVG) e o tempo médio de germinação (TM) nos dois tratamentos não apresentaram diferenças significativas (Tabela I.5).

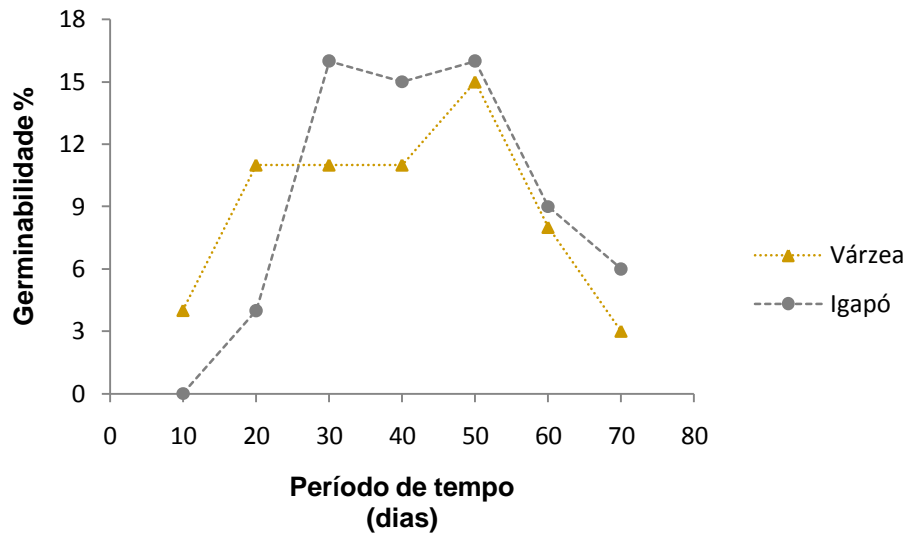


Figura 1.8 - Curvas de germinação de sementes de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo na capacidade de campo. n = 80.

Tabela 1.5 - IVG e TM de germinação de sementes de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo na capacidade de campo.

Índices /	Índice de velocidade de germinação (IVG)	Tempo Médio de germinação (dias) (TM)
Ecosystema		
Várzea	0,42 ± 0,08a	7,8 ± 2,67a
Igapó	0,34 ± 0,08a	8,4 ± 1,46a

Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si, Tukey $P \leq 0,05$. Média ± desvio padrão (n = 80).

I.4.4.2 - Germinação em solo encharcado (Experimento II)

O percentual de sementes germinadas em solo encharcado de várzea foi de 57,5%. Em solo encharcado de igapó, a germinação foi de 56,3%. Nesse experimento também não foram detectadas diferenças na germinabilidade dos dois tratamentos (várzea e igapó), porém, semelhante ao ocorrido com o Experimento I,

o comportamento germinativo ao longo do tempo foi desigual entre ambos os ambientes inundáveis (Figura I.9). Pelo teste de Tuckey não foram evidenciadas diferenças no índice de velocidade de germinação (IVG), nem no tempo médio de germinação (TM) entre os dois tratamentos (Tabela I.6). Tanto em ambiente de várzea, quanto de igapó, não houve diferença no IVG e no TM dos processos germinativos ocorridos em solos com diferentes disponibilidades de água (Tabelas I.5 e I.6).

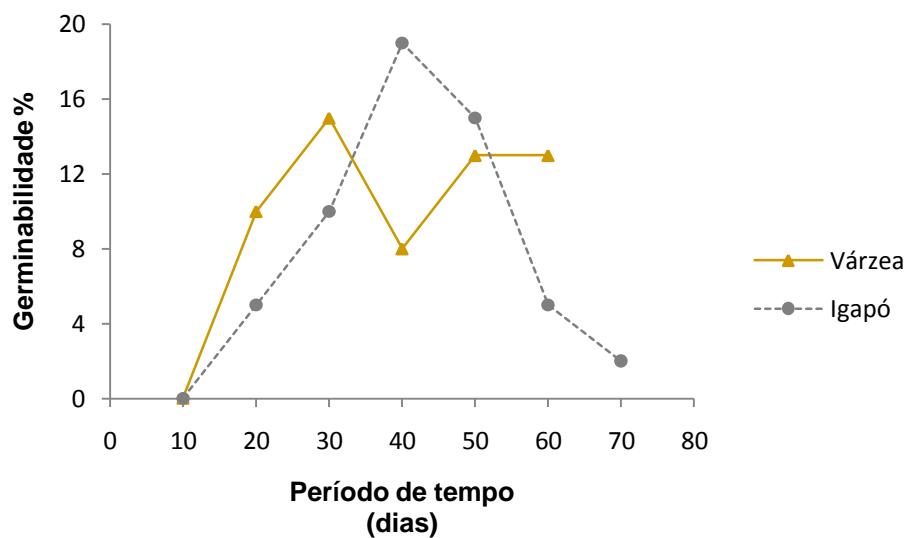


Figura I.9 - Curvas de germinação de sementes de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo encharcado. (n = 80).

Tabela I.6 - IVG e TM de germinação de sementes de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó da Amazônia Central, em solo encharcado.

Índice I	Índice de velocidade de germinação (IVG)	Tempo Médio de germinação (dias) (TM)
Ecosistemas		
Várzea	0,33 ± 0,05a	7,4 ± 0,54a
Igapó	0,30 ± 0,02a	7,6 ± 0,65a

Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si, Tukey $P \leq 0,05$. Média ± desvio padrão (n = 80).

I.5 - Discussão

Hevea spruceana pode ser classificada como uma espécie brevidecídua, de acordo com Borchert (1994) e Schöngart *et al.* (2002). Segundo esses autores, a manutenção permanente de um percentual de folhas durante o período de senescência foliar representa uma estratégia vantajosa, apresentada por grande número de espécies, para enfrentar as mudanças sazonais que ocorrem no ambiente. Tal estratégia combina economia de reservas durante a abscisão foliar, e garante a produção de fotoassimilados pela manutenção de folhas maduras.

A produção de novas folhas ocorre na enchente, enquanto que as flores são observadas no pico das cheias e início da descida das águas. Os frutos, por sua vez, são produzidos na vazante e eliminados no início da enchente. Essa sincronia dos eventos fenológicos com o ciclo hidrológico sugere a existência de um metabolismo específico, grandemente adaptado à ambientes inundáveis (Maia e Piedade, 2000). A cronologia das fenofases apresentada por *Hevea spruceana*, em regiões inundáveis da Amazônia Central, mostra um encadeamento de eventos que culmina com o desenvolvimento do processo reprodutivo distribuído, temporalmente, de forma a permitir o aproveitamento da maior disponibilidade de água nos rios para efetuar a dispersão das sementes.

Segundo Borghetti (2000), o sucesso do estabelecimento de determinada espécie em novos habitats depende dos processos de dispersão e das características da germinação. A estratégia de *Hevea spruceana* para iniciar a colonização de novos ambientes combina duas eficientes formas de dispersão de sementes à longa distância: balística e hidrocoria. Esses mecanismos oferecem as vantagens de evitar condições desfavoráveis de elevada competição ou ataque de patógenos e predadores, e aumentar as probabilidades de recrutamento em novos ambientes (Kubitzki e Ziburski, 1994; Willson e Traveset, 2000; Wittmann *et al.*, 2007).

A germinação do tipo hipógea, observada em sementes de *Hevea spruceana* pode conferir vantagens relacionadas com o maior tamanho alcançado pelas plântulas, eventualmente um importante aspecto coadjuvante para propiciar que a espécie enfrente longos períodos de submersão, conforme salientado por Parolin *et al.* (2003). Esses pesquisadores verificaram que no mesmo período de tempo, as

plântulas com germinação hipógea eram três vezes maiores que as plântulas com germinação epígea. Da mesma forma, a germinação criptocotiledonar apresentada por *Hevea spruceana* pode ser vantajosa por curtos períodos de tempo antes da chegada da inundação, pois após ela, outros mecanismos de tolerância deverão preponderar já que essa estratégia parece ser mais adaptativa em ambientes de inundações de menor magnitude e/ou recorrentes, como observado nas regiões estuarinas por Scarano (1998).

As dimensões e peso dos frutos não mostraram diferenças entre as populações dos dois ambientes, embora variações no tamanho das sementes tenham sido encontradas entre eles. Estas diferenças, entretanto, não se manifestaram no peso dessas sementes, na proporção das reservas energética, nem no processo germinativo. Da mesma forma, o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo nos ambientes contrastantes de várzea e de igapó manteve sincronia. Estes aspectos indicam que *Hevea spruceana*, mesmo que eventualmente module a expressão de características fisiológicas geneticamente fixadas para colonizar os dois ambientes, não manifesta essas diferenças em evidente plasticidade fenotípica nos estágios de sementes, germinação ou no desenvolvimento inicial de plântulas.

É de se supor que, embora habitando ambientes com características nutricionais contrastantes, a várzea e o igapó, as populações de *Hevea spruceana* sofrem as mesmas pressões que culminam com adaptações comparáveis em seus estágios reprodutivos, voltados, prioritariamente, para superar os condicionantes da inundação e mais dependentes das reservas da semente. Desta forma a espécie pode ocupar os dois ambientes inundáveis com adequado “fitness” (Scarano *et al.*, 2001). Entretanto, apenas a análise da fase de estabelecimento não é suficiente para avaliar o comportamento da espécie frente às pressões exercidas pelas diferentes tipologias inundáveis que suas populações habitam. Como será evidenciado nos capítulos subsequentes, o comportamento ecofisiológico das populações de plantas jovens diverge grandemente como resposta à inundação, de forma a propiciar a sobrevivência nos dois ambientes.

Embora as sementes quiescentes de *Hevea spruceana* dos dois ecossistemas analisados não tenham apresentado diferença na proporção das reservas nutritivas disponíveis para o embrião, o mesmo pode não ser verdadeiro

quanto à composição dos carboidratos, lipídios e proteínas estocados. Ferreira *et al.* (2009) encontram diferentes composições de carboidratos entre populações de *Himatanthus sucuuba* (Apocynaceae) de ambientes de várzea e de terra-firme (ecossistema não sujeito a inundações), e argumentam que a composição diferenciada dos carboidratos entre esses dois ambientes parece ser de grande importância adaptativa para o estabelecimento e sobrevivência das plântulas sob condições de anaerobiose. Ainda de acordo com Ferreira *et al.* (2009), para as sementes das populações da várzea a maior quantidade dos carboidratos estocados corresponde àqueles mobilizados durante o desenvolvimento das plântulas, enquanto que na terra-firme estes foram ligados aos processos germinativos.

As principais reservas disponíveis para promover a retomada do crescimento do embrião da *Hevea spruceana* são lipídios. Os lipídios representam moléculas altamente reduzidas e, portanto, necessitam de grande consumo de oxigênio para sua oxidação (Lehninger *et al.*, 1995). Assim, o alto consumo de O₂ para metabolização dos lipídios no processo respiratório pode representar uma das razões pelas quais as sementes de *Hevea spruceana* não germinaram nas condições de saturação de água no solo utilizadas nas condições experimentais do presente trabalho.

Para a grande maioria das espécies de plantas, a ativação do processo respiratório, com a concomitante produção de energia necessária para promover a germinação, depende da difusão do oxigênio atmosférico para o interior da semente. Porém, em solos inundados, a água ocupa os poros e elimina o oxigênio. Entretanto, há espécies em ambientes inundáveis que, por vários mecanismos adaptativos, conseguem germinar em solos hipóxicos ou mesmo anóxicos (Kozlowski, 1997; Lobo e Joly, 1998). Tal situação foi verificada, por exemplo, para *Himathantus sucuuba* crescendo na várzea da Amazônia Central por (Ferreira *et al.*, 2007).

No caso da *Hevea spruceana*, o processo germinativo aconteceu em solo bem drenado e em solo encharcado com a mesma eficiência. A hipótese para tal comportamento é que a textura esponjosa, com grandes espaços intercelulares, do tecido endospermático que envolve o embrião seja responsável por esse sucesso germinativo em solo com baixa oferta de oxigênio. Neste caso, o endosperma, além

de armazenar reservas nutritivas para o embrião, se constitui também em um reservatório de ar que favorece a flutuação da mesma na água e contribui com o oxigênio necessário para iniciar o processo germinativo em condições de hipóxia.

O pronto surgimento de lenticelas hipertrofiadas nas plântulas recém formadas em solo encharcado, conforme verificado no Experimento II deste estudo, evidencia a pré-disposição genética da espécie para garantir a manutenção do crescimento e estabelecimento das plântulas durante o período com baixa oferta de oxigênio. As lenticelas são estruturas relacionadas com as trocas gasosas e ocorrerem em caules suberizados, caules jovens, raízes, ramos, e até em alguns frutos (Flores-Vindas, 1999) e, quando hipertrofiadas, representam adaptações morfoanatômicas para melhorar o fornecimento de oxigênio (Parolin, 2001). Este tipo de adaptação foi encontrado também para outras espécies de áreas alagáveis da Amazônia Central, como por exemplo, em *Cecropia latiloba* e *Crataeva bentharii* (Waldhoff e Furch, 1998) e em *Himatanthus sucuuba* por Ferreira *et al.* (2007).

Durante o processo evolutivo, as espécies podem adaptar-se às diversas condições ambientais por meio da produção de sementes com grande diversidade fisiológica (Metzger, 1992). O padrão irregular das curvas de germinação ao longo do tempo, apresentado pelas sementes de *Hevea spruceana* nos dois diferentes ambientes instáveis, aumenta a probabilidade de que algumas plântulas se estabeleçam em condições ambientais favoráveis e, propicia a possibilidade de desencadeamento dos processos responsáveis pela sobrevivência em períodos adversos. De acordo com Thompson (1973), sementes de uma mesma progênie podem germinar em diferentes momentos ao longo do ano, em diferentes velocidades, ou ainda, requerendo tratamentos germinativos distintos. Portanto, as plantas desenvolvem variada gama de estratégias que aumentam as oportunidades de sucesso no processo de perpetuação da espécie.

I.6 - Conclusões

- Os eventos fenológicos de abscisão foliar, floração, frutificação e dispersão de sementes de *H. spruceana* ocorrem sincronicamente nos ambientes contrastantes de várzea e de igapó da Amazônia Central;

- Os frutos de *H. spruceana* oriundos das populações de várzea e de igapó da Amazônia Central apresentam as mesmas características morfofisiológicas, embora suas sementes tenham apresentado pequenas diferenças de tamanho;

- A composição das reservas orgânicas da semente da *H. spruceana* não é influenciada pelas características contrastantes dos ambientes de várzea e de igapó da Amazônia Central;

- A cronologia do processo germinativo de *H. spruceana* não é influenciada pelas características contrastantes dos ambientes de várzea e de igapó da Amazônia Central;

- A germinação da *H. spruceana* ocorre em solos na capacidade de campo e em solos encharcados, todavia não ocorre em solos totalmente inundados de várzea e de igapó da Amazônia Central;

- Em solos encharcados, as plântulas da *H. spruceana* desenvolvem adaptações morfoanatômicas cedo, com idade entre 12 e 18 dias; dentre elas, a mais evidente é a formação de lenticelas hipertróficas;

- Ainda que *H. spruceana* habitando ambientes contrastantes de várzea e de igapó module a expressão de características fisiológicas distintas, geneticamente fixadas para colonizar os dois ambientes, essas diferenças não se manifestam em evidente plasticidade fenotípica nos estágios de sementes, germinação ou no desenvolvimento inicial de plântulas.

CAPÍTULO II

Emissão de compostos orgânicos voláteis por *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. em ambiente semi controlado simulando as fases aquática e terrestre do ciclo hidrológico da Amazônia Central

II.1 - Introdução

A atmosfera terrestre é constituída, principalmente, de nitrogênio (N_2 ; 78%), oxigênio (O_2 ; 21%) e argônio (Ar; 1%) (Atkinson, 2000). Estes gases apresentam pouca interação com a radiação emitida pelo Sol e não interagem com a radiação infravermelha emitida pela Terra. Todavia, os “gases traços” que ocupam menos que 0,1% do volume da atmosfera possuem relevante papel no balanço energético da Terra (Monson e Holland, 2001; Machado, 2005). Exemplo disso são o dióxido de carbono (CO_2), o metano (CH_4) e o óxido nitroso (N_2O) presentes na atmosfera, particularmente na troposfera, que absorvem a radiação infravermelha emitida pela Terra e, desta forma, retêm o calor necessário para o surgimento e a manutenção da vida no planeta (Khare *et al.*, 1999; Baede *et al.*, 2001).

Outros “gases traços” presentes na atmosfera são os compostos orgânicos voláteis (Volatile Organic Compounds - VOCs). Nesta categoria estão incluídas espécies como isoprenóides (isopreno e seus derivados), alcanos, alcenos, carbonilas, álcoois, ésteres, éteres e ácidos carboxílicos (Schäfer *et al.*, 1992; Kesselmeier e Staudt, 1999; Kesselmeier *et al.*, 2000). Os VOCs são climaticamente importantes devido à influência que exercem na capacidade oxidativa da troposfera, na formação de aerossóis, no ciclo do carbono e, deste modo, contribuem indiretamente na intensificação do aquecimento global ocasionado pelo desbalanço de CO_2 , N_2O e CH_4 no efeito estufa. Além disso, vários estudos associam o isopreno à formação de ozônio troposférico, fenômeno este, que conduz a graves danos nos sistemas respiratórios de animais e plantas (Chameides *et al.*, 1988;

Fehsenfeld *et al.*, 1992; Kesselmeier *et al.*, 1996; Kesselmeier e Staudt, 1999; Guenther, 2002; Kesselmeier *et al.*, 2002).

Entre a variada gama de VOCs, os isoprenóides, também chamados terpenóides, se destacam como um dos grupos químicos mais importantes devido à concentração que atingem na atmosfera (aproximadamente 44% do volume de VOCs) e ao tempo de reação que varia de poucos minutos a 3h (Harborne, 1991; Atkinson, 2000). Estas substâncias são hidrocarbonetos acíclicos, mono, bi e tricíclicos, e seus derivados oxigenados (álcoois, aldeídos, cetonas, esterés e éteres), odoríferos e raramente solúveis em água (Bruneton, 1991).

De acordo com o número de unidades de C_5 os terpenóides são classificados em: Hemiterpenos: C_5 - isopreno; Monoterpenos: C_{10} - mentol; cânfora, essência de flores; Sesquiterpenos: C_{15} - ácido abscísico; Diterpenos: C_{20} - giberelinas, fitol, tocoferol, retinol (vitamina A); Triterpenos: C_{30} - esteróis, hormônios, saponinas; Tetraterpenos: C_{40} - carotenóides; e politerpenos: $> C_{45}$ - plastoquinona, ubiquinona, borracha (Trapp e Croteau, 2001).

Os terpenóides são a maior e a mais diversa classe de produtos naturais de plantas com numerosas atividades, funcionando como hormônios (giberelinas e ácido abscísico), pigmentos fotossintéticos (fitol das clorofilas e carotenóides), carregadores de elétrons (ubiquinona e plastoquinona), mediadores da montagem de polisacarídeos (poliprenil fosfatos) e componentes estruturais de membranas (fitoesteróis) (Taiz e Zeiger, 2004; Breitmaier, 2006). Além disso, também são importantes na atração de polinizadores, nas relações de comunicação e de defesa planta-planta e planta-inseto, principalmente os monoterpenos (C_{10}), sesquiterpenos (C_{15}), e os diterpenos (C_{20}) (Trapp e Croteau, 2001). Estudos recentes têm demonstrado que o isopreno desempenha papel antioxidante, e sua emissão protege a planta dos efeitos deletérios de altas temperaturas (Sharkey *et al.*, 2001; Velikova e Loreto, 2005, Velikova *et al.*, 2008).

Os isoprenóides derivam da fusão de repetidas unidades de um precursor C_5 , o isoprenil pirofosfato (IPP), chamado "isopreno ativo", cuja biossíntese pode ocorrer por duas diferentes vias: a via do mevalonato ou clássica, e a via Rohmer ou não-mevalônica (Taiz e Zeiger, 2004; Lichtenthaler, 1999). Todavia, o custo energético para a emissão desses compostos é bastante significativo, e assim, o balanço entre

custo/benefício deste processo favorece algumas espécies, em detrimento de outras (Sharkey e Yeh, 2001, Sharkey *et al.*, 2008).

Entretanto, a despeito do importante papel que desempenham na biogeoquímica da atmosfera, são poucas as informações disponíveis sobre as taxas de emissão, diversidade e concentração de VOCs em regiões tropicais, especialmente na Amazônia. As previsões para ocorrência de importantes mudanças climáticas de caráter global requerem o conhecimento da dinâmica das emissões de compostos orgânicos voláteis pela vegetação e suas interações com os fatores ambientais.

II.2 - Objetivos específicos

- Identificar e quantificar os principais monoterpenos emitidos por plantas jovens de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó, durante a indução de fase terrestre em ambiente de viveiro;

- Identificar e quantificar os principais monoterpenos emitidos por plantas jovens de *Hevea spruceana* oriundas da várzea e do igapó, durante a indução de fase aquática em ambiente de viveiro.

II.3 - Material e Métodos

II.3.1 - Local e condições do experimento

A realização deste trabalho foi resultado de cooperação entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Manaus - Brasil e o Instituto Max Planck de Química, Mainz - Alemanha e, deste modo, os dados foram obtidos em associação com o trabalho de pesquisa desenvolvido por Araceli Bracho-Nuñez, aluna de pós-graduação, nível doutorado do Instituto Max Planck, Mainz - Alemanha.

O experimento foi conduzido em ambiente viveiro, no *Campus I* do INPA, Manaus/AM - Brasil (3° 8'S, 59° 52'W), no período de março a maio de 2007.

II.3.2 - Material vegetal

Para a condução deste experimento foram utilizadas quatro plantas jovens de *Hevea spruceana* com aproximadamente doze meses, sendo: duas plantas da várzea, e duas plantas do igapó, selecionadas quanto à uniformidade de tamanho e estado fitossanitário.

As plantas foram produzidas no viveiro do INPA a partir de sementes coletadas na Costa do Catalão (3° 13'S; 59° 58'W) e no Tarumã-mirim (3° 01'S; 60° 10'W) - várzea e igapó, respectivamente. O substrato utilizado para germinação e crescimento / desenvolvimento foi formado por solo oriundo dos ambientes de origem das sementes.

A pesquisa foi constituída por dois experimentos simulando as duas fases do ciclo hidrológico:

Experimento I - Fase Terrestre

Experimento II - Fase Aquática

Cada experimento foi composto por dois tratamentos: várzea e igapó.

Experimento I - fase terrestre. As plantas foram acondicionadas na câmara experimental descrita no tópico 3.3, uma planta por vez, e receberam irrigação para manter a capacidade de campo.

Experimento II - fase aquática. As plantas, acondicionadas na câmara experimental, foram inundadas até a altura do coleto com água proveniente de poço artesiano existente nas dependências do INPA.

As plantas foram aclimatadas por aproximadamente 10h. Após a aclimação, os dois tratamentos (várzea e igapó) foram monitorados para a obtenção dos dados fisiológicos. No Experimento I, simulando a fase terrestre do ciclo hidrológico, as plantas foram analisadas durante 24h. No Experimento II, simulando a fase aquática, as plantas foram monitoradas por 72h.

II.3.3 - Análises dos gases

Os gases foram coletados em um sistema de câmaras desenvolvido no Instituto Max Planck de Química, em Mainz - Alemanha. Foram utilizadas duas câmaras idênticas (volume~100l) construídas em Teflon® transparente, e conectadas aos aparelhos analisadores de gases (Figura II.1). O filme de Teflon® não interfere com gases traços como ácidos orgânicos (Schäfer *et al.*, 1992), isopreno e monoterpenos (Kesselmeier *et al.*, 1996), compostos sulfúricos reduzidos (Kuhn *et al.*, 2000) e é completamente permeável á luz no espectro entre 300-900nm (Kuhn *et al.*, 2002a). Para detalhes do sistema de câmaras *vide* Rottenberger, *et al.* (2004).

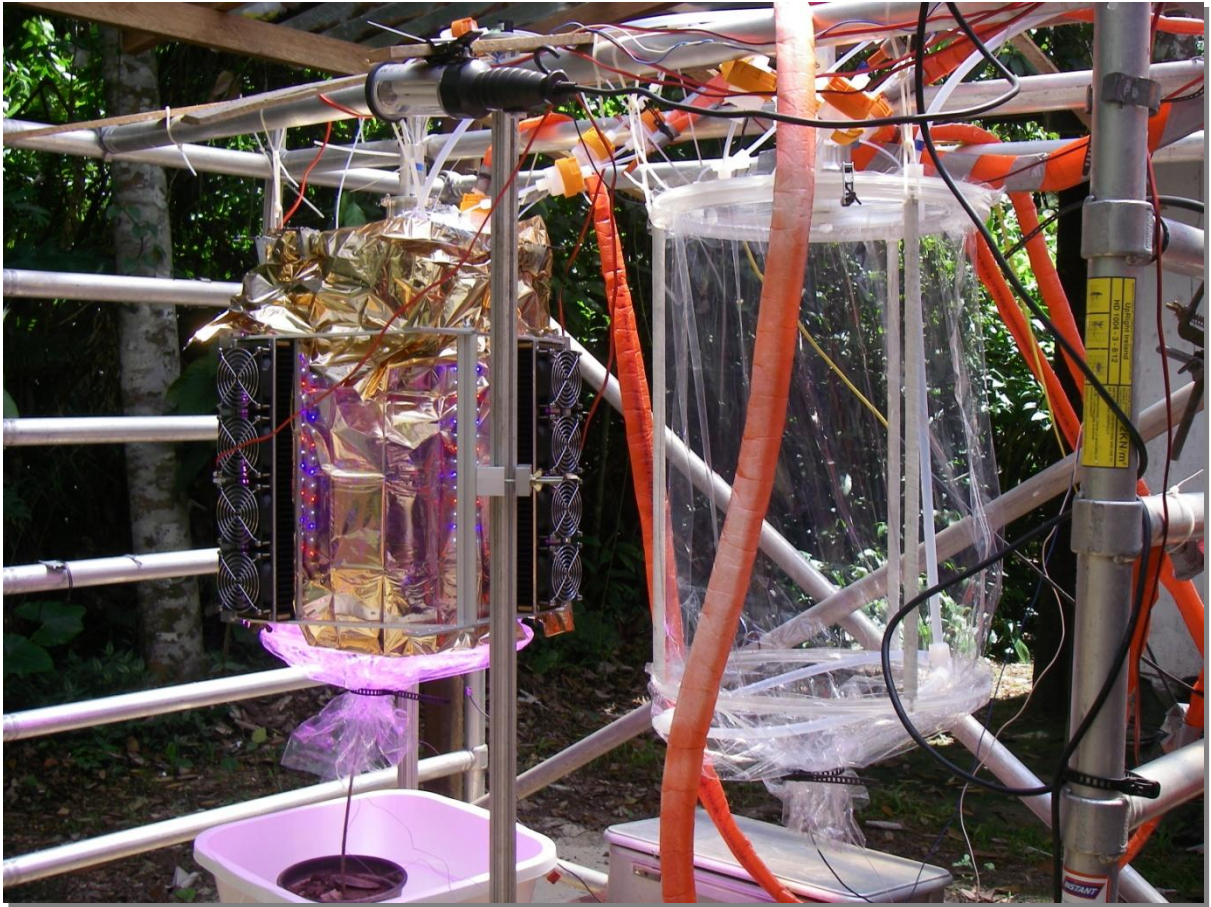


Figura II.1 - Sistema de câmaras de Teflon® para coleta de VOCs. Foto: Bracho-Nuñez, 2007

Durante o período das coletas, um fluxo de ar contínuo com taxa (Q) de 20 l min^{-1} (EL-Flow, 50 l min^{-1} , Bronkhorst Hi-Tec, Germany) foi injetado nas câmaras por meio de bombas de Teflon® do tipo membrana (Vacuubrand, Germany), equipadas com filtros de Teflon® formados por redes de MnO_2 (ozone scrubber, Ansyco, Karlsruhe, Germany), e seguidos por outros filtros, também de Teflon® (Zeflour - 47 mm de diâmetro e poros de 2 mm) para evitar a entrada de partículas e insetos nas câmaras. Por sua vez, a aplicação de ozone scrubber é necessária para prevenir a formação secundária de ácidos carboxílicos por ozonólise dos hidrocarbonetos reativos (e.g. isopreno) emitidos no interior das câmaras (Neeb *et al.*, 1997). O fluxo escolhido permitiu a troca do volume total de ar no interior das câmaras a cada 5 minutos.

Em uma das câmaras foi confinada uma planta viva, evitando-se o contato dos ramos com as paredes do equipamento, uma vez que abrasões mecânicas podem interferir na emissão dos compostos. A outra câmara permaneceu vazia, atuando como câmara controle. As câmaras foram operadas simultaneamente. Após um período de aclimação de 10 horas, as trocas gasosas e as emissões de VOCs foram monitoradas durante um dia completo. Os dados obtidos foram considerados como padrão para a fase terrestre, período não inundado. Após a coleta dos dados referentes à fase terrestre, as plantas foram submetidas à inundação parcial até a altura do coleto, simulando a fase aquática.

Os monoterpenos foram analisados conjuntamente por dois métodos:

- 1 - cromatografia de gás com detecção por chama iônica (GC-FID);
- 2 - reação de transferência de prótons com espectrometria de massa (PTR-MS).

As trocas de dióxido de carbono (CO_2) e vapor de água foram monitoradas em aparelhos analisadores de gases por infravermelho (IRGA) portáteis, de sistema aberto, modelo LI-COR - 7000, Lincoln, Nebraska/USA.

II.3.3.1 - Cromatografia

Uma bomba de sucção foi empregada para retirar o ar das câmaras contendo os compostos voláteis emitidos pela planta e conduzi-lo para um coletor contendo cartuchos com adsorventes específicos 100mg de Carbograph1 ($90 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, 20 - 40 rede, LARA, Itália), 200mg de Carbograph5 ($560 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, 20 - 40 rede, LARA, Itália) separados por lã de quartzo, onde foram retidos os monoterpenos, compostos de interesse do presente estudo (Figura II.2).

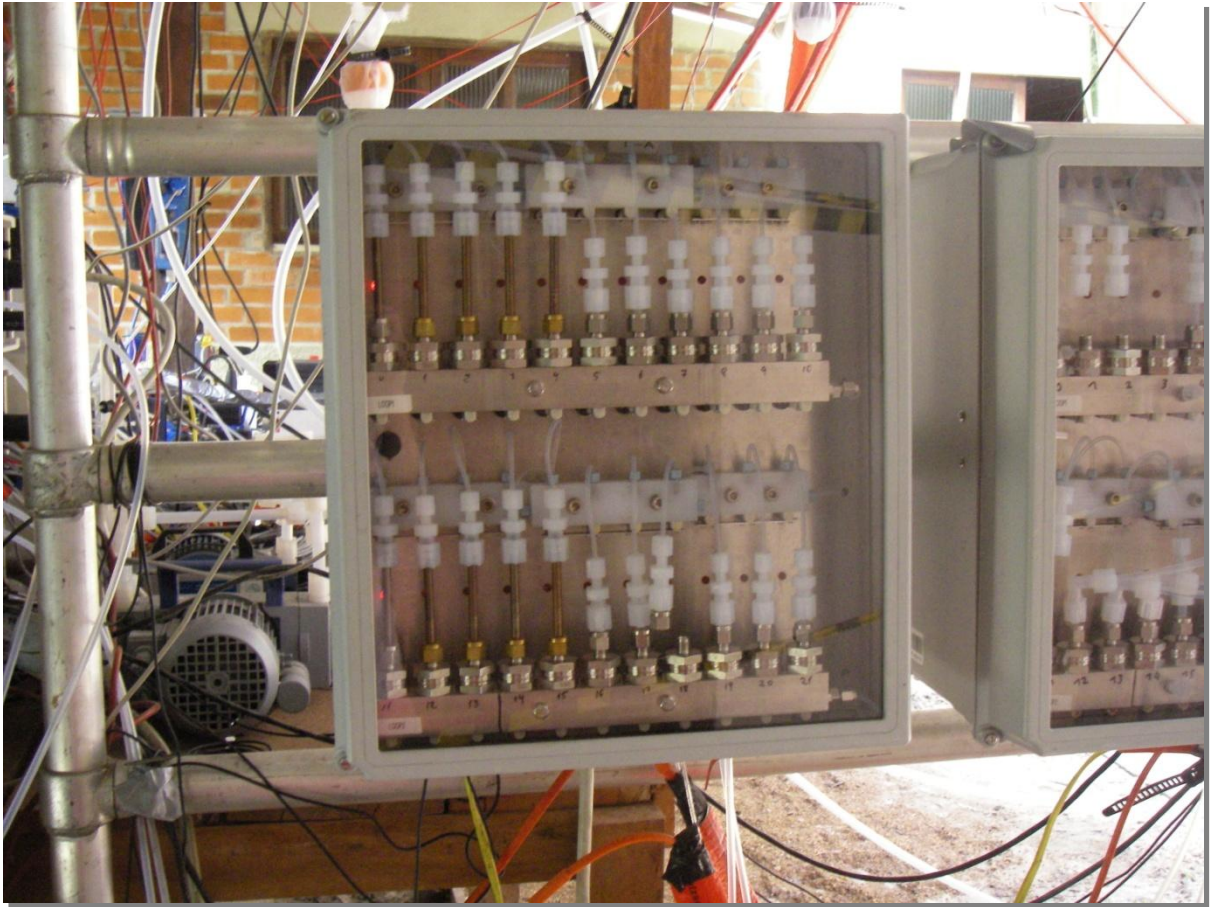


Figura II.2 - Conjunto de cartuchos coletores de VOCs. Foto: Bracho-Nuñez, 2007

As coletas de VOCs foram efetuadas diariamente às 10:00 e às 16:00h. O tempo de amostragem dos cartuchos foi de 40 minutos no período da manhã, e de 40 minutos no período da tarde. A especificação química dos monoterpenos foi realizada em cromatógrafo a gás com detecção por chama iônica (GC-FID), modelo AutoSystem XL, Perkin Elmer, Germany, no Instituto Max Planck de Química, em Mainz - Alemanha, de acordo com metodologias desenvolvidas por Kesselmeier *et al.* (1996, 2002) e Kuhn *et al.* (2002b, 2004).

II.3.3.2 - Espectrômetro de massa

Para a espectrometria de massas foi utilizado um espectrômetro configurado na reação de transferência de prótons (Proton Transfer Reaction - Mass Spectrometer (PTR-MS)). A reação de transferência do íon reagente H_3O^+ para

compostos orgânicos voláteis foi revista por Lindinger *et al.* (1998a,b) e Blake *et al.* (2009).

O PTR-MS foi mantido em sala climatizada, ligado ao sistema de câmaras por meio de um tubo com 1/8 polegada de diâmetro. Os compostos orgânicos voláteis foram monitorados, ininterruptamente, durante todo o período experimental, ou seja, a partir do estabelecimento da fase terrestre, até o final da fase da aquática.

As massas de interesse selecionadas para detecção (massa protonada, em unidade de massa atômica (u.m.a)) foram específicas: 45 u.m.a (acetaldeído); 47 u.m.a (etanol); 69 u.m.a (isopreno) e 137 u.m.a e fragmento 81 u.m.a (monoterpenos). Porém, o fator de emissão padrão calculado para monoterpenos nesse estudo, sempre se refere à soma de todos os monoterpenos.

Os dados foram normalizados através de um algoritmo matemático desenvolvido por Guenther *et al.* (1993, 1995, 1997), de agora em diante, referido como *G97*. Esse algoritmo determina emissões de isopreno, porém, de acordo com Ciccioli *et al.* (1997) e Kuhn *et al.* (2002a, 2004), também é eficiente para determinar emissões de monoterpenos. O *G97* determina as emissões de VOCs como uma função da força basal de emissão (e.g. fator padrão de emissão ou taxa basal de emissão) associada às condições ambientais de luz e temperatura.

O fator padrão de emissão (E_s) que determina a emissão basal de VOCs em condições padrão (PAR 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 30°C) foi calculado como:

$$E_s = F / C_L \cdot C_T$$

$$C_L = \alpha \cdot C_{L1} \cdot L / \sqrt{1 + \alpha^2 \cdot L}$$

$$C_T = \exp [C_{T1} \cdot (T - T_s) / R \cdot T_s \cdot T] / C_{T3} + \exp [C_{T2} \cdot (T - T_M) / R \cdot T_s \cdot T]$$

Onde: α = coeficiente empírico 0.0027; C_{L1} = coeficiente empírico 1.066, C_L = luz termo dependente da função *G97*; C_T = temperatura termo dependente da função *G97*; C_{T1} = coeficiente empírico 95000 J mol⁻¹; C_{T2} = coeficiente empírico 230000 J mol⁻¹, C_{T3} = coeficiente empírico 0.961, L = radiação fotossinteticamente ativa (PAR $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R = constante universal dos gases 8.314 J K⁻¹ mol⁻¹, E_p = fator padrão de emissão ($\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$); T = temperatura foliar (°K); T_M = coeficiente empírico 314 °K;

T_s = temperatura foliar em condições padrão (303 °K); F = a taxa de emissão de VOCs ($\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

II.3.3.3 - Trocas gasosas

O monitoramento da condutância estomática e da concentração de CO_2 e de vapor de água nas câmaras de Teflon® foi efetuado em dois aparelhos analisadores de gás por infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI-COR inc. 7000, Lincoln, Nebraska/USA, conectados à saída de ar das câmaras. Um dos aparelhos IRGA funcionou no modo absoluto, e o outro, no modo diferencial. Foram utilizadas bombas para fornecer o ar das câmaras com fluxo de $0,5 \text{ l min}^{-1}$ para os IRGA.

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR), a concentração absoluta de CO_2 , a temperatura foliar, e a umidade relativa do ar registradas no sistema de câmaras durante o experimento foram de $498.4 \pm 1.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 401 ± 6 e 410 ± 7 ppm; 32 ± 0.5 e 33 ± 0.8 °C; e 75 ± 3 e 81 ± 4 %, respectivamente.

A diferença de concentração entre a câmara contendo a planta (C_{pl}) e a câmara de referência (C_{ref}) foi usada para calcular as trocas gasosas. A taxa de emissão de determinado gás (F) foi calculada de acordo com a equação adotada por Holzinger *et al.* (2000).

$$F = \Delta_c (Q / m_{\text{fs}})$$

Onde: $\Delta_c = C_{\text{pl}} - C_{\text{ref}}$; Q = taxa de fluxo de ar nas câmaras; m_{fs} = peso da massa foliar seca. As trocas de VOCs, de CO_2 e de vapor de água foram calculados com base na área foliar.

As trocas de VOCs, de CO_2 e de vapor de água foram monitoradas, ininterruptamente, durante todo o período experimental, ou seja, a partir do estabelecimento da fase terrestre, até o final da fase da aquática.

II.3.4 - Análises estatísticas

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado e as análises estatísticas foram efetuadas utilizando-se o programa MINITAB - *Statistical software*, versão 13. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,01$).

II.4 - Resultados

II.4.1 - Emissão de Monoterpenos (E_s)

As análises cromatográficas do conteúdo dos cartuchos com adsorventes específicos para monoterpenos revelaram a presença dos seguintes monoterpenos:

Fase terrestre

- Várzea: α -pineno, campheno, sabineno, β -pineno, myrceno, 3-careno, ρ -cymeno, limoneno e γ -terpineno.

- Igapó: α -pineno, campheno, sabineno, β -pineno, myrceno, 3-careno, ρ -cymeno, limoneno, γ -terpineno e α -terpineno.

Fase aquática

- Várzea: α -pineno, campheno, sabineno, myrceno, 3-careno, ρ -cymeno, limoneno e γ -terpineno.

- Igapó: α -pineno, campheno, β -pineno, myrceno, 3-careno, ρ -cymeno, limoneno, γ -terpineno e α -terpineno.

Embora durante a fase terrestre a variedade de monoterpenos emitidos pelas plantas jovens de *Hevea spruceana* do igapó tenha sido maior do que nas plantas da várzea (*vide* parágrafo anterior), o valor médio do padrão de emissão de monoterpenos (E_s), medido com o PTR-MS, não apresentou diferença entre os dois ecossistemas. Na várzea, o valor médio foi de $12,85 \pm 4,57 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ e, no igapó foi de $11,50 \pm 8,62 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$; $P = 0,170$ (Figura II.3).

Todavia, durante o período simulando a fase aquática, houve diferença no E_s medido entre as plantas dos dois ecossistemas inundáveis:

1º dia de inundação: várzea $12,37 \pm 5,55$; igapó $22,36 \pm 8,27$; $P = 0,000$;

2º dia de inundação: várzea $11,87 \pm 4,82$; igapó $26,14 \pm 6,47$; $P = 0,000$;

3º dia de inundação: várzea $16,20 \pm 2,51$; igapó $33,91 \pm 7,46$; $P = 0,000$.

Por outro lado, a partir do primeiro dia após o estabelecimento da fase aquática, além da redução na variedade de monoterpenos emitidos (como mencionado acima), e da diferença no E_s apresentados entre as plantas da várzea e do igapó, também foram observadas alterações na dinâmica da emissão desses compostos entre as duas fases do mesmo ambiente.

A dinâmica da emissão de VOCs apresentada pelas plantas da várzea não registrou diferença do E_s nos dois primeiros dias de inundação em relação à fase terrestre ($P = 0,49$ e $P = 0,13$ - 1º e 2º dia de inundação, respectivamente), mas, foi observada diferença no terceiro dia de inundação ($P = 0,000$ - cerca de 26% de aumento em relação à fase terrestre).

Enquanto que, as plantas do igapó apresentaram diferença no E_s entre as duas fases durante todo o período inundado ($P = 0,000$; $P = 0,000$ e $P = 0,000$; representando cerca de 95; 127 e 195% de aumento em relação à fase terrestre, no 1º, 2º e 3º dia de inundação, respectivamente).

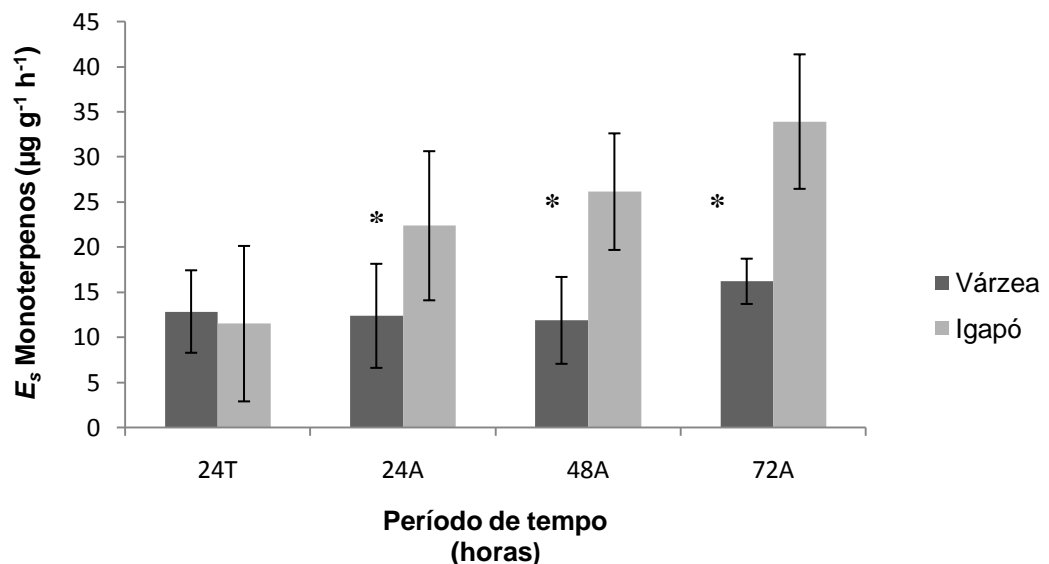


Figura II.3 - Emissão de monoterpenos (E_s) $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$, por plantas jovens de *Hevea spruceana* da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e fase aquática (A). $n = 100\text{T} / 300\text{A}$. Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,01$

II.4.2 - Acetaldeído e etanol

Nos registros do espectrômetro de massas não foram identificadas emissões de acetaldeído (CH_3CHO) e de etanol ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$) por plantas jovens de *Hevea*

spruceana em ecossistemas de várzea e de igapó na Amazônia Central, nas duas situações simuladas do ciclo hidrológico.

II.4.3 - Condutância estomática (*gs*)

A condutância estomática (*gs*) das plantas da várzea e do igapó apresentou diferença entre os dois ecossistemas, tanto na fase terrestre quanto na fase aquática (Figura II.4). Durante a fase terrestre a *gs* na várzea foi de $1,76 \pm 0,50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto no igapó foi de $3,20 \pm 2,07 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$.

Com o estabelecimento da fase aquática foi verificada diferença na *gs* entre as plantas jovens de *H. spruceana* dos dois ambientes inundáveis, durante todo o período:

1º dia de inundação: várzea $2,36 \pm 0,95$; igapó $7,50 \pm 5,12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$;

2º dia de inundação: várzea $3,77 \pm 1,83$; igapó $8,81 \pm 5,28 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$;

3º dia de inundação: várzea $4,37 \pm 1,87$; igapó $7,31 \pm 7,26 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$.

Na várzea, as plantas jovens de *H. spruceana* apresentaram diferença na *gs* entre a fase terrestre e a aquática durante todo o período inundado ($P = 0,000$, $P = 0,000$ e $P = 0,000$; 1º, 2º e 3º dia de inundação, respectivamente), alcançando no 3º dia de inundação - quando ocorreu maior valor de *gs* - aumento de 148% em relação à fase terrestre.

As plantas do igapó apresentaram diferença na *gs* entre a fase terrestre e a aquática durante todos os dias de inundação ($P = 0,000$; $P = 0,000$ e $P = 0,000$; 1º, 2º e 3º dia de inundação, respectivamente), alcançando no 2º dia de inundação - quando ocorreu maior valor de *gs* - aumento de 175% em relação à fase terrestre.

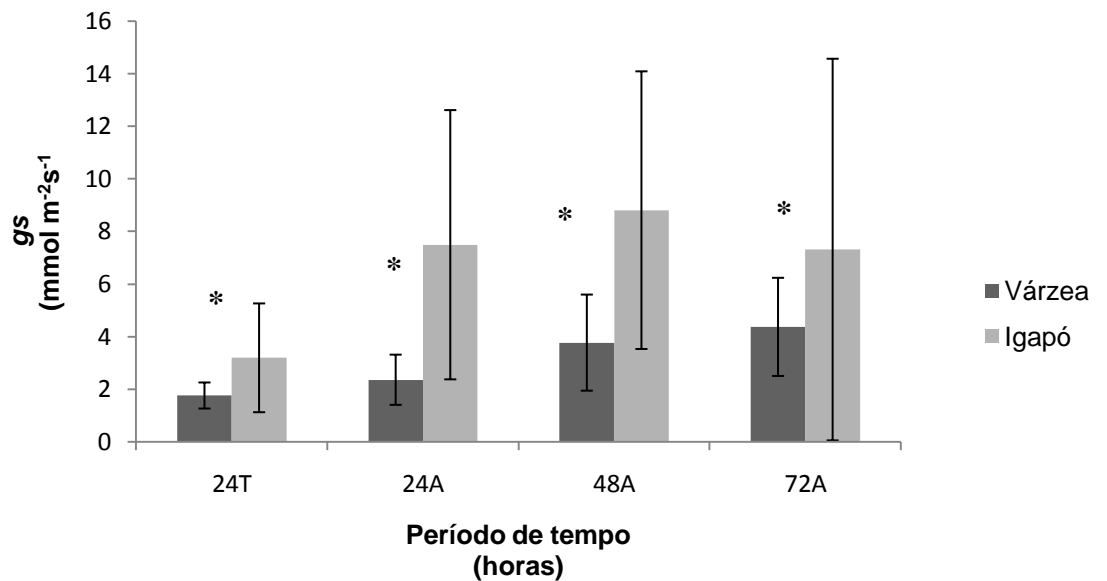


Figura II.4 - Condutância estomática (gs) $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em plantas jovens de *Hevea spruceana* da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e de fase aquática (A). $n = 100T / 300A$. Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,01$

II.4.4 - Transpiração (E)

As plantas jovens de *Hevea spruceana* da várzea, e as do igapó apresentaram diferença na média de transpiração (E) tanto no experimento simulando a fase terrestre, quanto no experimento simulando a fase aquática (Figura II.5).

Durante a fase terrestre a E na várzea foi de $0,81 \pm 0,23 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto no igapó foi de $1,20 \pm 0,51 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$.

Durante o período simulando a fase aquática os valores médios da E das plantas jovens dos dois ecossistemas inundáveis foi de:

1º dia de inundação: várzea $1,01 \pm 0,35$; igapó $3,36 \pm 1,98 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$;

2º dia de inundação: várzea $0,95 \pm 0,47$; igapó $3,43 \pm 1,99 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$;

3º dia de inundação: várzea $0,79 \pm 0,53$; igapó $2,96 \pm 2,18 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $P = 0,000$.

Na várzea, as plantas jovens de *H. spruceana* apresentaram diferença na E entre a fase terrestre e a aquática no 1º e no 2º dia de inundação ($P = 0,000$ e $P = 0,000$, respectivamente), alcançando no 1º dia de inundação - quando ocorreu maior

valor de E - aumento de 25% em relação à fase terrestre. Entretanto, no 3º dia de inundação a E apresentou valores equivalentes aos da fase terrestre ($P = 0,52$). Por sua vez, as plantas do igapó apresentaram diferença na E entre a fase terrestre e a aquática durante todos os dias de inundação ($P = 0,000$; $P = 0,000$ e $P = 0,000$; 1º, 2º e 3º dia de inundação, respectivamente). Alcançando no 2º dia de inundação - quando ocorreu maior valor de E - aumento de 186 % em relação à fase terrestre.

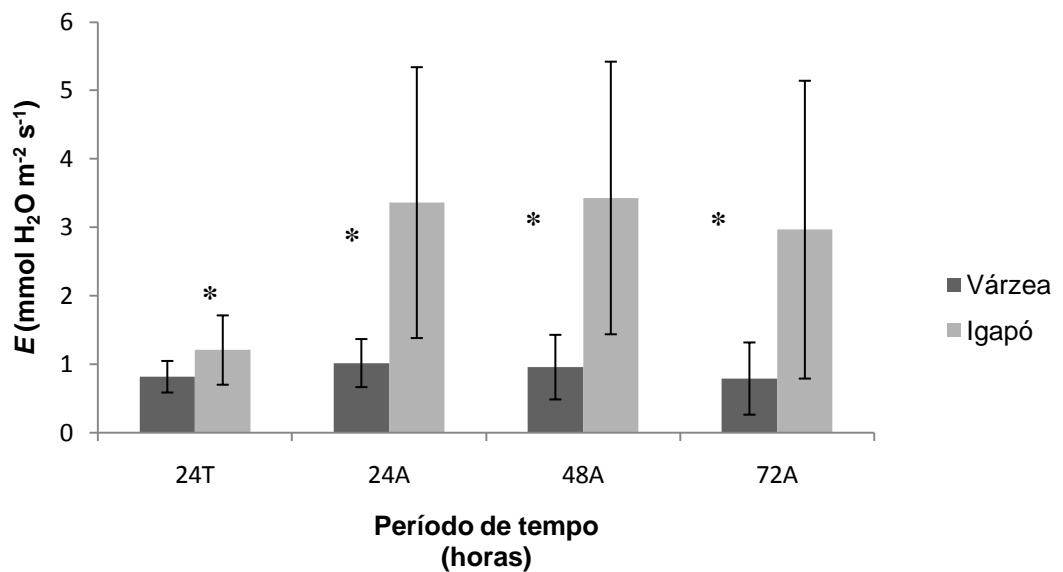


Figura II.5 - Transpiração (E) $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$, em plantas jovens de *Hevea spruceana* da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e de fase aquática (A). $n = 100T / 300A$. Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,01$

II.4.5 - Concentração Interna de CO_2 (C_i)

No experimento simulando a fase terrestre, as plantas jovens de *Hevea spruceana* apresentaram diferença na concentração interna de CO_2 (C_i) entre a várzea e igapó (Figura II.6). Nessa fase, as plantas da várzea apresentaram C_i de $309,42 \pm 30,36$, e as do igapó apresentaram C_i de $332,34 \pm 30,84$ ppm; $P = 0,000$.

Durante o período simulado de fase aquática, a C_i das plantas jovens apresentou diferença entre os dois ecossistemas a partir do 2º dia de inundação:

1º dia de inundaç o: v rzea $326,55 \pm 29,70$; igap  $329,13 \pm 25,02$ ppm; $P = 0,392$;
 2º dia de inundaç o: v rzea $335,94 \pm 21,88$; igap  $359,60 \pm 30,37$ ppm; $P = 0,000$;
 3º dia de inundaç o: v rzea $358,69 \pm 17,88$; igap  $339,18 \pm 32,36$ ppm; $P = 0,000$.

Na v rzea, as plantas jovens apresentaram diferena na C_i entre a fase terrestre e a aqu tica durante todo o per odo inundado do experimento ($P = 0,000$; $P = 0,000$ e $P = 0,000$; 1º, 2º e 3º dia de inundaç o, respectivamente). Alcanando no 3º dia de inundaç o - quando ocorreu maior valor da C_i - aumento de 16% em rela o   fase terrestre.

As plantas jovens do igap  n o apresentaram diferena na C_i entre a fase terrestre e a aqu tica no 1º e no 3º dia de inundaç o ($P = 0,321$; $P = 0,039$, respectivamente). Por m, no 2º dia de inundaç o, a C_i dessas plantas foi diferenciada entre as duas fases de regime h drico ($P = 0,000$), alcanando aumento de 8% em rela o   fase terrestre.

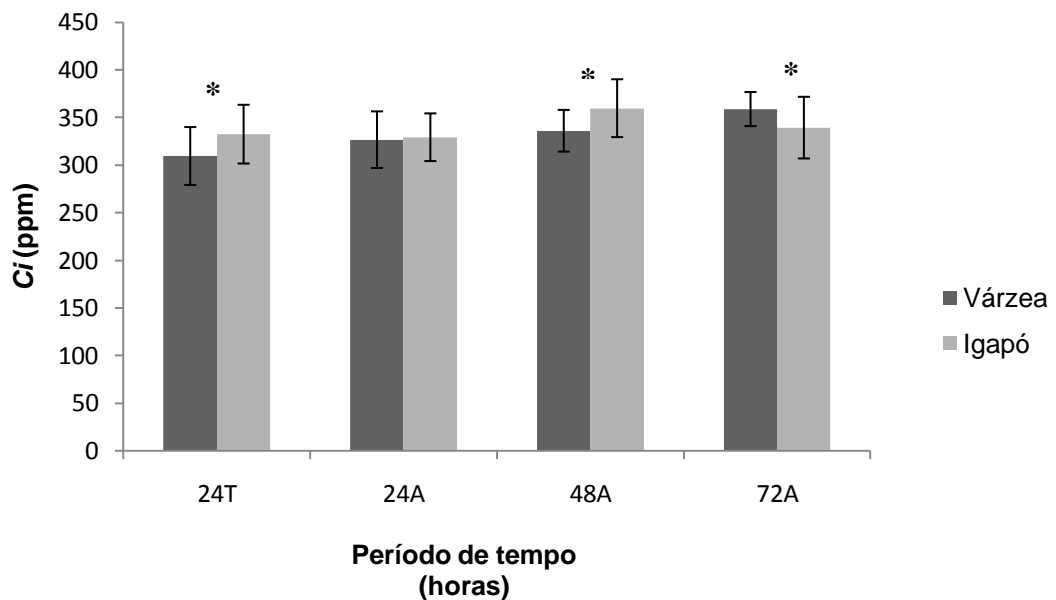


Figura II.6 - Concentra o interna de CO₂ (C_i) ppm, em plantas jovens de *Hevea spruceana* da v rzea e do igap , em condi es semicontroladas de fase terrestre (T) e de fase aqu tica (A). $n = 100T / 300A$. Barras verticais indicam o desvio padr o. * = $P \leq 0,01$

II.4.6 - Assimilação de CO₂ (A)

As plantas jovens de *Hevea spruceana* apresentaram diferença na assimilação média de CO₂ (A) entre os dois ambientes inundáveis tanto na fase terrestre quanto na fase aquática (Figura II.7).

Nas plantas da várzea, durante a fase terrestre a A foi de $4,4 \pm 0,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e, nas do igapó, nessa mesma fase, a A foi de $5,03 \pm 2,45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $P = 0,001$.

Durante o período simulando a fase aquática a A das plantas jovens entre os dois ecossistemas inundáveis foi de:

1º dia de inundação: várzea $4,27 \pm 0,81$; igapó $6,27 \pm 2,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $P = 0,000$;

2º dia de inundação: várzea $5,07 \pm 0,88$; igapó $6,49 \pm 2,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $P = 0,000$;

3º dia de inundação: várzea $4,89 \pm 1,00$; igapó $6,54 \pm 1,88 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $P = 0,000$.

Entretanto, durante a fase aquática houve diferença na dinâmica da A pelas plantas jovens dos dois ecossistemas. As plantas da várzea não apresentaram diferença na A no primeiro dia de inundação ($P = 0,082$) com relação à fase terrestre. Porém, a partir do 2º dia de fase aquática houve diferença na A com relação à fase terrestre ($P = 0,000$ e $P = 0,000$; 2º e 3º dias de inundação, respectivamente), alcançando no 2º dia de inundação - quando ocorreu maior valor de A - aumento de 15% em relação à fase terrestre.

As plantas do igapó apresentaram diferença na A entre a fase terrestre e a aquática durante todos os dias de inundação ($P = 0,000$; $P = 0,000$ e $P = 0,000$; 1º, 2º e 3º dia de inundação, respectivamente), alcançando no 3º dia de inundação - quando ocorreu maior valor de A - aumento de 30% em relação à fase terrestre.

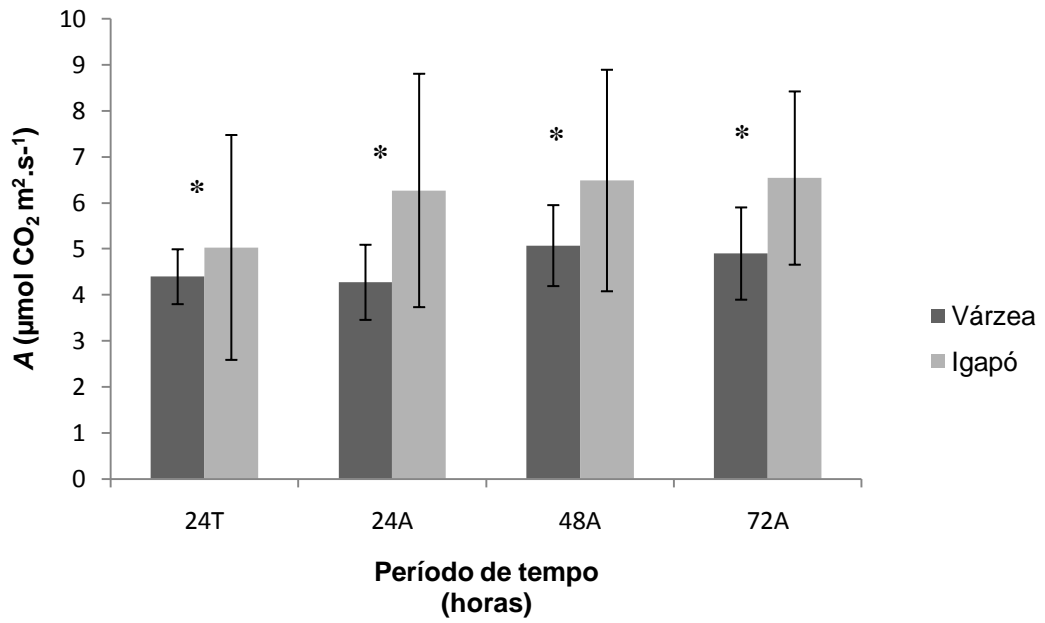


Figura II.7 - Assimilação de CO₂ (A) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em plantas jovens de *Hevea spruceana* da várzea e do igapó, em condições semicontroladas de fase terrestre (T) e fase aquática (A). $n = 100\text{T} / 300\text{A}$ Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,01$

Ao final do tratamento de inundação não foram observados sinais de injúrias nas plantas jovens de *Hevea spruceana* dos dois ecossistemas inundáveis.

II.5 - Discussão

Em condições semi-controladas de viveiro, e com o status hídrico do solo mantido na capacidade de campo, os parâmetros do metabolismo energético (*gs*, *A*, *E* e *Ci*) e a emissão de monoterpenos por plantas jovens de *Hevea spruceana* oriundas da várzea (solo rico em nutrientes e pH da água neutro) e do igapó (solo pobre em nutrientes e pH da água ácido), apresentaram diferenças, ou seja, as magnitudes dessas atividades foram mais elevada nas plantas oriundas do igapó.

A emissão de VOCs é biossinteticamente controlada por fatores abióticos como luz, temperatura, concentração atmosférica de CO₂, disponibilidade de água, oferta de nutrientes e herbivoria (Loreto e Schnitzler, 2010). Niinemets (2009) argumenta que flutuações diárias em parâmetros ambientais, acima ou abaixo do ótimo de uma planta, somadas às interações bióticas, podem afetar sua performance em longo prazo e, tipicamente, direcionam as respostas das plantas aos futuros eventos de estresse. Um bom exemplo dessa situação foi observado por esse autor na modulação da resistência aos estresses de frio e calor em resposta à contínua mudança desses eventos durante o período de crescimento de plantas de regiões temperadas. Da mesma forma, nas áreas inundáveis da Amazônia Central, a inundação e, adicionalmente, fatores nutricionais dos diferentes ambientes inundáveis - várzea e igapó - certamente são os fatores abióticos de maior relevância que contribuem para a ocorrência de diferentes níveis de magnitude na emissão de VOCs.

Em resposta à situação de baixa oferta de O₂ para as raízes, provocada pela súbita inundação artificial, as plantas jovens de *Hevea spruceana*, dos ecossistemas de várzea e de igapó, exibiram plasticidade fenotípica que possibilitou a essa espécie a adoção, em cada um desses ambientes, de diferentes mecanismos metabólicos, para superar períodos desfavoráveis. A ativação desses mecanismos pode, também, estar relacionada à absorção diferenciada de nutrientes que ocorre entre as plantas jovens de *Hevea spruceana* dessas áreas, como evidenciado, por exemplo, na absorção de Zn, micronutriente essencial para o desenvolvimento de processos enzimáticos defensivos relevantes em situações estressantes, como a ativação da enzima superóxido desmutase, e da desidrogenase alcoólica (vide Capítulo I).

Com exceção da concentração interna de CO₂, que registrou significativo aumento nos dois primeiros dias de inundação, mas apresentou valores similares ao do tratamento terrestre no terceiro dia, as plantas do igapó exibiram progressiva elevação nos demais parâmetros analisados (*gs*, *A*, *E* e monoterpenos) durante todo o período do tratamento aquático.

Por outro lado, o comportamento metabólico das plantas da várzea foi diferenciado entre os parâmetros. Na várzea, embora tenha havido elevação da assimilação CO₂ e da condutância estomática nos três dias de inundação, o mesmo não aconteceu com a emissão de monoterpenos, que permaneceu no mesmo patamar de padrão de emissão durante os dois primeiros dias, porém, sofreu elevação no terceiro dia de inundação.

Nas plantas, os monoterpenos estão relacionados, entre outras, às funções antioxidantes e de defesa, e sua emissão é associada à fotossíntese (Harborne, 1991; Loreto *et al.*, 1996a, 1996b; Trapp e Croteau, 2001; Breitmaier, 2006). Portanto, é plausível que as plantas jovens de *Hevea spruceana* oriundas da região de igapó desenvolvam processos enzimáticos que permitam a essas plantas elevar seu desempenho fisiológico de modo equilibrado frente às situações desfavoráveis. Por outro lado, nas plantas jovens de *Hevea spruceana* oriundas da região de várzea, a elevação da performance fisiológica foi cerca de 50% menor do que a apresentada pelas plantas do igapó, e ocorreu de forma diferenciada, ou seja, a elevação na assimilação não correspondeu a um aumento na emissão de monoterpenos.

A diferenciação apresentada pelas plantas jovens de *Hevea spruceana*, oriundas dos dois ecossistemas inundáveis, no padrão de emissão de monoterpenos sugere diferentes estratégias metabólicas. No igapó, em virtude da baixa fertilidade do solo e da acidez da água, que dificulta a absorção de determinados elementos minerais pelos vegetais, as plantas necessitam de maior aporte energético para obtenção dos nutrientes necessários ao desempenho do metabolismo primário. Tal processo tem como consequência, a elevação na produção de monoterpenos.

Entretanto, para as plantas jovens de *Hevea spruceana* oriundas da região de várzea, com alta fertilidade no solo e água com pH neutro, é provável que os monoterpenos representem importante investimento energético e, assim, em

situações de estresse, essas plantas reduzam a síntese de produtos de defesa (metabolismo secundário) para preservar o metabolismo primário (carboidratos, aminoácidos, proteínas e lipídios).

Como verificado em diversos estudos (Fall *et al.*, 1996; Kreuzwieser *et al.*, 1999; Holzinger *et al.*, 2000), as folhas emitem etanol e acetaldeído em resposta à condições anóxicas nas raízes. O etanol produzido em consequência da fermentação alcoólica nas raízes pode se difundir, através das membranas, para o meio ambiente externo às raízes, ou ser transportado para as folhas, via corrente transpiratória, onde pode ser emitido para atmosfera ou re-metabolizado enzimaticamente a aldeído e posteriormente a acetato. O acetato pode ser convertido acetil-CoA e utilizado em processos aeróbicos (Kesselmeier e Staudt, 1999; De Simone *et al.*, 2002). O acúmulo de etanol no meio circundante ao vegetal pode ser tóxico, especialmente no ambiente restrito das condições experimentais do presente estudo, em que foi mantida a mesma água durante todo o período do tratamento simulando a fase aquática.

Uma vez que não foram observadas injúrias nas plantas de *Hevea spruceana* oriunda dos dois ambientes, após o período de inundação, é provável que a ausência de detecção desses compostos na análise dos registros do PTR-MS represente estratégia de economia de energia pela re-utilização dos produtos gerados anaerobicamente.

II.6 - Conclusão

- Em períodos curtos de inundação do solo plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas em diferentes ecossistemas inundáveis da Amazônia Central - várzea e igapó - utilizam diferentes estratégias energéticas para enfrentar o período adverso;

- Plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas em ambiente de igapó apresentaram maior amplitude de respostas para os principais parâmetros do metabolismo energético avaliados, do que as plantas da mesma espécie estabelecidas em ambiente de várzea;

- A inundação nas áreas de várzea e de igapó da Amazônia Central aparentemente induz na vegetação desses ambientes, ritmos diferenciados de produção de monoterpenos, compostos fisiologicamente importantes, notadamente, na proteção das plantas contra fatores abióticos estressantes;

- Como os cenários de mudanças climáticas globais apontam para uma possível alteração do pulso de inundação da região amazônica, alterações nos fluxos de emissão de diferentes classes de terpenóides, compostos importantes nos processos químicos para o equilíbrio termodinâmico da atmosfera, podem ser esperadas e devem ser monitoradas.

CAPÍTULO III

Desempenho fotossintético de *Hevea spruceana*(Benth.) Müll. Arg. durante o ciclo hidrológico dos ambientes inundáveis de várzea e de igapó da Amazônia Central

III.1 - Introdução

A fotossíntese é o processo biológico mais importante que os seres vivos desenvolvem para aquisição de energia livre e matéria-prima para seu metabolismo e, por consumir dióxido de carbono (CO₂), constitui um dos principais agentes atenuadores do efeito estufa. Por meio dele, o CO₂, um dos principais gases responsáveis pelo aquecimento global é fixado em moléculas orgânicas ricas em energia (Sutcliffe e Baker, 1981; Baede *et al.*, 2001; Taiz e Zeiger, 2004; Kerbauy, 2008).

Na folha, principal órgão fotossintetizante das plantas, a energia luminosa utilizada no processo fotossintético é captada por pigmentos localizados nos cloroplastos - organelas que abrigam o aparelho fotossintético. Os pigmentos cloroplastídicos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides) absorvem a maior parte da radiação fotossinteticamente ativa, compreendida na faixa entre 400 e 700 nm do espectro da luz solar, e a transferem aos centros de reação dos Fotossistema I (FS I) e Fotossistema II (FS II), onde é iniciado o processo que culmina na conversão da energia luminosa em energia química para ser conservada em material orgânico (Wettstein *et al.*, 1995; Formaggio *et al.*, 2001). Estima-se que 90% dos quanta de luz absorvidos pelas folhas são utilizados para fotossíntese (Björkman e Demmig, 1987).

O principal pigmento dos eucariontes fotossintéticos, e também das cianobactérias, é a clorofila *a* (C₅₅H₇₂N₄O₅Mg). Porém, a clorofila *b* (C₅₅H₇₀N₄O₆Mg) e os carotenóides ampliam a faixa de radiação luminosa do espectro solar que pode ser utilizada na fotossíntese e estão associados a mecanismos fotoprotetores para dissipação térmica do excesso de energia absorvida (Engel e Poggiani, 1991;

Gonçalves *et al.*, 2001). Portanto, entre os principais fatores ligados à eficiência fotossintética das plantas e, por conseguinte, ao seu estabelecimento e desenvolvimento em diferentes ambientes, está a concentração dos pigmentos cloroplastídicos.

Entretanto, a eficiência do processo fotossintético pode apresentar variações de acordo com a disponibilidade dos fatores exógenos (luz, CO₂, H₂O, nutrientes, temperatura), e/ou dos fatores endógenos (concentração de carboidratos, nutrientes e de pigmentos cloroplastídicos, e magnitude da condutância estomática, transpiração e respiração) (Pearcy *et al.*, 1989; Luttge, 1997; Dewar *et al.*, 1998; Kull e Kruijt, 1999; Larcher, 2000). Em plantas inundadas, a anóxia ou mesmo a hipóxia sofrida pelo sistema radicular provoca queda imediata na respiração das raízes e restringe o suprimento de energia (produção de ATP) causando redução no desenvolvimento geral da planta (Liao e Lin, 2001; Dias-Filho, 2005). A fim de suprimir o déficit de energia promovido pela inibição da respiração aeróbica, algumas espécies redirecionam as vias metabólicas para garantirem a produção extra de ATP pelo metabolismo fermentativo, e assim, podem apresentar alterações nos componentes de diferentes etapas do processo fotossintético (Davies, 1980; Setter e Ella, 1994).

O comportamento dos estômatos, estruturas responsáveis pelas trocas gasosas (absorção de CO₂ e perda de vapor da água), é um fator fisiológico importante para a manutenção dos processos vitais dos vegetais. Os poros estomáticos apresentam movimentos de abertura e fechamento que são influenciados por fatores internos tais como o ácido abscísico, a citocinina e as concentrações dos reguladores de crescimento, e externos como a quantidade e a qualidade da luz, a disponibilidade de água, a concentração de CO₂, a umidade do ar, a temperatura, as condições nutricionais da planta, e a poluição atmosférica (Hinckley e Braatne, 1994; Kramer e Boyer, 1995; Eckstein *et al.*, 1996). A sensibilidade dos estômatos às variações ambientais ocorre de forma diferenciada entre as espécies e até entre clones da mesma espécie (Rao *et al.*, 1990).

O processo de fechamento estomático torna lenta a perda de vapor de água, porém, ao mesmo tempo, reduz a absorção de CO₂ e, conseqüentemente, a fotossíntese (Taylor e Klepper, 1978; Brunini, 1979, 1998; Westgate, 1994; Souza *et al.*, 2001). Contudo, em condições favoráveis, as plantas tendem a um padrão de

condutância estomática que maximiza a fotossíntese enquanto minimiza a transpiração (Buckley *et al.*, 1999).

Por outro lado, a energia direcionada ao metabolismo assimilatório, na forma de ATP e NADPH, é dividida principalmente entre duas vias competitivas: fotossíntese e fotorrespiração (Niyogi, 2000). A fotorrespiração é um processo de assimilação de O₂ dependente de luz, iniciado com a oxigenação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase - Rubisco (EC 4.1.1.39).

A função carboxilase da Rubisco catalisa a fixação do CO₂ atmosférico em uma molécula orgânica, sendo este o primeiro passo do ciclo de Calvin para a formação de açúcares fosfatados produzidos pela fotossíntese (Lehninger *et al.*, 1995; Larcher, 2000; Lawlor, 2002).

A função oxigenase, assim como a carboxilase, ocorre somente na presença de luz e tem por isso o nome de fotorrespiração (*Ph_r*). A razão entre elas é, fortemente, dependente das concentrações de CO₂ e O₂ no cloroplasto, da temperatura e da luminosidade (Jordan e Ogren, 1984; Chen e Spreitzer, 1992; Foyer e Noctor, 2000; Novitskaya *et al.*, 2002).

A fotorrespiração é frequentemente considerada como um mecanismo de dissipação de excessos de energia, porém, esse processo também contribui para a geração interna de CO₂ (Peñuelas e Llusà, 2002). O CO₂ produzido pela fotorrespiração pode se difundir para a atmosfera, ou ser fixado na célula pela ação da enzima PEP_{case}.

A enzima carboxilativa fosfoenolpiruvato carboxilase - PEP_{case} (EC 4.1.1.32) ocorre no citossol de todas as células vegetais. A atividade carboxilase dessa enzima aumenta a concentração de CO₂ nos sítios de carboxilação da Rubisco aumentando, desta forma, a eficiência fotossintética. Há várias isoformas da PEP_{case}, e cada uma das isoenzimas é codificada por genes diferentes e sujeita a regulação específica (Leegood, 1993).

Embora a capacidade fotossintética seja fixada geneticamente e dependa das condições intrínsecas dos organismos, há vários fatores externos como a luz, CO₂, temperatura, água e nutrientes minerais que podem influenciar o desempenho desse processo. Entre as regiões de várzea e de igapó, o fator externo diferencial que pode limitar a fotossíntese é a concentração dos nutrientes minerais e as características físico-químicas do solo e da água.

Os nutrientes minerais essenciais às plantas são classificados em macro e micronutrientes, com base na quantidade requerida. Os minerais requeridos em altas concentrações (nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S), além dos elementos não minerais: carbono, hidrogênio e oxigênio) são denominados macronutrientes. Ainda, os minerais requeridos em baixas concentrações ferro (Fe), cobre (Cu), manganês (Mn), zinco (Zn), cloro (Cl), molibdênio (Mo), boro (B) e níquel (Ni) são chamados micronutrientes.

Além dos minerais essenciais, os vegetais absorvem outros que favorecem seu crescimento ou a qualidade dos produtos, ou ainda, melhoram sua resistência frente a situações ambientais adversas. Esses minerais são classificados como benéficos, e incluem o sódio (Na), o silício (Si) e o selênio (Se). O Na pode substituir parcialmente o K^+ , o Mn^{2+} , e o Mg^{2+} , e favorece a síntese de clorofilas. Entretanto, para algumas plantas, o Na é considerado um nutriente essencial (Sutcliffe e Baker, 1981; Taiz e Zeiger, 2004; Marengo e Lopes, 2005; Kerbauy, 2008).

De acordo com Marengo e Lopes (2005), as principais funções metabólicas dos elementos essenciais nas plantas são:

Nitrogênio (N) - componente estrutural de clorofilas, enzimas, coenzimas, ácidos nucléicos, aminoácidos; Fósforo (P) - componente estrutural de ATPs, coenzimas, açúcares fosforilados; coenzimas; Potássio (K) - envolvido no movimento estomático, componente estrutural de enzimas (cinase pirúvica, amido sintase); Cálcio (Ca) - envolvido nas propriedades seletivas das membranas celulares; ativação de enzimas (amilase); Magnésio (Mg) - componente estrutural de clorofilas, ativação de enzimas envolvidas na fixação de carbono (Rubisco e PEP_{case}); Enxofre (S) - componente estrutural de aminoácidos, enzimas, coenzimas; Ferro (Fe) - Cobre (Cu) - Manganês (Mn) - Cloro (Cl) - envolvidos na transferência de elétrons; Zinco (Zn) - componente dos ribossomos; parte estrutural de enzimas (superóxido desmutase; desidrogenase alcoólica; anidrase carbônica); Boro (B) - envolvido no transporte de açúcares, na síntese de flavonóides; Molibdênio (Mo) e Níquel (Ni) - envolvidos no metabolismo do nitrogênio.

Os nutrientes minerais são absorvidos pelos vegetais em formas iônicas específicas e essa absorção, por sua vez, é afetada, entre outros fatores, pelo pH. Tanto pH ácido quanto o alcalino podem interferir na absorção de íons

transformado-os em formas inaproveitáveis pelas plantas (Sutcliffe e Baker, 1981, Taiz e Zeiger, 2004; Marengo e Lopes, 2005; Kerbauy, 2008).

Por outro lado, alguns elementos minerais como o Ca, o Na, o B e o Mn, após a fixação em moléculas orgânicas, apresentam baixa mobilidade no interior da planta e, deste modo, são perdidos durante a abscisão foliar. Já os elementos N, K, P, S, Mg e Fe são exemplos de nutrientes que, devido a sua mobilidade, podem ser retranslocados e reutilizados/armazenados antes da abscisão (Sutcliffe e Baker, 1981).

De acordo com Villela e Lacerda (1992), variações sazonais na concentração dos elementos minerais nas folhas estão relacionadas a mecanismos eficientes de absorção e de retranslocação destes nutrientes com a finalidade de garantir a manutenção do metabolismo e, conseqüentemente, a sobrevivência em ambientes adversos. Para tanto, algumas espécies são capazes de adotar estratégias para aumentar a absorção de nutrientes que incluem aumento na capacidade de quelar o Fe, e na fixação biológica de N₂ por acesso ao nitrogênio orgânico via associação com micorrizas e assimilação de NO₃⁻ e NH₄⁺ (Auer e Silva, 1992; Marschner, 1995; Schmidt *et al.*, 1998; Stewart e Schmidt, 1999; Aidar *et al.*, 2003). Além disso, a retranslocação de elementos minerais de órgãos senescentes se constitui em uma forma eficiente de diminuir a perda de nutrientes pelas plantas e permitir a manutenção das atividades metabólicas, principalmente em períodos sujeitos ao estresse nutricional (Rathcke e Lacey, 1985).

A *Hevea spruceana* é uma espécie que coloniza ecossistemas com características físico-químicas contrastantes como a várzea e o igapó. O conhecimento das estratégias utilizadas por essa espécie para maximizar a absorção de CO₂ ao longo do ciclo hidrológico tem grande importância para a compreensão dos aspectos funcionais que permitem a superação de períodos de estresse, decorrentes da exposição a diferentes situações nutricionais, e estabelecer sua influência sobre os processos fotossintéticos da espécie para garantir a manutenção do seu metabolismo.

III.2 - Objetivos específicos

Determinar a concentração de macro e micro nutrientes em folhas de indivíduos jovens de *Hevea spruceana* estabelecidos em diferentes ambientes inundáveis - várzea e igapó - da Amazônia Central, durante as fases aquáticas e terrestres do ciclo hidrológico;

Determinar a concentração de clorofilas em folhas de indivíduos jovens de *Hevea spruceana* estabelecidos em regiões de várzea e de igapó durante as fases aquáticas e terrestres do ciclo hidrológico;

Analisar a condutância estomática e as trocas gasosas em indivíduos jovens de *Hevea spruceana* estabelecidos em regiões de várzea e de durante as fases aquáticas e terrestres do ciclo hidrológico.

III.3 - Material e Métodos

III.3.1 - Local do experimento e material vegetal

A pesquisa foi planejada e conduzida em ambientes naturais inundáveis de várzea e de igapó, na Amazônia Central. Para representar a várzea foi selecionada a área da Costa do Catalão ($3^{\circ} 13' 36''$ S; $59^{\circ} 58' 50''$ W), região localizada à margem esquerda do rio Solimões, cerca de 10 km a sudeste do porto fluvial de Manaus; para representar o igapó foi selecionado o rio Tarumã-mirim ($3^{\circ} 01' 30''$ S; $60^{\circ} 10' 18''$ W), afluente da margem esquerda do rio Negro, a cerca de 20 km a noroeste do porto fluvial de Manaus (Figura III.1).

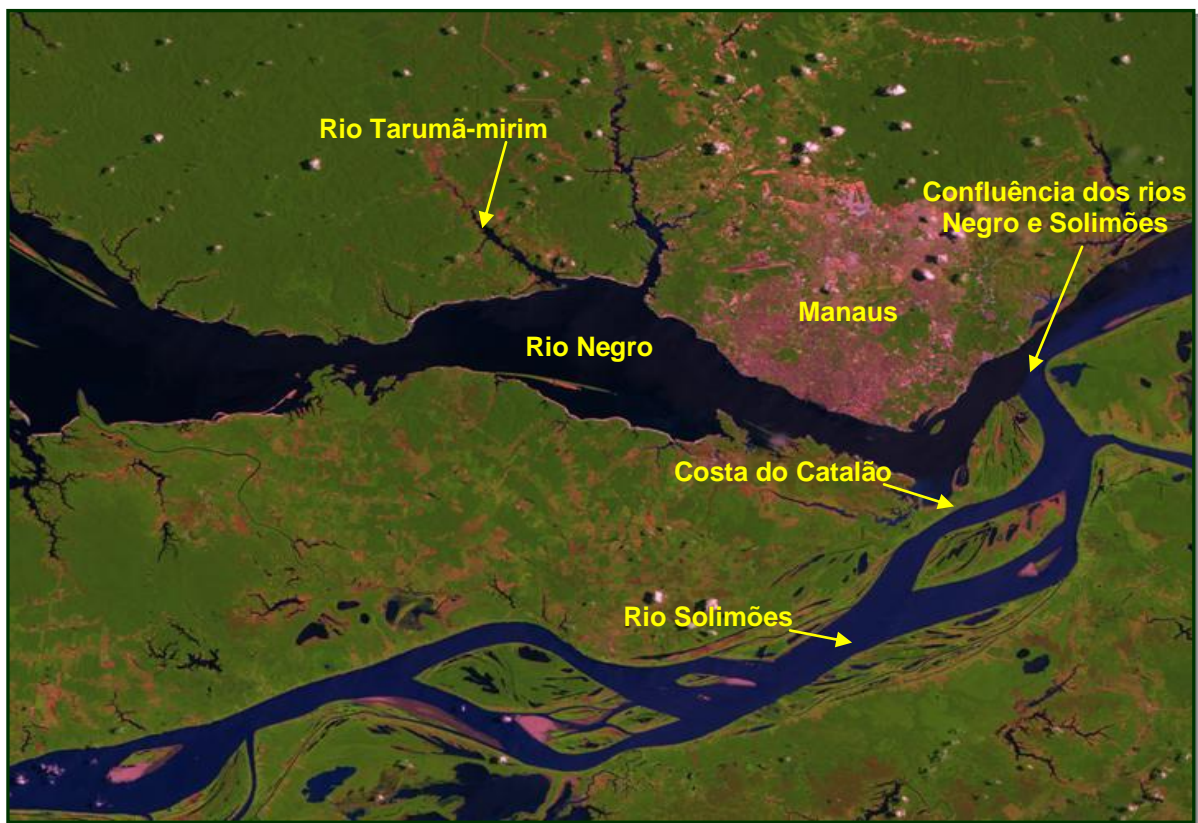


Figura III.1 - Costa do Catalão (várzea) e Rio Tarumã-mirim (igapó), próximos à confluência dos rios Negro e Solimões na Amazônia Central. Fonte: INPE. Imagem Landsat TM (05.12.1999).

Em cada ambiente - várzea e igapó - foram selecionados três diferentes indivíduos jovens de *Hevea spruceana* (Benth.) Müll. Arg. (unidade amostral), com altura = $2,5 \pm 0,5$ m e sem sinais visíveis de problemas fitossanitários, para determinação dos macro e micronutrientes foliares, da concentração de clorofilas, e das variáveis das trocas gasosas. As coletas de dados tiveram frequência mensal. Cada folha analisada foi considerada uma réplica. A altura dos indivíduos, bem como sua posição no gradiente de inundação foi estabelecida de forma a permitir o acesso às copas expostas à atmosfera durante todo o ciclo hidrológico (Figura III.2). As plantas dos dois ambientes se encontravam em cotas hidrológicas equiparáveis, e as suas posições no gradiente de inundação foram determinadas por observação visual das marcas nos troncos das árvores causadas pela inundação do ano anterior. As coordenadas de cada indivíduo foram marcadas com auxílio de aparelho para posicionamento global por satélite - GPS.



Figura III.2 - Indivíduo jovem de *Hevea spruceana* parcialmente inundado. Foto: Liberato, 2009

A coleta das folhas para análise dos macro e micronutrientes foi realizada em cinco indivíduos. Foram realizadas duas coletas: uma no período de maior elevação do nível do rio (junho/2009), e outra no período de maior redução do nível do rio (novembro/2008).

A determinação do teor de clorofilas, da condutância estomática e das trocas gasosas foi realizada mensalmente, no período de julho de 2008 a junho de 2009, abrangendo a fase aquática e a terrestre do ciclo hidrológico.

III.3.2 - Determinação da concentração de macro e micronutrientes

Para a determinação das concentrações de macro (N, P, K, Ca, Mg, e S) e de micronutrientes (Na, B, Cu, Fe, Mn e Zn) foram coletadas, em cada ambiente inundável, três folhas de cinco indivíduos. As folhas estavam situadas no terço médio da planta, completamente expandidas e sem sintomas visuais de problemas fitossanitários. As coletas foram realizadas em novembro de 2008 (período de nível mais baixo das águas), e em junho de 2009 (período de nível mais elevado das águas). As amostras foliares foram conduzidas ao Laboratório de Bioquímica de Plantas Aquáticas do projeto INPA/MAX PLANCK, e secas em estufa a 70 °C até peso constante. Após o período de desidratação, o material vegetal de cada coleta foi triturado e homogeneizado para formar uma amostra composta. As duas amostras compostas (uma da fase aquática e outra da fase terrestre) foram encaminhadas ao Laboratório de Análise de Solos e Plantas - LASP, Embrapa Amazônia Ocidental, para as análises.

III.3.3 - Determinação da concentração de clorofilas

A concentração das clorofilas foi determinada com medidor eletrônico de teor de clorofila (ClorofiLOG - CFL1030/Falker). Foram utilizadas folhas completamente expandidas, situadas no terço médio das plantas e sem sintomas visuais de problemas fitossanitários. As coletas foram efetuadas entre 10:00 e 13:00 horas, nos mesmos indivíduos selecionados para análise das trocas gasosas, sendo analisadas três folhas por planta. Em cada folha foram feitas cinco leituras.

III.3.4 - Determinação da condutância estomática e das trocas gasosas

As determinações da condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i) assimilação de CO_2 (A), transpiração (E), foram realizadas com um analisador de gás por infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI-COR - 6400 Lincoln, Nebraska/USA, conforme metodologia descrita por Marengo *et al.* (2001). Os dados foram coletados entre 10:00 e 13:00h, em folhas completamente expandidas e uniformes quanto à idade e condição fitossanitária, situadas no terço médio das plantas. Foram utilizadas três folhas por planta e efetuadas 10 leituras por folha. A câmara foliar foi ajustada para trabalhar com uma densidade de fluxo de fótons (PPFD) de $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, concentração de CO_2 , temperatura e vapor de H_2O em torno de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $31\pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$ e $21\pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente.

A fotorrespiração (Ph_r) foi calculada como a metade da taxa de oxigenação (V_o), de acordo com Sharkey (1988): $V_o = (A + R_d) / [(1/\Phi) - 0,5]$, onde:

R_d = respiração diurna. A determinação da R_d foi realizada após um período de 15 minutos de adaptação da folha ao escuro.

$$\Phi = 2P[42,7 + 1,68(t-25) + 0,0012(t-25)^2] / C_i$$

t = temperatura foliar na câmara do IRGA.

III.3.5 - Análise estatística

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado. As análises estatísticas foram efetuadas utilizando-se o programa MINITAB - *Statistical software*, versão 13. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

III.4 - Resultados

III.4.1 - Concentração de macro e micronutrientes

III.4.1.1 - Macronutrientes

Durante o período inundado, os teores dos macronutrientes nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), e enxofre (S) foram mais elevados em folhas de seringa barriguda estabelecida na várzea. Enquanto que cálcio (Ca) e magnésio (Mg) apresentaram maiores concentrações em folhas de seringa barriguda estabelecida no igapó (Tabela III.1).

Todavia, na fase terrestre, apenas P e K apresentaram concentrações foliares mais elevadas nas plantas da várzea. Os demais macronutrientes (N, Ca, Mg e S) apresentaram teores mais elevados nas folhas de plantas estabelecidas no igapó (Tabela III.2).

Tabela III.1 - Concentração de macronutrientes (g kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central.

Ecosistemas/Macronutrientes	N	P	K	Ca	Mg	S
VÁRZEA	23,05	2,81	8,37	5,44	1,48	1,35
IGAPÓ	17,18	0,99	5,77	6,71	2,09	1,18

Tabela III.2 - Concentração de macronutrientes (g kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central.

Ecosistemas/Macronutrientes	N	P	K	Ca	Mg	S
VÁRZEA	20,41	2,37	9,52	7,26	2,25	1,54
IGAPÓ	29,84	1,55	7,21	9,46	2,52	2,33

Por outro lado, foi observado que dentro de cada ecossistema inundável o padrão de absorção dos macronutrientes diferiu entre as fases aquáticas e terrestres. Na várzea, a concentração de N e P foi mais elevada durante a fase aquática, enquanto que no igapó, todos os macronutrientes analisados apresentaram maiores concentrações na fase terrestre (Tabela III.1 – III.2).

III.4.1.2 - Micronutrientes

A concentração dos micronutrientes em folhas de seringa barriguda durante a fase aquática foi diferenciada entre os ambientes inundáveis. Na várzea, a concentração de sódio (Na), cobre (Cu) e manganês (Mn) foi mais elevada do que no igapó. Porém, boro (B), ferro (Fe) e zinco (Zn) apresentaram teores mais elevados no igapó (Tabela III.3).

Na fase terrestre, os teores foliares de Na e Fe foram elevados nas plantas da várzea, enquanto que B, Cu, Mn e Zn apresentaram maiores concentrações nas folhas de seringa barriguda do igapó (Tabela III.4).

Tanto na várzea, como no igapó, houve diferença na concentração dos micronutrientes entre as fases aquáticas e terrestres. Na várzea o teor de Cu foi mais elevado na fase aquática, enquanto os teores de Na, B, Fe, Mn e Zn foram mais elevados na fase terrestre. No igapó todos os micronutrientes analisados apresentaram maiores concentrações na fase terrestre (Tabela III.3 – III.4).

Tabela III.3 - Concentração de micronutrientes (mg kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central.

Ecossistemas/Micronutrientes	Na	B	Cu	Fe	Mn	Zn
VÁRZEA	65,66	34,02	10,51	26,46	108,78	8,24
IGAPÓ	58,47	35,22	4,78	32,95	95,47	13,19

Tabela III.4 - Concentração de micronutrientes (mg kg^{-1}) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central.

Ecossistemas/Micronutrientes	Na	B	Cu	Fe	Mn	Zn
VÁRZEA	101,9	37,51	8,24	143,58	116,37	16,64
IGAPÓ	63,61	64,18	12,58	81,99	185,76	37,16

III.4.2 - Concentração de clorofilas

A concentração de clorofila *a* em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* apresentou dinâmica diferenciada entre os indivíduos estabelecidos na várzea e aqueles estabelecidos no igapó. Durante a maior parte do ano a concentração desse pigmento foi mais elevada nas plantas da várzea. Entretanto, no mês de março, a concentração de clorofila *a* nas folhas de *Hevea spruceana* do igapó foi cerca de 13% mais elevada do que nas da várzea. E, nos meses de outubro, novembro e dezembro (período de menor nível de água nos rios da Amazônia Central), e nos meses de abril e maio (período de maior nível de água nos rios da Amazônia Central), não houve diferença no teor de clorofila *a* entre os espécimes de seringa barriguda dos dois ambientes (Figura III.3).

Por outro lado, a concentração de clorofila *b* foi equivalente em plantas jovens de *Hevea spruceana* de ambos os ambientes inundáveis, durante a maior parte do ano, todavia, nos meses de março, abril, maio, junho e outubro o teor de clorofila *b* foi mais elevado nas seringas barrigudas da várzea, com valores que representaram entre 7 a 80% de aumento com relação às plantas do igapó (Figura III.4).

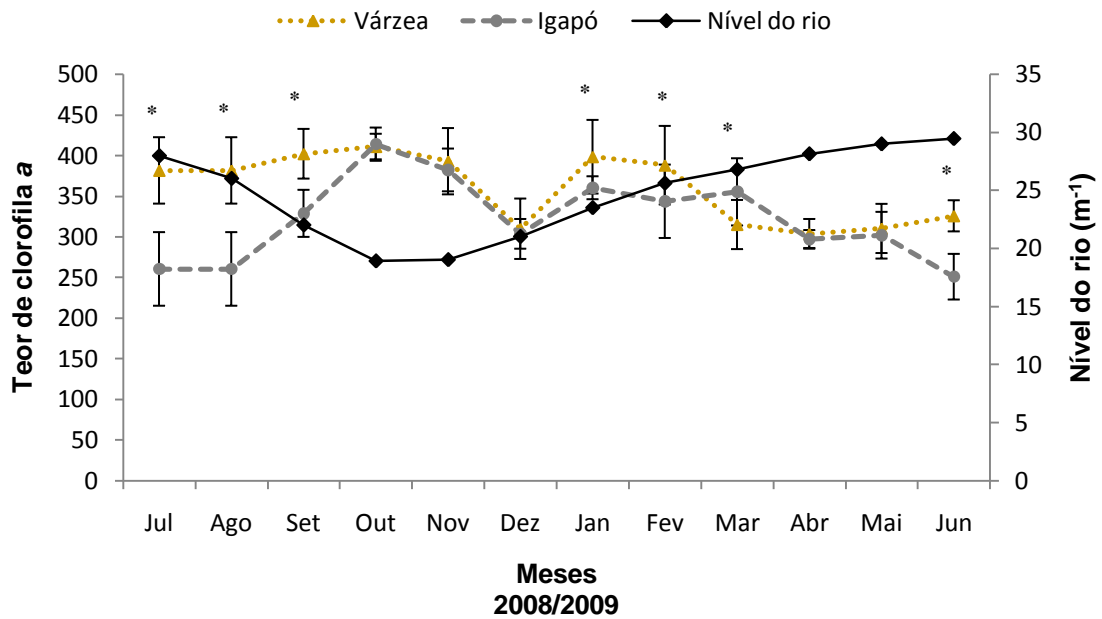


Figura III.3 - Concentração de clorofila *a* em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana*, durante a fase terrestre e a aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. Barras indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,05$; $n = 45$.

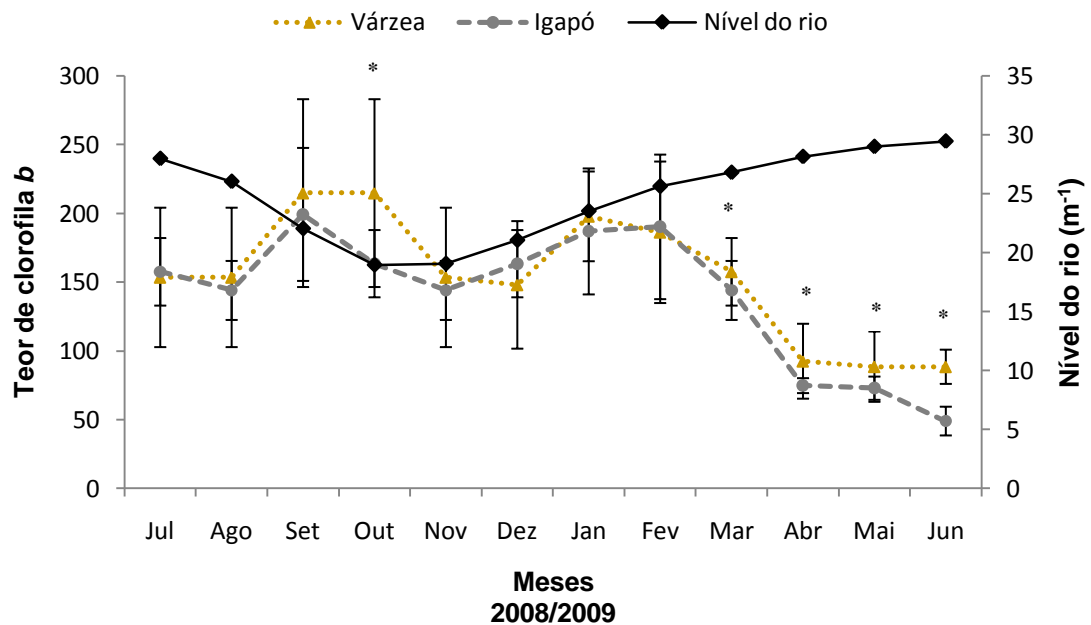


Figura III.4 - Concentração de clorofila *b* em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana*, durante a fase terrestre e a aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. Barras indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,05$; $n = 45$.

Entretanto, foi observada diferença na concentração das clorofilas *a* e *b* entre fase aquática e fase terrestre, em cada um dos ecossistemas. Tanto na várzea quanto no igapó as maiores concentrações desses pigmentos ocorreram na fase terrestre (de setembro a janeiro).

III.4.3 - Condutância estomática e trocas gasosas

III.4.3.1 - Condutância estomática (*gs*)

As plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas em ambientes inundáveis de várzea e de igapó apresentaram valores de *gs* equivalentes, tanto na fase aquática, quanto na fase terrestre, do ciclo hidrológico na Amazônia Central (Figura III.5).

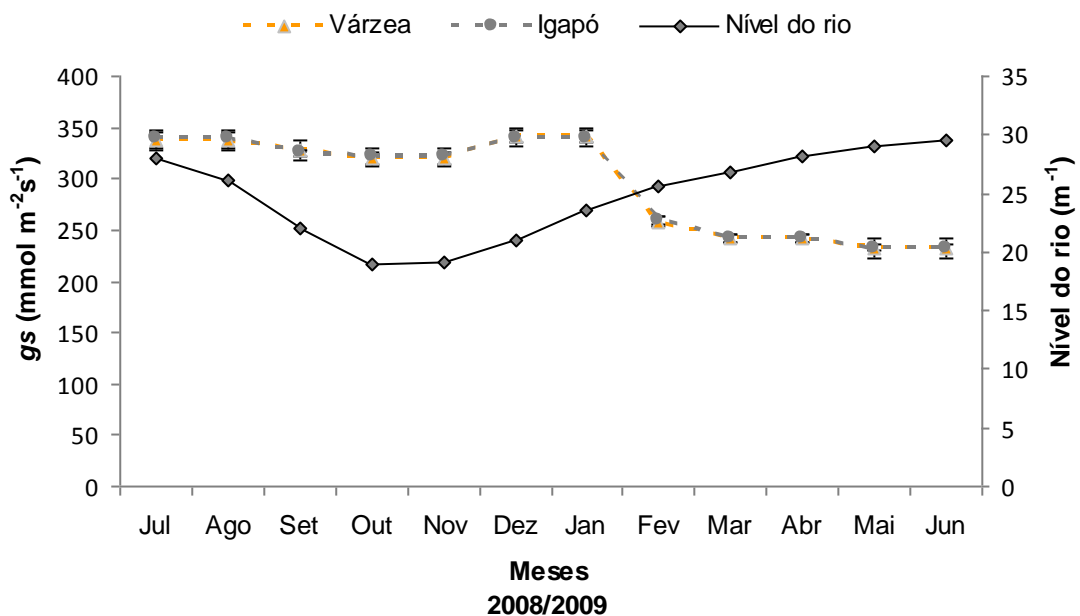


Figura III.5 - Condutância estomática - gs ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre e a aquática do ciclo hidrológico, em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. Barras indicam o desvio padrão. $n = 90$.

III.4.3.2 - Transpiração (*E*)

A média de transpiração em plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas na várzea e no igapó não apresentou diferença entre esses ambientes nas duas fases do ciclo hidrológico (Figura III.6).

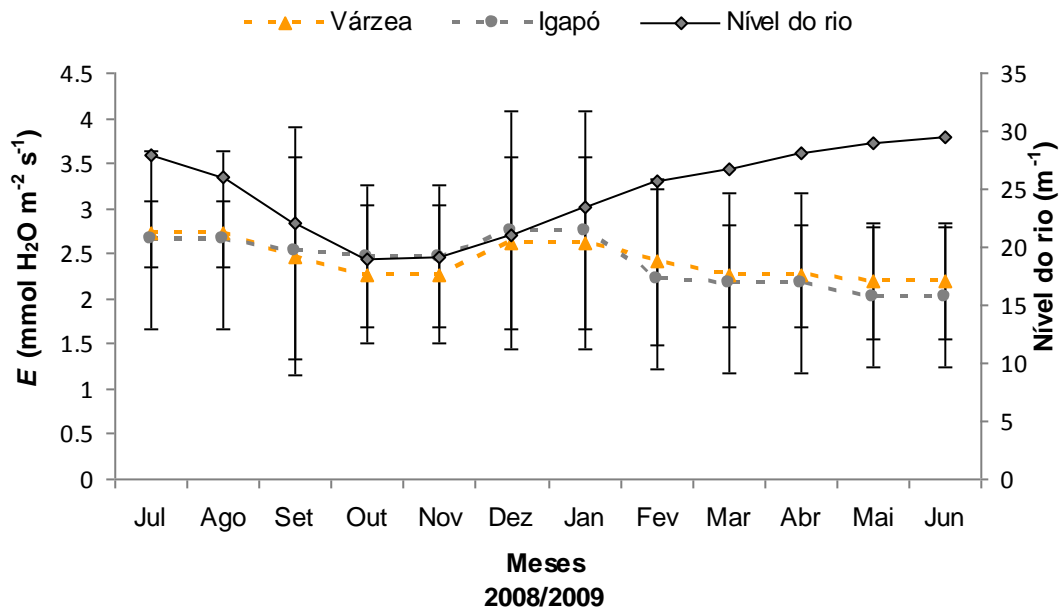


Figura III.6 - Transpiração - E ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* durante a fase terrestre e a aquática em ambientes de várzea e de igapó na Amazônia Central. Barras indicam o desvio-padrão. $n = 90$.

III.4.3.3 - Concentração interna de CO_2 (*C*)

Durante todo o ciclo hidrológico a média da concentração de CO_2 , nos sítios de carboxilação, foi mais elevada nas plantas jovens de seringa barriguda estabelecidas em ambiente de igapó (Figura III.7).

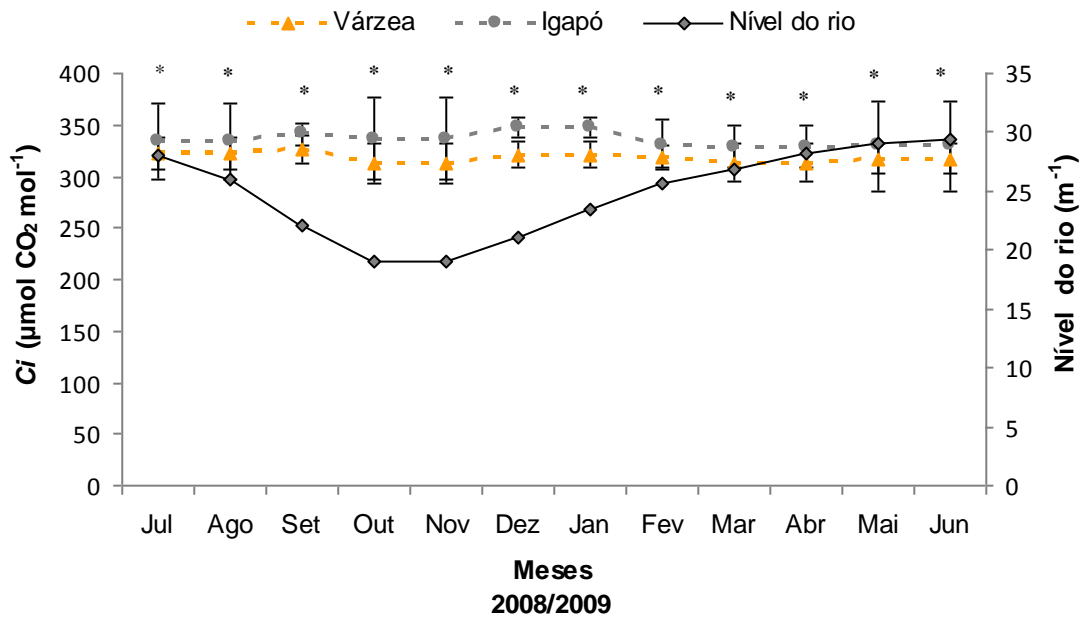


Figura III.7 - Concentração interna de CO₂ (*C_i*) em plantas jovens de *H. spruceana* durante a fase terrestre e a aquática em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central. Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,05$; n = 90.

III.4.3.4 - Assimilação de CO₂ (A)

As plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas em ambientes inundáveis de várzea e de igapó apresentaram diferenças na média de assimilação de CO₂. Tanto na fase aquática, quanto na fase terrestre, o desempenho fotossintético das plantas do igapó foi mais elevado (Figura III.8).

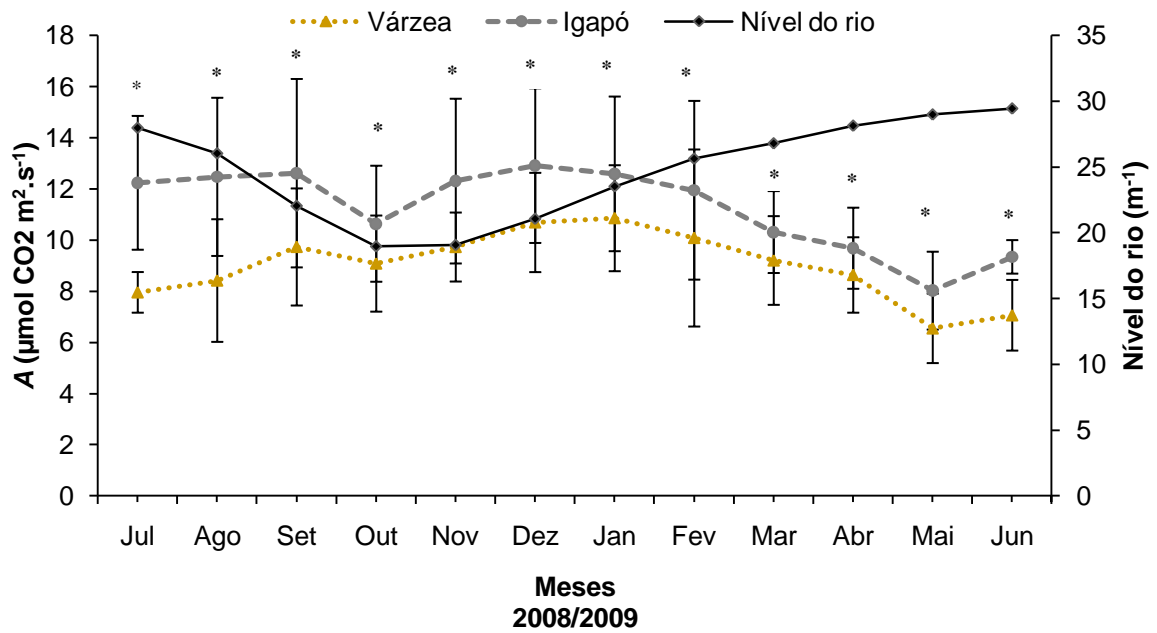


Figura III.8 - Assimilação de CO₂ (A) em plantas jovens de *H. spruceana* durante a fase terrestre e a aquática, em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central. Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,05$; n = 90.

III.4.3.5 - Fotorrespiração (*Phr*)

A análise das médias de fotorrespiração entre as plantas jovens de seringa barriguda dos ambientes inundáveis de várzea e de igapó na Amazônia Central revelou que, durante todo o ciclo hidrológico, esse processo foi mais elevado nas plantas da várzea (Figura III.9).

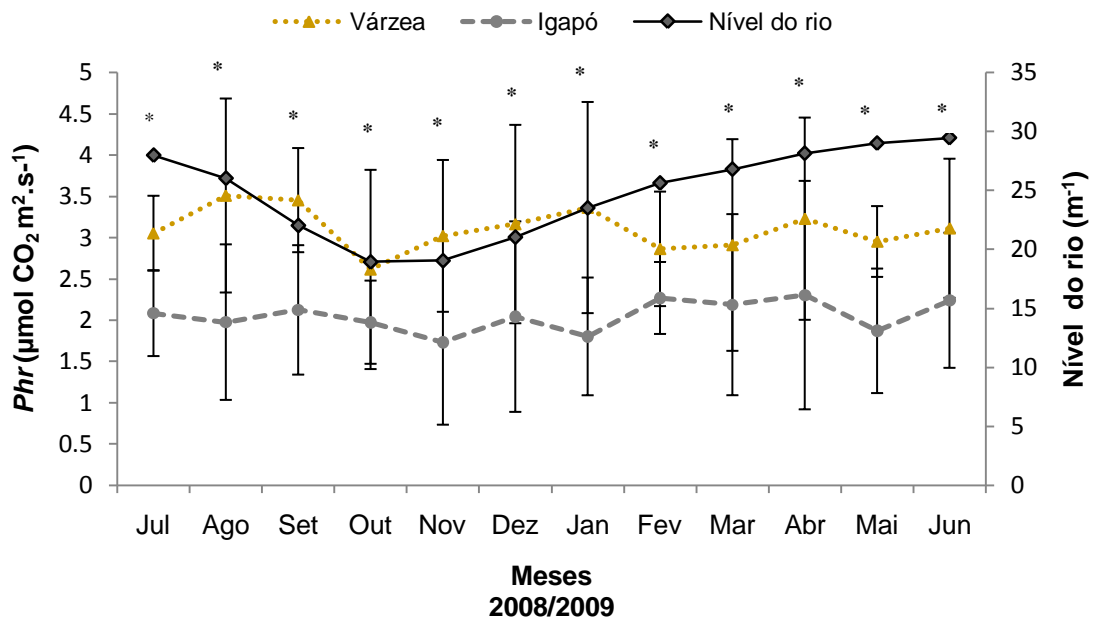


Figura III.9 - Fotorrespiração (*Phr*) em plantas jovens de *H. spruceana* durante a fase terrestre e a aquática em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central. Barras verticais indicam o desvio padrão. * = $P \leq 0,05$; $n = 90$.

III.5 - Discussão

III.5.1 - Macro e micronutrientes

Na Amazônia Central, a variação no teor de nutrientes minerais em solos de várzea e de igapó se refletiu de forma diferenciada, sazonalmente, em folhas de plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas nesses ambientes. Apesar de haver maior concentração de N no solo do igapó (Furch, 1984), o teor desse nutriente, bem como do P e do Cu, durante a fase aquática, foi mais elevado nas plantas da várzea. Já nas plantas do igapó, todos os nutrientes analisados apresentaram concentrações mais elevadas na fase terrestre.

De acordo com Junk (1984, 1986), o processo de sedimentação promovido durante o período de elevação do nível dos rios proporciona maior concentração de nutrientes disponíveis para utilização pelas plantas, entretanto, em plantas jovens *Hevea spruceana* isso foi verdadeiro apenas com relação a alguns nutrientes na várzea. Portanto, o comportamento da espécie nos dois ecossistemas evidencia a adoção de diferentes mecanismos para garantir a aquisição e/ou reutilização de minerais, entre eles, os relacionados às adaptações fisiológicas ao *status* químico de solos com baixa oferta de oxigênio (Drew, 1990; Junk, 1989; 2000).

Embora o solo e as águas do igapó sejam pobres em Ca e Mg (Sioli, 1985; Furch, 1984), a concentração desses minerais, bem como de B e Zn, foi maior nas plantas desse ecossistema durante todo o ciclo hidrológico. A eficiência da seringa barriguda do igapó na absorção e/ou retranslocação desses nutrientes, em concentrações mais elevadas do que na seringa barriguda da várzea, sugere o desenvolvimento de características adaptativas específicas para superar as condições de oferta do ambiente.

O K e o Na apresentaram maiores concentrações nas plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas na várzea, tanto na fase aquática quanto na fase terrestre. O Na é um elemento benéfico que, em determinadas circunstâncias, pode substituir alguns elementos essenciais, e está envolvido na síntese de clorofilas. A manutenção de elevados níveis desse elemento na seringa barriguda da várzea

sugere que esse mineral desempenha importante papel no metabolismo da espécie nesse ambiente.

Por outro lado, de acordo com o período hidrológico, as concentrações de N, S, Cu, Fe e Mn variaram entre os indivíduos de *Hevea spruceana* estabelecidos nos dois ambientes inundáveis.

A especificidade do perfil nutricional em plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas em diferentes ambientes inundáveis pode, em parte, ser explicado como consequência de processos sazonais de deposição de sedimentos ricos em sais minerais, acoplados aos processos de oxido-redução relacionados às características físico-químicas de cada tipo de solo em situação de anaerobiose e, em parte, pela plasticidade fenotípica da espécie.

III.5.2 - Concentração de clorofilas

A dinâmica na concentração das clorofilas em plantas jovens de seringa barriguda estabelecidas na várzea e no igapó da Amazônia Central sugere estreito relacionamento com disponibilidade sazonal de nutrientes em cada ambiente, e com o ciclo fenológico da espécie. A redução no teor de clorofilas observado, regularmente, em determinada fase foliar está relacionada a processos de oxidação e translocação de minerais para o caule durante a senescência (Karmer e Kozlowski, 1979; Lacher, 2000).

Embora o processo de senescência foliar da *Hevea spruceana* aconteça também em parte da fase terrestre (período com menor disponibilidade hídrica para as plantas), o que se refletiu em redução no teor das clorofilas no mês de dezembro, a manutenção de um percentual de folhas maduras, associada à emissão de novas folhas e, à maior aquisição de nutrientes minerais, garantiu maior síntese de pigmentos fotossintéticos. Isso foi evidenciado nos valores mais elevados medidos nessa fase.

Por outro lado, também foi observado aumento na concentração dos pigmentos fotossintéticos da espécie nos dois ambientes inundáveis no período de floração (julho/agosto), que acontece durante a fase aquática e coincide com a época de maior percentual de folhas maduras. No igapó, o aumento na

concentração da clorofila *a* entre os meses de junho e julho foi de apenas 4%, e pode ser atribuído à utilização de reservas armazenadas durante a fase terrestre. Todavia, na várzea, a elevação na concentração do principal pigmento fotossintético durante a fase aquática pode, também, ser decorrente da maior absorção de nitrogênio - essencial para a síntese da molécula de clorofila (Beale, 1999). Valores mais elevados desse elemento foram verificados nas folhas das plantas da várzea durante a fase aquática do ciclo hidrológico. Seguindo um padrão similar, ao comparar plantas jovens de *Maclobium acaciifolium* da várzea e do igapó, uma maior concentração de clorofila também foi encontrada nas plantas da várzea por Schlüter e Furch (1992).

III.5.3 - Condutância estomática e trocas gasosas

O comportamento estomático e os parâmetros das trocas gasosas, analisados em plantas jovens de seringa barriguda estabelecidas na várzea e no igapó da Amazônia Central, apresentaram diferenças entre as fases aquáticas e terrestres do ciclo hidrológico. De modo geral, as atividades do metabolismo energético foram mais elevadas durante a fase terrestre, o que evidencia a suscetibilidade dessas plantas ao pulso de inundação. A redução da atividade fotossintética como resposta ao período de águas altas já foi destacada para algumas espécies de árvores de áreas inundáveis amazônicas por Piedade *et al.* (2000). Da mesma forma, estudando as trocas gasosas e a fenologia de seis espécies arbóreas desses ambientes, Parolin *et al.* (2001) apontam a idade foliar como principal fator responsável pela redução da atividade fisiológica durante a fase aquática do ciclo hidrológico, sendo a fase com a maior quantidade de folhas maduras aquela com os mais elevados valores de assimilação de CO₂ (*A*). De fato, essa relação entre os valores mais elevados de *A* e de folhas maduras foi evidente no presente estudo para a população do igapó, nas fases de vazante e início da enchente.

Entretanto, como a fenologia de *H. spruceana* não diferiu entre as tipologias inundáveis, apenas esse aspecto não é suficiente para explicar o desempenho fotossintético, já que as plantas da várzea apresentaram valores de *A* inferiores

àqueles das plantas do igapó. Como esse patamar inferior de atividade fotossintética se manteve ao longo de todo o ano de acompanhamento para as plantas da várzea, tampouco o pulso de inundação é suficiente para explicar os valores inferiores das plantas desse ambiente mais fértil. Por outro lado, a diminuição da fotossíntese poderia ser associada, à maior deficiência de oxigênio decorrente da inundação. Segundo Schlüter *et al.* (1993) e Worbis (1997), no igapó as condições oxigênio são mais adequadas do que aquelas obtidas na várzea. A essa maior deficiência de oxigênio pode ser imputada a responsabilidade pela redução na abertura estomática, na atividade da Rubisco e na concentração de clorofilas (Pezeshki, 1993, 1994; McKevlin *et al.*, 1995; Kozłowski, 1997). Contudo, os valores de clorofila *a* foram mais elevados nas plantas da várzea; por sua vez a condutância estomática e a transpiração não mostraram diferenças entre as populações dos dois ambientes, descartando a preponderância de diferenças de abertura estomática ou de balanço hídrico para justificar a atividade fotossintética diferencial.

Durante a inundação, as atividades metabólicas das raízes ficam reduzidas e, desta forma, esses órgãos passam a demandar menos carboidratos (Drew, 1990; Pezeshki e Santos, 1998; Liao e Lin, 2001). Esse comportamento provoca alterações na relação fonte-dreno, acúmulo de amido nas folhas e, com isso, diminuição da fotossíntese. Segundo Kozłowski (1997), a inundação do solo afeta não apenas a síntese de carboidratos, mas também o seu transporte e utilização no metabolismo e na produção de novos tecidos. Sabe-se, por outro lado, que na Amazônia, durante a fase terrestre, algumas árvores da várzea armazenam carboidratos que serão utilizados no período inundado (Piedade, 1998), entretanto, nada se conhece a esse respeito para as plantas do igapó. Nesse sentido, cabe investigar como esses processos se dão em plantas jovens de *Hevea spruceana* habitando as duas tipologias inundáveis. A remobilização e alterações na alocação dos fotoassimilados podem ser importantes mecanismos utilizados para a sobrevivência diferencial, eventualmente crítica nesses ambientes inundáveis contrastantes. Além disto, as diferentes concentrações especialmente de microelementos em folhas das plantas jovens de *Hevea spruceana* dos dois ambientes podem propiciar “proteção” específica, frente à acidez das áreas de igapó ou permitir a expressão de ciclos endógenos peculiares que culminam com a

expressão de taxas de assimilação de CO₂ mais elevadas (Piedade *et al.*, 2000), como observado neste estudo para as plantas do igapó.

Finalmente, diante deste quadro complexo, é de se supor que o melhor desempenho fotossintético apresentado pelas plantas de *Hevea spruceana* do igapó pode estar relacionado com a aparente redução da fotorrespiração evidenciada nas plantas desse ambiente, em comparação com aquelas da várzea. Nesse sentido, uma possível adaptação apresentada pelas plantas do igapó para minimizar a perda de CO₂ pela fotorrespiração, seria a expressão de uma enzima mais eficiente na fixação do CO₂ produzido internamente (e.g. isoforma da enzima PEP_{case}). Essa enzima, ao utilizar como substrato o CO₂ (após sua conversão a HCO₃⁻ pela enzima anidrase carbônica) oriundo do processo fotorrespiratório, disponibilizaria maior concentração desse gás para a enzima Rubisco elevando, assim, a assimilação fotossintética (Peñuelas e Llusà, 2002). Tal mecanismo pode explicar os valores mais elevados de *A* que as plantas do igapó apresentaram durante boa parte do ano, em relação àquelas da várzea.

A despeito de uma menor assimilação de CO₂ e de uma maior fotorrespiração evidenciada nas plantas da várzea, tal desempenho parece não se traduzir, necessariamente, em um maior crescimento das plantas do igapó e deve ser analisado com cuidado. Estudos dendrocronológicos comparativos de espécies arbóreas naturalmente estabelecidas na várzea e no igapó evidenciaram taxas de crescimento diamétrico anual bem mais elevadas para as plantas da várzea, conforme foi observado para *Macaranga acaciifolium* por Schöngart *et al.* (2005) e *Tabebuia barbata* e *Vatairea guianensis* por Fonseca Júnior *et al.* (2009). As taxas de incremento radial, entretanto, nem sempre guardaram relação com a densidade da madeira. Enquanto que em *M. acaciifolium* a densidade da madeira foi menor no igapó, para *T. barbata* e *V. guianensis* não foram evidenciadas diferenças para esse parâmetro entre as duas tipologias inundáveis. Desta forma, outros fatores intervenientes devem ser considerados. Nesse sentido, chama à atenção a elevada produção de VOCs medida quando da indução do alagamento nas plantas do igapó (Capítulo II deste trabalho). Este dreno de saída de carbono para a atmosfera pode representar um importante caminho de perda energética culminando com uma menor incorporação de elementos para a estruturação da madeira nas plantas do igapó. Considerando que as plantas de *Hevea spruceana* permanecem cerca de

sete meses sob inunda o, e que a libera o de VOCs quando as plantas do igap  foram inundadas se deu em ordem de magnitude duas vezes superior  quela registrada para as plantas da v rzea,   de se supor efeito acumulativo resultante dessa perda no balan o anual de carbono das plantas do igap . Tal fato explicaria a forma o de an is de crescimento menores nas popula es das esp cies estudadas at  o momento, em car ter comparativo, entre esses dois ambientes. Sem d vida, fica evidente que para fechar essa quest o no que diz respeito a *H. spruceana* uma an lise comparativa dendrocronol gica   urgente e fundamental.

Frente   riqueza de plantas lenhosas das florestas alag veis amaz nicas, onde cerca de 1000 esp cies de  rvores j  foram descritas (Wittmann *et al.*, 2006), e os diversos n veis de inunda o e zona o de esp cies registrados (Junk, 1989), um grande conjunto de mecanismos adaptativos   inunda o pode ser esperado (Scarano 1998, Scarano *et al.*, 2001). De fato, estudos pr vios comparando esp cies crescendo em ambientes contrastantes de terra firme e v rzea como *Calophyllum brasiliense* (Farias, 2007) e *Himathanthus sucuuba* (Ferreira *et al.*, 2005, 2006, 2007, 2009) mostraram uma enorme plasticidade de respostas para a primeira, e um processo de especia o para a segunda entre esses ambientes. As varia es na assimila o, na concentra o intrafoliar de CO₂ e na fotorrespira o entre as plantas jovens de *Hevea spruceana* estabelecidas em ambientes de v rzea e de igap  da Amaz nia Central sugerem tamb m a ocorr ncia de processos adaptativos peculiares. Neste caso, dado que em n vel fenol gico, germinativo e de reservas das sementes da planta n o foram observadas diferen as, mas que estas, entretanto, foram evidentes em n vel fisiol gico,   plaus vel se considerar que a tipologia inund vel segrega ec tipos diferenciados. Al m disto, pelo fato de que as diferen as intra-espec ficas se manifestam em n vel do desempenho fisiol gico, trata-se de tipos ecofisiol gicos (L tjge e Scarano, 2004) caracter sticos a cada tipologia inund vel.

III.6 - Conclusão

- A concentração de macro e micronutrientes em folhas de plantas jovens de seringa barriguda foi diferenciada entre os dois ecossistemas inundáveis, e entre as duas fases do ciclo hidrológico. Tal fato sugere que *Hevea spruceana* apresenta diferentes adaptações fisiológicas para aquisição e/ou retranslocação de nutrientes minerais em ecossistemas de várzea e de igapó da Amazônia Central;

- Tanto na várzea, quanto no igapó, a inundaç o leva   reduç o na produç o de pigmentos fotossint ticos em plantas jovens de seringa barriguda; al m disso, o n vel nutricional tamb m   relevante, como indicado pela maior concentraç o de clorofila *a* na várzea, ecossistema com maior fertilidade;

- O desempenho fotossint tico de plantas jovens de *Hevea spruceana* nas duas tipologias inund veis amaz nicas sugere que a esp cie possui variabilidade gen tica que permite a express o de processos fisiol gicos distintos em cada um desses ambientes. Tais diferenç s indicam se tratar de dois ec tipos com respostas ecofisiol gicas diferenciadas, o que culmina com um balanço de carbono distinto entre as populaç es da várzea e do igap .

4 - CONSIDERAÇÕES FINAIS

Hevea spruceana coloniza as planícies inundáveis amazônicas de várzea (de fertilidade elevada) e de igapó (de baixa fertilidade e elevada acidez), em posições do relevo submetidas a mais de 210 dias ininterruptos de inundações ao ano. Essa distribuição confirma a tolerância da planta à inundações, independentemente da tipologia inundável considerada. Entretanto, como as diferenças na físico-química entre esses dois ambientes são notáveis, postulou-se que a análise comparativa de populações habitando os dois sistemas evidenciaria a existência de diferenças no período de produção, tamanho e reservas dos propágulos, germinação, e ecofisiologia das plantas, como resposta a esses condicionantes abióticos.

Diferentemente do esperado, a fenologia, tanto vegetativa quanto reprodutiva, não diferiu entre as populações dos dois ambientes. Da mesma forma, praticamente não diferiram os tamanhos das sementes, suas reservas e o processo germinativo de sementes oriundas da várzea e do igapó. Entretanto, quando plantas jovens dos dois ambientes foram submetidas experimentalmente à inundações, importantes diferenças metabólicas ficaram evidentes.

Nas plantas jovens de seringa barriguda da várzea o aumento na emissão de compostos orgânicos voláteis (VOCs) somente foi verificado após os dois primeiros dias de inundações induzida. Diferentemente, as plantas do igapó aumentaram a emissão de VOCs desde o primeiro dia de indução da fase aquática, atingindo, após três dias, mais de duas vezes o valor inicialmente registrado na fase terrestre. Para a população do igapó, o considerável incremento na produção de VOCs certamente reflete a existência de mecanismos de proteção contra estresses abióticos propiciados por esses compostos. Essa produção, contudo, tem seu ônus em termos de carbono, o que é confirmado pelo aumento de cerca de 30% na atividade fotossintética nas plantas do igapó, no mesmo período. A atividade fotossintética em todo o período de inundações induzida foi sempre mais elevada nas plantas do igapó em comparação com as da várzea.

Partindo para a avaliação de plantas estabelecidas naturalmente no campo, a análise comparativa de *Hevea spruceana* dos dois ambientes em um ciclo anual de inundações, confirmou adicionalmente as diferenças estabelecidas para as populações de plântulas inundadas experimentalmente. Assim, a concentração dos

nutrientes de folhas maduras das plantas foi diferente entre os ambientes e entre as fases do ciclo hidrológico. Merece destaque a maior concentração de alguns macro (Ca e Mg) e de alguns micronutrientes (B e Zn) nas folhas maduras das plantas do igapó durante todo o ciclo hidrológico, a despeito da pobreza nutricional desse ambiente, indicando a maior eficiência dos indivíduos da população de *H. spruceana* do igapó na absorção e/ou retranslocação de nutrientes, característica adaptativa vital nesse ambiente extremo.

Os parâmetros fisiológicos monitorados no período de um ano em populações de *Hevea spruceana* estabelecidas naturalmente no campo, mostraram que, embora a condutância estomática e a transpiração tenham sido equivalentes entre as plantas da várzea e do igapó, tanto na fase aquática quanto na fase terrestre, a assimilação de CO₂ foi mais elevada nas plantas do igapó. Por outro lado, as plantas da várzea apresentaram valores mais elevados de fotorrespiração. Tal resultado possivelmente se deve à estratégia de minimizar a fotorrespiração apresentada pelas plantas jovens de *Hevea spruceana* do igapó, de forma a reduzir a perda de CO₂ a ser utilizado na fotossíntese. Esse processo é mediado pela expressão de enzimas específicas que podem propiciar a maior disponibilização do CO₂ produzido internamente para a enzima Rubisco, o que culmina com a elevação da assimilação fotossintética. Uma vez que um melhor desempenho fotossintético em termos de assimilação de CO₂ também foi apresentado pela população do igapó quando do experimento de indução artificial da inundação, é de se supor, então, que a maior taxa fotossintética das espécies do igapó no campo vise compensar a maior perda de carbono por meio da elevada produção de VOCs.

A performance fotossintética contrastante das plantas jovens de seringa barriguda colonizando os dois diferentes ecossistemas inundáveis da Amazônia Central sugere que a espécie possui variabilidade genética que permite a expressão de processos fisiológicos adaptativos distintos em cada um desses ambientes. Esta constatação, juntamente com as demais características diferenciais das populações dos ambientes de várzea e igapó detectadas no presente estudo, indica que *Hevea spruceana* apresenta plasticidade fenotípica que se manifesta pela existência de distintos ecótipos de forma a propiciar à espécie colonizar com sucesso ambientes com físico-química contrastante.

No ponto de vista ecossistêmico, se esse padrão for frequente nas espécies vegetais colonizando áreas de igapó, a adaptação que leva à elevação da assimilação de CO₂ para compensar perda de carbono via VOCs, pode indicar que esses ambientes são de relevância maior do que aquela até então postulada em termos de balanços de gases em nível regional e mudanças climáticas globais. Portanto, tal ecossistema deve merecer especial atenção em estudos futuros, tanto no ponto de vista da fisiologia das espécies quanto dos balanços gasosos locais e regionais.

5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aidar, M.P.M.; Schmidt, S.; Moss, G.; Stewart, G.R.; Joly, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell and Environment*, 26:389-399.
- Atkinson, R. 2000. Atmospheric chemistry of VOCs and NOx. *Atmospheric Environment*, 34:2063-2101.
- Auer, C.G.; Silva, R. 1992. Fixação de nitrogênio em espécies arbóreas. In: Cardoso, E.J.B.N.; Tsai, S.M.; Neves, M.C.P. (eds). *Microbiologia do solo*. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. Campinas, 360pp.
- Baede, A.P.M.; Ahlonsou, E.; Ding, Y.; Schimel, D. 2001. In: *Climate Change 2001: The Scientific Basis*; Houghton, J.T.; Ding, Y.; Griggs, D.J.; Noguier, M.; Van der Linden, P.J.; Dai, X.; Maskell, K.; Johnson, C.A., (eds.); Cambridge University Press: Cambridge.
- Beale, S.I. 1999. Enzymes of chlorophyll biosynthesis. *Photosynthesis Research*, 60:43-73.
- Bewley, J.D.; Black, M. 1994. *Seeds, Physiology of Development and Germination*. 2nd ed. Plenum Press, New York. 445pp.
- Bieleck, R.L.; Turner, N.A. 1966. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Chemistry*, 17:278-282.
- Björkman, O.; Demmig-Adams, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504.
- Blake, R.S.; Monks, P.S.; Ellis, A.M. 2009. Proton-Transfer Reaction Mass Spectrometry. *Chemical Review*, 109:86-896.
- Borchert, R. 1992. Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in tropical forests. *Biotropica*, 24(3):385-395.
- Borchert, R. 1994. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees*, 8:115-125.
- Borges, E.E.L.; Rena, A.B. 1993. Germinação de sementes. In: Aguiar, I.B.; Piña-Rodrigues, F.C.M.; Figliolia, M.B. (eds.) *Sementes florestais tropicais*. ABRATES, Brasília. p.83-135.

- Borghetti, F. 2000. Ecofisiologia da germinação das sementes. *Universa*, 8(1):149-180.
- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72:248-254.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In: Caspary, E.M.; Thoday, J.M. (eds.). *Advances in genetics*, Academic Press, New York. p.115-155.
- Brasil. 1992. Regras para análise de sementes. *Ministério da Agricultura e Reforma Agrária*, Brasília. 365pp.
- Brito, J.M. de; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Silva, R.P. 2008. *Guia de 42 Espécies Madeiras da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá - Tefé/AM*. IDSM-OS, Tefé. 148pp.
- Bruneton, J. 1991. *Elementos de fitoquímica y de farmacognosia*. Editorial Acribia S.A., Zaragoza. 594pp.
- Brunini, O. 1979. New devices for "in situ" measurements of soil and root water potentials and transport of water in the soil-plant-system. *Guelph*: University of Guelph, Ph.D. Thesis. 144pp.
- Brunini, O.; Cardoso, M. 1998. Efeito do déficit hídrico no solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. *Pesq. agropec. bras.*, 33(7):1053-1060.
- Buckeridge, M.S., Santos, P.H. dos; Tiné, M.A.S. 2000a. Mobilisation of storage cell wall polysaccharides in seeds. *Plant Physiology Biochemistry*, 38(1/2):141-156.
- Buckeridge, M.S.; Tiné, M.A.S.; Santos, P.H. dos; Lima, D.U. 2000b. Polissacarídeos de parede celular em sementes. Estrutura metabolismo, funções e aspectos ecológicos. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12 (Edição Especial):137-162.
- Buckley, T.N.; Farquar, G.D.; Mott, K.A. 1999. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118:132-143.
- Chameides, W.L.; Lindsay, R.W.; Richardson, J.; Kiang, C.S. 1988. The role of biogenic hydrocarbons in urban photochemical smog: Atlanta as a case study. *Science* 241:1473-1475.

- Chen, Z.; Spreitzer, R. J. 1992. How various factors influence the CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Photosynthesis Research*, 31:157-164.
- Chen, J.W.; Cao, K.F. 2005. Plant VOCs emission: a new strategy of thermotolerance. *Journal of Forestry Research*, 16(4):323-326.
- Ciccioli, P.; Fabozzi, C.; Brancaleoni, E.; Cecinato, A.; Frattoni, M.; Loreto, F.; Kesselmeier, J.; Schäfer, L.; Bode, K.; Torres, L.; Fugit, J.L. 1997. Use of the isoprene algorithm for predicting the monoterpene emission from the Mediterranean holm oak *Quercus ilex* L.: Performance and limits of this approach. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 102:23319-2332.
- Corlett, R.T. 1990. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. *J. Trop. Ecol.* 6:55-63.
- Davies, D.D. 1980. Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: Davies, D.D. (eds.). *The biochemistry of plants: a comprehensive treatise*, Academic Press, New York. 2:581-611.
- De Simone, O.; Müller, E.; Junk, W.J.; Schmidt, W. 2002. Adaptations of Central Amazon tree species to prolonged flooding: Root morphology and leaf longevity. *Functional Plant Biology*, 29:1025-1035.
- Dias-Filho, M.B. 2005. Opções forrageiras para áreas sujeitas à inundação ou alagamento temporário. In: Pedreira, C.G.S.; Moura, J.C. de; da Silva, S.C.; Faria, V.P. de (eds.). 22º Simpósio sobre manejo de pastagem. *Teoria e prática da produção animal em pastagens*. Piracicaba: FEALQ, p.71-93.
- Doncheva, S.; Stoyanova, Z.; Velikova, V. 2001. The influence of succinate on zinc toxicity of pea plant. *Journal of Plant Nutrition*, 24:789-806.
- Drew, M.C. 1990. Sensing soil oxygen. *Plant Cell and Environment*, 13:681-693.
- Dewar, R.C.; Medlyn, B.E.; McMurtrie, R.E. 1998. A mechanistic analysis of light and carbon use efficiencies. *Plant, Cell and Environment*, 21:573-588.
- Eckstein, J.; Beyschlag, W.; Mott, K.A.; Ryel, R.J. 1996. Changes in photon flux can induce stomatal patchiness. *Plant, Cell and Environment*, 19:1066-1074.
- Engel, V.L.; Poggiani, F. 1991. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. *Rev. Bras. Fisiol. Vegetal*, 3:39-45.

- Fall, R.; Benson, A.A. 1996. Leaf methanol - The simplest natural product from plants. *Trends in Plant Science*. 1(9):296-301.
- Fall, R.; Karl, T.; Hansel, A.; Jordan, A.; Lindinger, W. 1999. Volatile organic compounds emitted after leaf wounding: On-line analysis by proton-transfer-reaction mass spectrometry. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 104(D13):15963-15974
- Farias, M.L. 2007. *Ecofisiologia de três espécies arbóreas de várzea e da terra firme da Amazônia Central*. Tese de Doutorado, PPG INPA/FUA. Manaus-AM. 102pp.
- Fehsenfeld, F.C.; Calvert, J.; Fall, R.; Goldan, P.; Guenther, A.; Hewitt, C.; *et al.* 1992. Emissions of volatile organic compounds from vegetation and the implications for atmospheric chemistry. *Global Biogeochemical Cycles*, 6:389-430.
- Ferreira, C.; Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Barbosa, K.M. 2005. Tolerância de *Himatanthus sucuuba* Wood. (Apocynaceae) ao alagamento na Amazônia Central. *Acta bot. bras.*, 19(3):425-429.
- Ferreira, C.; Piedade, M.T.F.; Bonates, L.C. 2006. Germinação de sementes e sobrevivência de plântulas de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood. em resposta ao alagamento, nas várzeas da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 36(4):413-418.
- Ferreira, C.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Parolin, P. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany*, 60:477-483.
- Ferreira, C.; Piedade, M.T.F.; Tiné, M.A.S.; Rossatto, D.R.; Parolin, P.; Buckeridge, M.S. 2009. The role of carbohydrates in seeds germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, Amazonian tree with populations adapted to flooded and non flooded conditions. *Annals of Botany*, 104:1111-1119.
- Fittkau, E.J. 1968. Hydrochemistry and geology in Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1(3):267-277.
- Flores-Vindas, E.M. 1999. *La Planta: estructura y función*. 2v. Libro Universitario Regional (EULAC/GTZ), Cartago. 884pp.

- Fonseca Jr., S.F. da; 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.
- Formaggio, E.; Cinque, G.; Bassi, R. 2001. Functional architecture of the major light-harvesting complex from higher plants. *J. Mol. Biol.*, 316:1157-116.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. In: Leigh, E.G.; Rand, A.S.; Windsor, D.M. (eds.). *The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and long-term changes*, Smithsonian Institution Press, Washington. p.151-172.
- Foyer, C.H.; Noctor, G. 2000. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytol*, 146:389-388.
- Furch, K.1984. Water chemistry of the Amazon basin: The distribution of chemical elements among freshwaters. In: Sioli,H. (ed.). *The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht, p.176-200.
- Gonçalves, J.F.C.; Marengo, R.A.; Vieira, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13(2):149-157.
- Gonçalves, J.F.C.; Fernandes, A.V.; Oliveira, A.F.M.; Rodrigues, L.F.; Marengo, R.A. 2002. Primary metabolism components of seeds from brazilian amazon tree species. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14(2):139-142.
- Guenther, A.B.; Zimmerman, P.R.; Harley, P.C.; Monson, R.K.; Fall, R. 1993. Isoprene and Monoterpene Emission Rate Variability - Model Evaluations and Sensitivity Analyses. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 98 (D7):12609-12617
- Guenther, A.B.; Hewitt, C.N.; Erickson, D.; Fall, R.; Geron, C.; Graedel, T.; Harley, P.; Klinger, L.; Lerdau, M.; Mckay, W.A.; Pierce, T.; Scholes, B.; Steinbrecher, R.; Tallamraju, R.; Taylor, J; Zimmerman, P. 1995. A Global-Model of Natural Volatile Organic-Compound Emissions. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 100 (D5):8873-8892.

- Guenther, A.B. 1997. Seasonal and spatial variations in natural volatile organic compound emissions. *Ecological Applications*, 7(1):34-45.
- Guenther, A.B. 2002. The contribution of reactive carbon emissions from vegetation to the carbon balance of terrestrial ecosystems. *Chemosphere*, 49:837-844.
- Harborne, J.B., 1991. Recent advances in the ecological chemistry of plant terpenoids. In: Tomas-Barberan, F.A. (Eds.), *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*. Clarendon Press, Oxford, p.399-426
- Haugaasen, T.; Peres, C.A. 2005. The phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica*, 37(4):620-630.
- Hinckley, T.M.; Braatne, J.H. 1994. Stomata. In: Wilkinson, R.E. (ed.). *Plant Environmental interactions*. Marcel Dekker, Inc, New York, p.323-356.
- Holzinger, R.; Sandoval-Soto, L.; Rottenberger, S.; Crutzen, P.J.; Kesselmeier, J. 2000. Emissions of volatile organic compounds from *Quercus ilex* L. measured by proton transfer reaction mass spectrometry under different environmental conditions. *Journal of Geophysical Research*, 105(16):20.573-20.579.
- Jordan, D. B.; Ogren, W. L. 1984. The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5 biphosphate concentration, pH and temperature. *Planta*, 161:308-313.
- Junk, W.J. 1983. As águas da região Amazônica. In: Salati, E.; Junk, W.J.; Shubart, H.O.R.; Oliveira, A.E.de (eds.) *Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia*. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, p.45-64.
- Junk, W.J. 1984. Ecology of the várzea floodplain of Amazonian white water rivers. In: Sioli, H. (ed.). *The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht, p.215-243.
- Junk, W.J. 1986. Aquatic plants of the Amazon system. In: Davies, B.R. & Walker, F. (eds.) *The Ecology of River Systems*. Dordrecht Publishers, Dordrecht, p.319-337.
- Junk, W.J; Bayley, P.B; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain-systems. In: Dodge, D.P. (ed.): *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.,106:110-127.

- Junk, W.J. 1993. Wetlands of tropical South America. In: Whigham, D.; Hejny, S.; Dykyjova, D. (eds.). *Wetlands of the world I*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p.679-739.
- Junk, W.J. 2000. The Central Amazon river floodplain: concepts for the sustainable use of its resources. In: Junk, W.J.; Ohly, J.J.; Piedade, M.T.F.; Soares, M.G.M. (eds.). *The Central Amazon floodplain: Actual use and options for a sustainable management*. Backhuys Publishers, Leiden, p.75-94.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 2004. Status of knowledge, ongoing research and research needs in Amazonian wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, 12:597-609.
- Kerbaui, G.B. 2008. *Fisiologia Vegetal*. 2^a ed. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro. 431pp.
- Kesselmeier, J.; Schäfer, L.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Cecinato, A.; Frattoni, M.; Foster, P.; Jacob, V.; Denis, J.; Fugit, J.L.; Dutaur, L.; Torres, L. 1996: Emission of monoterpenes and isoprene from a Mediterranean oak species *Quercus ilex* L. measured within the BEMA (Biogenic Emissions in the Mediterranean Area) project. *Atmos. Environ.*, 30:1841-1850.
- Kesselmeier, J.; Staudt, M. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. *J. Atmos.Chem.*, 33:23-88.
- Kesselmeier, J.; Kuhn, U.; Wolf, A.; Andreae M.O.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Guenther, A.; Greenberg, J.; Vasconcellos, P.D.; Oliva, S.T. de; Tavares, T.; Artaxo, P. 2000. Atmospheric volatile organic compounds (VOC) at a remote tropical forest site in central Amazonia. *Atmospheric Environment*, 34:4063-4072.
- Kesselmeier, J.; Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Andreae, M.O.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Oliva, S.T.; Botelho, M.L.; Silva, C.M.A.; Tavares, T.M. 2002. Concentrations and species composition of atmospheric volatile organic compounds (VOCs) as observed during the wet and dry season in Rondônia (Amazonia). *Journal of Geophysical Research*, 107, D20, Art. n. 8053, doi:10.1029/2000JD000267.
- Khare, P.; Khumar, N.; Kumari, K. M.; Srivastava, S.S. 1999. Atmospheric formic and acetic acids: An overview, *Rev. Geophys.*, 37(2):227-248.

- Kidson, R.; Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimension in relation to seedling establishment. *Oecologia*. 125(1):11-17.
- Kozlowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1:1-29.
- Kramer, T.; Kozlowski, T. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press, New York, 811pp.
- Kramer, P.J.; Boyer, J.S. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, London, 495pp.
- Kreuzwieser, J.; Schnitzler, J.P.; Steinbrecher, R. 1999. Biosynthesis of organic compounds emitted by plants. *Plant Biology*, 1:149-159.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of the Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution*, 162:285-304.
- Kubitzki, K.; Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in floodplain forest of Amazon. *Biotropica*. 26(1):30-43.
- Kuhn, U.; Gries, C.; Nash III, T.H.; Kesselmeier, J. 2000. Field measurements on the exchange of carbonyl sulfide between lichens and the atmosphere. *Atmos. Environ.*, 34:4867-4878.
- Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Tavares, T.M.; Kesselmeier, J. 2002a. Isoprene and monoterpene emissions of Amazonian tree species during the wet season: Direct and indirect investigations on controlling environmental functions. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 107, NO.D20,8071, doi:10.1029/2001JD000978.
- Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T.; Ammann, C.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Oliva, S.T.; Tavares, T.M.; Kesselmeier, J. 2002b. Exchange of short-chain monocarboxylic acids by vegetation at a remote tropical forest site in Amazonia. *Journal of Geophysical Research*, 107, NO.D20,8069, doi:10.1029/2000JD000303.
- Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Tavares, T.M.; Kesselmeier, J. 2004. Seasonal differences in isoprene and light-dependent monoterpene emission by Amazonian tree species. *Global Change Biology*, 10:663-682, doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00771.

- Kull, O.; Kruijt, B. 1999. Acclimation of photosynthesis to light: a mechanistic approach. *Functional Ecology*, 13:24-36.
- Labouriau, L.G.; Valadares, M.E.B. 1976. On the germination of seeds of *Calotropis procera* (Ait) Ait. F. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 48(2):236-284.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima, São Carlos. 531pp.
- Lawlor, D.W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany*, 53(370):773-787.
- Leegood, R.C. 1993. Carbon dioxide-concentrating mechanisms. In: Lea, P.J.; Leegood, R.C. (eds). *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Ed. John Wiley & Sons, New York. p 47-72.
- Lehninger, A.L.; Nelson, D.L.; Cox, M.M. 1995. *Princípios de Bioquímica*. 2^a ed. Ed. Sarvier, São Paulo. 839pp.
- Leighton, M.; Leighton, D.R. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C.; Chadwick, A.C. (eds.). *Tropical rain forest. Ecology and management*. Blackwell Scientific, London. p.181-196.
- Liao, C.T.; Lin, C.H. 2001 Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proc. Natl. Sci. Counc.* 25:148-157.
- Lichtenthaler, H.K. 1999. The 1- deoxy- D – xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50:47-65.
- Lindinger, W.; Hansel, A.; Jordan, A. 1998a. Proton-transfer-reaction mass spectrometry (PTR-MS): on-line monitoring of volatile organic compounds at pptv levels. *Chemical Society Reviews*, 27:347-354.
- Lindinger, W.; Hansel, A.; Jordan, A. 1998b. On-line monitoring of volatile organic compounds at ppt levels by means of Proton-Transfer-Reaction Mass Spectrometry (PTR-MS) - Medical applications, food control and environmental research. *International Journal of Mass Spectrometry*, 173:191-241.
- Lobo, P.C; Joly, C.A. 1998. Tolerance to hypoxia and anoxia in Neotropical tree species. *Oecologia Brasiliensis*, 4:137-156.

- Loreto, F.; Ciccioli, P.; Ceccinato, A.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Tricoli, D. 1996a. Influence of environmental factors and air composition on emission of α -pinene from *Quercus ilex* leaves. *Plant Physiology*, 110:267-275.
- Loreto, F.; Ciccioli, P.; Ceccinato, A.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Fabozzi, C.; Tricoli, D. 1996b. Evidence of the photosynthetic origin of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* L. leaves by C13 labeling. *Plant Physiology*, 110:1317-1322.
- Loreto, F.; Schnitzler, J-P. 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends in Plant Science*. 15(3):154-166.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer-Verlag, Berlin, 384pp.
- Lüttge, U.; Scarano, F.R. 2004. Ecophysiology. *Revista Brasil. Bot.*, 27(1) p.1-10.
- Machado, P.L.O.A. 2005. Soil carbon and the mitigation of global climate change. *Quím. Nova*, 28(2):329-334.
- Maguire, J.D. 1962. Speed of germination: aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*, Madison, 2(2):176-177.
- Maia, L.M.A. 1997. *Influência do pulso de inundação na fisiologia, fenologia e produção de frutos de Hevea spruceana (Euphorbiaceae) e Eschweilera tenuifolia (Lecythidaceae), em área inundável de igapó da Amazônia Central*. Tese de Doutorado, PPG INPA/FUA. Manaus-AM. 195pp.
- Maia, L.A.; Piedade, M.T.F. 2000. Phenology of *Eschweilera tenuifolia* (Lecythidaceae) in flooded forest of the Central Amazonia – Brazil. *German-Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems – Achievements and Prospects of Cooperative Research*, p.3-8.
- Malhi, Y.; Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Almeida, S.; Alvarez, E.; Arroyo, L.; Chave, J.; Czimczik, C.I.; Di Fiori, A.; Higuchi, N.; Killeen, T.J.; Laurance, S.G.; Laurance, W.F.; Lewis, S.L.; Montoya, L.M.M.; Monteagudo, A.; Neill, D.A.; Vargas, P.N.; Patiño, S.; Pitman, N.C.A.; Quesada, C.A.; Salomão, R.; Silva, J.N.M.; Lezama, A.T.; Martínez, R.V.; Terborgh, J.; Vinceti, B.; Lloyd, J. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10:563-591.
- Marenco, R.A.; Lopes, N.F. 2005. *Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, Respiração, Relações Hídricas e Nutrição Mineral*. Ed. UFV, Viçosa. 451pp.

- Marenco, R.A.; Gonçalves, J.F.C.; Vieira, G. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology*, 21:1311-1318.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd ed. Academic Press, San Diego, 889pp.
- Mayer, A.M.; Poljakoff-Mayber, A. 1975. The germination of seed. 2nd ed. Pergamon Press, Oxford. 192pp.
- McKevlin, M.R.; Hook, D.D.; McKee, W.H. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well drained soil. *Tree Physiology*, 15:753-758.
- Melo, Z.L. de O.; Gonçalves, J.F. de C.; Mazzafera, P.; Santos, D.Y.A.C. 2009. Mobilization of seed reserves during germination of four tropical species of the Amazon Rainforest. *Seed Sci. & Technol.*, 37:597-607.
- Metzger, J.D. 1992. Physiological basis of achene dormancy in *Polygonum convolvulus* (Poligonaceae). *Am. J. Bot.*, 79(8):882-886.
- Monson, R.K.; Holland, E.A. 2001. Biospheric trace gas fluxes and their control over tropospheric chemistry. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32:547-576.
- Morris, D.L. 1948. Quantitative determination of carbohydrates with Dreywood's anthrone reagent. *Science*, 107:254-255.
- Nakagawa, J. 1999. Testes de vigor baseados no desempenho das plântulas In: Krzyzanowski, F. C.; Vieira, R. D.; França Neto, J. B. *Vigor de sementes: conceito e testes*. Abrates, Londrina. p.2.21- 2.24.
- Nakano, Y.; Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. *Plant Cell Physiology*, 22 (5):867-880.
- Neeb, P.; Sauer, F.; Horie, O.; Moortgat, G. 1997. Formation of hydroxymethyl hydroperoxide and formic acid in alkene ozonolysis in the presence of water vapour. *Atmos. Environ.*, 31:1417-1423.
- Neto, J. C. A.; Aguiar, I. B.; Ferreira, V. M. 2003. Efeito da temperatura e da luz na germinação de sementes de *Acacia polyphylla* DC. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(2):249-256.
- Niinemets, U. 2009. Mild versus severe stress and BVOCs: thresholds, priming and consequences. *Trends in Plant Science*, 15(3):145-153.

- Niyogi, K.K. 2000. Safety valves for photosynthesis. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 3:455-460.
- Novitskaya, L.; Trevanion, S. J.; Driscoll, S.; Foyer, C. H.; Noctor, G. 2002. How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis. *Plant, Cell and Environment*, 25:821-835.
- Ohirogbe, J.; Browse, J. 1995. Lipid biosynthesis. *Plant Cell*, 7(7):957-970.
- Parolin, P. 2000. Phenology and CO₂ assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *J. Trop. Ecol.* 16:465-473.
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128:326-335.
- Parolin, P.; Ferreira, L.V.; Junk, W.J. 2003. Germination characteristics and establishment of trees from Central Amazonian floodplains. *Tropical Ecology*, 44(2):155-167.
- Parolin, P.; De Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.; Kleiss, B.; Schmidt, W.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. 2004. Central Amazonian floodplain forests: Tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review*, 70(3):357-380.
- Parolin, P. 2009. Submerged in Darkness: Adaptations to Prolonged Submergence by Woody Species of the Amazonian Floodplains. *Annals of Botany Flooding*. Special Issue 103:359-376.
- Passos, L.P. 1996. *Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal*. Embrapa, Coronel Pacheco, MG. 223 pp.
- Pearcy, R.W.; Schulze, E.D.; Zimmermann, R. 1989. Measurement of transpiration and leaf conductance. *Plant Physiological Ecology*, Chapman and Hall, New York. p.141-142.
- Peñuelas, J.; Llusià, J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytologist*, 155:227-237.
- Pezeshki, S.R. 1993. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica*, 28:423-430.

- Pezeshki, S.R. 1994. Responses of baldcypress seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. *Photosynthetica*, 30:59-68.
- Pezeshki, S.R.; Santos, M.I. 1998. Relationship among rhizosphere oxygen deficiency, root restriction, photosynthesis and growth in baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings. *Photosynthetica*, 35:381-390.
- Pichersky, E.; Noel, J.P.; Dudareva, N. 2006. Biosynthesis of plant volatiles: Nature's diversity and ingenuity. *Science*, 311:808-811.
- Piedade, L.R. 1998. *Termite interactions with five arboreal plants on a floodplain of Central Amazonia, Brasil*. PhD Thesis. Strathclyde University. Glasgow, Scotland, UK. 112pp.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Parolin, P. 2000. The flood and photosynthetic response of trees in a white water floodplain (várzea) of the Central Amazon, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limmol.*, 27:1734-1739.
- Piedade, M.T.F.; Worbes, M.; Junk, W.J. 2001. Geoecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. In: McClain, M.E.; Victoria, R.L.; Richey, J.E. (eds.). *The biogeochemistry of the Amazon basin*. Oxford University Press, New York. p.209-234.
- Pimenta, J.A; Bianchini, E.; Medri, M.F. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In: F.R. Scarano & A.C. Franco (eds.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics*. Série Oecologia Brasiliensis (4):154-176.
- Pires, J.M.; Prance, G.T. 1985. Amazon: Key enviroment the vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (eds.). Pergamon Press, Oxford, p.109-145
- Popinigis, F. 1985. *Fisiologia da semente*. 2^a ed. Editora Gráfica e Fotolito Ltda, Brasília. 289pp.
- Prance, G.T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciência*, 3(4):207-230.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. *Brittonia*, 31:26-38.
- Raven, P.H.; Evert, R.F.; Eichhorn, S.E. 2007. *Biologia Vegetal*. 7^a. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 856pp.

- Rathcke, B.; Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Rao, G.G.; Rao, P.S.; Rajagopal, R.; Devakuma, A.S.; Vijayakumar, K.R.; Sethuraj, M.R. 1990. Influence of soil, plant and meteorological factors on water relations and yield in *Hevea brasiliensis*. *International Journal Biometerology*, 34:173-180.
- Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Oliva, S.T.; Tavares, T.M.; Kesselmeier, J. 2004. Exchange of short-chain aldehydes between Amazonian vegetation and the atmosphere. *Ecological Applications*, 14(4):S247-S262.
- Scarano, F.R. 1998. A comparison of dispersal, germination and establishment of woody plants subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood-prone forests and estuarine vegetation. In: Scarano, F.R. & A.C. Franco (eds.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Série Oecologia Brasiliensis, PPGE-UFRJ. vol. IV. p.177-193.
- Scarano, F.R.; Duarte, H.M.; Ribeiro, K.T.; Rodrigues, P.J.F.P.; Barcellos, E.M.B.; Franco, A.C.; Brulfert, J.; Deléens, E.; Lüttge, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136:345-364.
- Schäfer, L.; Kesselmeier, J.; Helas, G. 1992. Formic and acetic acid emission from conifers measured with a "cuvette" technic. In: Angeletti, G.; Beilke, S.; Slanina, J. (eds.). *CeC Air Pollution Research 39: Field Measurements and Interpretations of Species Related to Photooxidants and Acid Deposition*, Ed. Guyot S.A., Brussels. p.319-323.
- Schmidt, S.; Stewart, G.R.; Turnbull, M.H.; Erskine, P.D.; Ashwath, N. 1998. Nitrogen relations of natural and disturbed communities in tropical Australia. *Oecologia*, 117:95-104.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:667-693.
- Schlüter, U.B.; Furch, B. 1992. Morphologische, anatomische und physiologische untersuchungen zur überflutungstoleranz des baumes *Macrolobium acaciaefolium*, charakteristisch für die Weiss-und Schwarzwasser-

- Überschwemmungswälder bei Manaus, Amazonas. *Amazoniana*, XII(1):51-69.
- Schlüter, U.B.; Furch, B.; Joly, C.A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica*, 25(4):384-396.
- Schöngart, J.; Piedade M.T.F.; Worbes, M. 2000. Successional Differentiation in Structure, Floristic Composition and Wood Increment of Whitewater Floodplain Forests in Central Amazonia. *German-Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems - Achievements and Prospects of Cooperative Research*. Hamburg. p.3-8.
- 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 *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145:454-461.
- Setter, T.L.; Ella, E.S. 1994. Relationship between coleoptile elongation and alcoholic fermentation in rice exposed to anoxia. I. Importance of treatment conditions and different tissues. *Annals of Botany*, London, 74(3):65-271.
- Sharkey, T.D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum*, 73:666-680.
- Sharkey, T.D.; Yeh, S. 2001. Isoprene emission from plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 52:407-436.
- Sharkey, T.D.; Wierley, A.E.; Donohue, A.R. 2008. Isoprene emission from plants: why and how. *Annals of Botany*. 101:5-18.
- Shewry, P.R.; Napier, J.A.; Tatham, A.S. 1995. Seed storage proteins: structures and biosynthesis. *The Plant Cell*, 7(7):945-956.
- Sioli, H. 1985. *Amazônia: Fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. 3ªed. Vozes, Petrópolis. 72pp.
- Souza, C.R. de; Soares, A.M.; Regina, M.A. 2001. Trocas gasosas de mudas de videiras, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. *Pesq. agropec. Bras.*, 36(10):1221-1230.

- Souza, L.A.(org). 2009. *Sementes e Plântulas – germinação, estrutura e adaptação*. Todapalavra Editora. Ponta Grossa-PR. 279pp.
- Stearns, A.D. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, 39:436-445.
- Stewart, G.R.; Schimidt, S. 1999. Evolution and plant mineral nutrition. In: Press, M. C.; Scholes, J. D.; Barker, M. G. (eds). *Physiological Plant Ecology*. British Ecological Society, London, UK, p.91-114.
- Sutcliffe, J.F.; Baker, D.A. 1981. *Plants and mineral salts*. 2nd ed. Edward Arnold (Publishers) Ltda. London. 79pp.
- Taiz, L; Zeiger, E. 2004. *Fisiologia Vegetal*, 3^a ed. Artmed. Porto Alegre. 719pp.
- Takeuchi, M. 1962. The structure of the Amazonian vegetation. VI. Igapó. *Journal of the faculty of science University of Tokyo*, 8(7):296-308.
- Taylor, H.M.; Klepper, R.B. 1978. The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Advances in Agronomy*, 30:90-128.
- Thompson, P.A. 1973. Geographical adaptation of seeds. In: Heydecker, W. (ed.). *Seed Ecology*. London: Butterworths, p.31-58.
- Thompson, J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution*, 6:246-249.
- Trapp, S. C.; Croteau, R. D. 2001. Genomic organization of plant terpene synthases and molecular evolutionary implications. *Genet.*,158:811-832.
- Válio, I. F. M.; Scarpa, F. M. 2001. Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(1):79-84.
- Velikova, V.; Loreto, F. 2005. On the relationship between isoprene emission and thermotolerance in *Phragmites australis* leaves exposed to high temperatures and during the recovery from a heat stress. *Plant, Cell and Environment*, 28:318-327.
- Velikova, V.; Fares, S.; Loreto, F. 2008. Isoprene and nitric oxide reduce damages in leaves exposed to oxidative stress. *Plant, Cell and Environment*, 31:1882-1894.
- Via, S.; Lande, R. 1985. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*; 39:505-522.

- Via, S.; Gomulkiewicz, R.; Dejong, G.; Scheiner, S.M.; Schlichting, C.D.; Van Tienderen, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:212-217.
- Villela, D.M.; Lacerda, L.D. 1992. Dinâmica de elementos minerais em folhas de duas espécies arbóreas de cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*, 52(1):151-160.
- Waldhoff, D.; Furch, B. 1998. Effect of waterlogging and flooding on some abundant tree species of Central Amazonia examined under defined conditions in climatic chambers. *Verhandlungen des Internationalen Vereins Limnologie*, 26:1886-1871.
- Westgate, M.E. 1994. Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. *Crop Science*, Madison, 34(1):76-83.
- Wettstein, D.; Gough, S.; Kannangara, C.G. 1995. Chlorophyll Biosynthesis. *The Plant Cell*, 7:1039-1057.
- Willson, M.F.; Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. Wallingford: CAB, p.85-110.
- Wittmann, F.; Anhuf, D.; Junk, W.J. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology*, 18:805-820.
- Wittmann, F.; Schongart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz, H.L.; Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in with-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33(8):1334-1347.
- Wittmann, A.O.; Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Wittmann, F. 2007. Germination in four low-várzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany*, 86:197-203.
- Worbes, M. 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAWA Bulletin*, 10:109-122.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: Junk, W.J. (ed.). *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag, Berlin. p.223-266.

APÊNDICES

APÊNDICE I: ANOVA Capítulo I

Analysis of Variance for **fruto/comprimento (mm)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	64	64	0.44	0.506
Error	158	22891	145		
Total	159	22955			

Analysis of Variance for **fruto/diâmetro (mm)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	15	15	0.10	0.755
Error	158	23888	151		
Total	159	23903			

Analysis of Variance for **fruto/peso (g)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	50.6	50.6	0.52	0.470
Error	158	15258.3	96.6		
Total	159	15308.9			

Analysis of Variance for **semente/comprimento (mm)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	756.3	756.3	45.11	0.000
Error	158	2649.3	16.8		
Total	159	3405.7			

Analysis of Variance for **semente/largura (mm)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	202.4	202.4	15.52	0.000
Error	158	2060.8	13.0		
Total	159	2263.2			

Analysis of Variance for **semente/espessura (mm)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	46.12	46.12	8.82	0.003
Error	158	826.25	5.23		
Total	159	872.37			

Analysis of Variance for **semente/peso (g)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	4.46	4.46	2.62	0.107
Error	158	268.62	1.70		
Total	159	273.07			

Analysis of Variance for **Lipídios**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	27.12	27.12	3.75	0.101
Error	6	43.41	7.23		
Total	7	70.53			

Analysis of Variance for **Carboidratos** (açúcares solúveis)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	0.78	0.78	0.76	0.416
Error	6	6.14	1.02		
Total	7	6.92			

Analysis of Variance for **Carboidratos** (amido)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	0.31	0.31	0.29	0.611
Error	6	6.50	1.08		
Total	7	6.81			

Analysis of Variance for **Proteínas**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	0.1922	0.1922	5.33	0.060
Error	6	0.2164	0.0361		
Total	7	0.4086			

Analysis of Variance for **Germinabilidade (Exp.I)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.6	0.6	0.03	0.861
Error	12	242.6	20.2		
Total	13	243.2			

Analysis of Variance for **Germinabilidade (Exp.II)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.1	0.1	0.00	0.960
Error	12	321.4	26.8		
Total	13	321.5			

Analysis of Variance for **IVG (Experimento I)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.01201	0.01201	1.99	0.208
Error	6	0.03618	0.00603		
Total	7	0.04819			

Analysis of Variance for **IVG (Experimento II)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.00180	0.00180	1.13	0.329
Error	6	0.00955	0.00159		
Total	7	0.01135			

Analysis of Variance for **TM (Experimento I)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.62	0.62	0.13	0.728
Error	6	27.80	4.63		
Total	7	28.41			

Analysis of Variance for **TM (Experimento II)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.115	0.115	0.32	0.590
Error	6	2.138	0.356		
Total	7	2.253			

Analysis of Variance for **IVG (Várzea)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.01361	0.01361	3.05	0.131
Error	6	0.02677	0.00446		
Total	7	0.04039			

Analysis of Variance for **TM (Várzea)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.43	0.43	0.12	0.746
Error	6	22.25	3.71		
Total	7	22.68			

Analysis of Variance for **IVG (Igapó)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	0.00245	0.00245	0.78	0.412
Error	6	0.01895	0.00316		
Total	7	0.02140			

Analysis of Variance for **TM (Igapó)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	1.21	1.21	0.94	0.369
Error	6	7.69	1.28		
Total	7	8.90			

APÊNDICE II: ANOVA Capítulo II

Analysis of Variance for **Monoterpenos** (período não inundado)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	90.5	90.5	1.90	0.170
Error	198	9429.0	47.6		
Total	199	9519.5			

Analysis of Variance for **Monoterpenos** (1 dia de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	7570.1	7570.1	146.21	0.000
Error	598	15636.2	51.8		
Total	599	23206.3			

Analysis of Variance for **Monoterpenos** (2 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	13741.8	13741.8	405.04	0.000
Error	598	9296.0	33.9		
Total	599	23037.8			

Analysis of Variance for **Monoterpenos** (3 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	12276.0	12276.0	378.87	0.000
Error	598	5022.2	32.4		
Total	599	17298.3			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** (período não inundado)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	189.36	189.36	79.01	0.000
Error	198	884.41	2.40		
Total	199	1073.77			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** (1 dia de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	3324.1	3324.1	257.75	0.000
Error	598	6499.9	12.9		
Total	599	9824.0			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** (2 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	2178.3	2178.3	112.83	0.000
Error	598	7259.2	19.3		
Total	599	9437.5			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** (3 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	697.1	697.1	25.48	0.000
Error	598	8782.6	27.4		
Total	599	9479.7			

Analysis of Variance for **Transpiração** (período não inundado)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	15.090	15.090	91.93	0.000
Error	198	65.332	0.164		
Total	199	80.423			

Analysis of Variance for **Transpiração** (1 dia de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	787.93	787.93	390.55	0.000
Error	598	1151.99	2.02		
Total	599	1939.92			

Analysis of Variance for **Transpiração** (2 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	804.47	804.47	357.20	0.000
Error	598	1189.12	2.25		
Total	599	1993.59			

Analysis of Variance for **Transpiração** (3 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	633.83	633.83	237.77	0.000
Error	598	1428.80	2.67		
Total	599	2062.62			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** (período não inundado)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	48482	48482	51.72	0.000
Error	198	345906	937		
Total	199	394388			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** (1 dia de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	586	586	0.73	0.392
Error	598	315194	798		
Total	599	315780			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** (2 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	48092	48092	62.63	0.000
Error	598	288710	768		
Total	599	336803			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** (3 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	31767	31767	46.18	0.000
Error	598	228381	688		
Total	599	260148			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** (período não inundado)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	40.11	40.11	11.75	0.001
Error	198	1355.76	3.42		
Total	199	1395.87			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** (1 dia de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	571.64	571.64	161.14	0.000
Error	598	2025.57	3.55		
Total	599	2597.21			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** (2 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	263.70	263.70	75.43	0.000
Error	598	1845.99	3.50		
Total	599	2109.70			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** (3 dias de inundação)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	359.82	359.82	151.83	0.000
Error	598	1267.87	2.37		
Total	599	1627.70			

APÊNDICE III: ANOVA Capítulo III

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (julho/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	330512	330512	177.76	0.000
Error	88	163622	1859		
Total	89	494134			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (agosto/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	227584	227584	142.82	0.000
Error	88	627096	359		
Total	89	3794143			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (setembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	121000	121000	136.49	0.000
Error	88	78015	887		
Total	89	199015			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (outubro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	191	191	0.57	0.451
Error	88	29250	332		
Total	89	29441			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (novembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	2592	2592	2.20	0.141
Error	88	103606	1177		
Total	89	106198			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (dezembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	890	890	1.04	0.311
Error	88	75470	858		
Total	89	76360			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (janeiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	32757	32757	29.09	0.000
Error	88	99078	1126		
Total	89	131834			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	44356	44356	20.28	0.000
Error	88	192506	2188		
Total	89	236862			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	36361	36361	27.74	0.000
Error	88	115345	1311		
Total	89	151706			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
--------	----	----	----	---	---

Ecosystem	1	903	903	3.96	0.050
Error	88	20073	228		
Total	89	20976			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (maio/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	1563	1563	1.79	0.184
Error	88	76603	870		
Total	89	78165			

Analysis of Variance for **Chl a** - várzea x igapó (junho/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	126188	126188	218.44	0.000
Error	88	50837	578		
Total	89	177024			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (julho/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	372	372	0.23	0.629
Error	88	139692	1587		
Total	89	140064			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (agosto/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	2026	2026	1.34	0.251
Error	88	133394	1516		
Total	89	135420			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (setembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	5398	5398	1.54	0.218
Error	88	308351	3504		
Total	89	313748			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (outubro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	59290	59290	22.52	0.000
Error	88	231688	2633		
Total	89	290978			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (novembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	52024	52024	11.36	0.262
Error	88	143396	1418		
Total	89	135428			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (dezembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	5352	5352	3.89	0.052
Error	88	121042	1375		
Total	89	126394			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (janeiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	2701	2701	1.71	0.195
Error	88	139282	1583		
Total	89	141982			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	348	348	0.13	0.721
Error	88	238185	2707		
Total	89	238533			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	4134	4134	7.77	0.007
Error	88	46852	532		
Total	89	50986			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	7093	7093	18.38	0.000
Error	88	33965	386		
Total	89	41058			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (maio/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	5523	5523	15.23	0.000
Error	88	31920	363		
Total	89	37442			

Analysis of Variance for **Chl b** - várzea x igapó (junho/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	35086	35086	265.68	0.000
Error	88	11621	132		
Total	89	46707			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (julho/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	179.6	179.6	2.33	0.129
Error	178	13733.0	77.2		
Total	179	13912.6			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (agosto/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	165.6	165.6	2.49	0.157
Error	178	14754.0	57.4		
Total	179	12911.5			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (setembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	66.5	66.5	1.26	0.262
Error	178	9359.0	52.6		
Total	179	9425.5			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (outubro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	140.4	140.4	2.71	0.101
Error	178	9219.5	51.8		
Total	179	9359.8			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (novembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
--------	----	----	----	---	---

Ecosystem	1	248.2	248.2	2.50	0.116
Error	178	17698.5	99.4		
Total	179	17946.7			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (dezembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	182.4	182.4	3.08	0.081
Error	178	10553.3	59.3		
Total	179	10735.7			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (janeiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	89.3	89.3	1.50	0.222
Error	178	10600.2	59.6		
Total	179	10689.5			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	49.0	49.0	2.48	0.117
Error	178	3515.2	19.7		
Total	179	3564.3			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	6.0	6.0	0.38	0.537
Error	178	2802.0	15.7		
Total	179	2808.1			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	7.4	7.4	1.43	0.285
Error	178	10257.6	56.2		
Total	179	10480.9			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (maio/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	73.4	73.4	1.31	0.255
Error	178	10007.4	56.2		
Total	179	10080.9			

Analysis of Variance for **Condutância estomática** – várzea x igapó (junho/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	169.4	169.4	2.44	0.139
Error	178	14737.0	76.4		
Total	179	12952.3			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (julho/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	0.169	0.169	0.31	0.580
Error	178	98.083	0.551		
Total	179	98.252			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (agosto/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	1.792	1.792	1.73	0.161
Error	178	124.143	0.732		
Total	179	155.725			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (setembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	0.29	0.29	0.19	0.665
Error	178	278.31	1.56		
Total	179	278.60			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (outubro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	1.646	1.646	2.71	0.102
Error	178	108.137	0.608		
Total	179	109.783			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (novembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	1.545	1.545	2.61	0.105
Error	178	107.157	0.706		
Total	179	106.743			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (dezembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	0.87	0.87	0.66	0.419
Error	178	235.21	1.32		
Total	179	236.08			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (janeiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	0.97	0.97	0.56	0.469
Error	178	225.23	1.53		
Total	179	227.18			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	1.593	1.593	1.73	0.190
Error	178	164.143	0.922		
Total	179	165.735			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	0.336	0.336	0.51	0.477
Error	178	117.681	0.661		
Total	179	118.017			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	0.364	0.364	2.68	0.132
Error	178	78.689	0.603		
Total	179	80.529			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (maio/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	1.348	1.348	2.70	0.102
Error	178	88.989	0.500		
Total	179	90.337			

Analysis of Variance for **Transpiração** – várzea x igapó (junho/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Eccosist	1	1.473	1.473	2.44	0.115
Error	178	85.485	0.708		
Total	179	87.139			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (julho/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	5258	5258	6.48	0.012
Error	178	144415	811		
Total	179	149673			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (agosto/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	2853	2853	4.62	0.003
Error	178	135911	647		
Total	179	139685			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (setembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	11568	11568	76.15	0.000
Error	178	27041	152		
Total	179	38609			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (outubro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	24392	24392	24.86	0.000
Error	178	174667	981		
Total	179	199059			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (novembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	34382	34382	22.56	0.000
Error	178	154663	867		
Total	179	179055			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (dezembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	29309	29309	213.40	0.000
Error	178	24447	137		
Total	179	53757			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (janeiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	24316	24316	241.20	0.000
Error	178	26348	146		
Total	179	29376			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	6096	6096	18.30	0.000
Error	178	59299	333		
Total	179	65396			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	10966	10966	28.63	0.000
Error	178	68182	383		
Total	179	79148			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂** – várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
--------	----	----	----	---	---

Ecosystem	1	6096	6096	18.30	0.000
Error	178	59299	333		
Total	179	65396			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂ – várzea x igapó (maio/2009)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	6658	6658	6.15	0.014
Error	178	192727	1083		
Total	179	199386			

Analysis of Variance for **Concentração interna de CO₂ – várzea x igapó (junho/2009)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	6554	6554	6.25	0.016
Error	178	172723	1185		
Total	179	179384			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (julho/2008)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	825.86	825.86	220.90	0.000
Error	178	665.47	3.74		
Total	179	1491.34			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (agosto/2008)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	739.83	739.83	96.61	0.000
Error	178	1363.15	7.66		
Total	179	2102.98			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (setembro/2008)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	374.86	374.86	39.84	0.000
Error	178	1674.73	9.41		
Total	179	2049.60			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (outubro/2008)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	109.32	109.32	25.20	0.000
Error	178	772.05	4.34		
Total	179	881.37			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (novembro/2008)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	299.11	299.11	49.06	0.000
Error	178	1085.20	6.10		
Total	179	1384.31			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (dezembro/2008)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Tratamen	1	222.32	222.32	34.46	0.000
Error	178	1148.50	6.45		
Total	179	1370.82			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂ – várzea x igapó (janeiro/2009)**

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	135.28	135.28	20.13	0.000
Error	178	1196.03	6.72		
Total	179	1331.30			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** – várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	156.8	156.8	12.96	0.000
Error	178	2153.8	12.1		
Total	179	2310.6			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** – várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Treatment	1	55.71	55.71	20.00	0.000
Error	178	495.86	2.79		
Total	179	551.56			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** – várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	49.23	49.23	21.00	0.000
Error	178	417.27	2.34		
Total	179	466.50			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** – várzea x igapó (maio/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Treatment	1	97.81	97.81	46.96	0.000
Error	178	370.79	2.08		
Total	179	468.60			

Analysis of Variance for **Assimilação de CO₂** – várzea x igapó (junho/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	234.80	234.80	200.71	0.000
Error	178	208.23	1.17		
Total	179	443.04			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (julho/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	42.155	42.155	176.95	0.000
Error	178	42.406	0.238		
Total	179	84.562			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (agosto/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	105.85	105.85	93.32	0.000
Error	178	201.90	1.13		
Total	179	307.75			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (setembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	79.550	79.550	157.11	0.000
Error	178	90.125	0.506		
Total	179	169.676			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (outubro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosystem	1	18.381	18.381	21.49	0.000
Error	178	152.216	0.855		
Total	179	170.597			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (novembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P

Ecosist	1	74.623	74.623	80.93	0.000
Error	178	164.122	0.922		
Total	179	238.745			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (dezembro/2008)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	56.55	56.55	40.75	0.000
Error	178	247.03	1.39		
Total	179	303.58			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (janeiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	109.63	109.63	102.27	0.000
Error	178	190.81	1.07		
Total	179	300.44			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (fevereiro/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	15.936	15.936	47.50	0.000
Error	178	59.719	0.335		
Total	179	75.655			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (março/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	23.51	23.51	16.51	0.000
Error	178	253.40	1.42		
Total	179	276.90			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (abril/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	38.55	38.55	22.58	0.000
Error	178	303.88	1.71		
Total	179	342.43			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (maio/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	52.692	52.692	140.02	0.000
Error	178	66.987	0.376		
Total	179	119.680			

Analysis of Variance for **Fotorrespiração** – várzea x igapó (junho/2009)

Source	DF	SS	MS	F	P
Ecosist	1	34.256	34.256	49.68	0.000
Error	178	122.740	0.690		
Total	179	156.996			