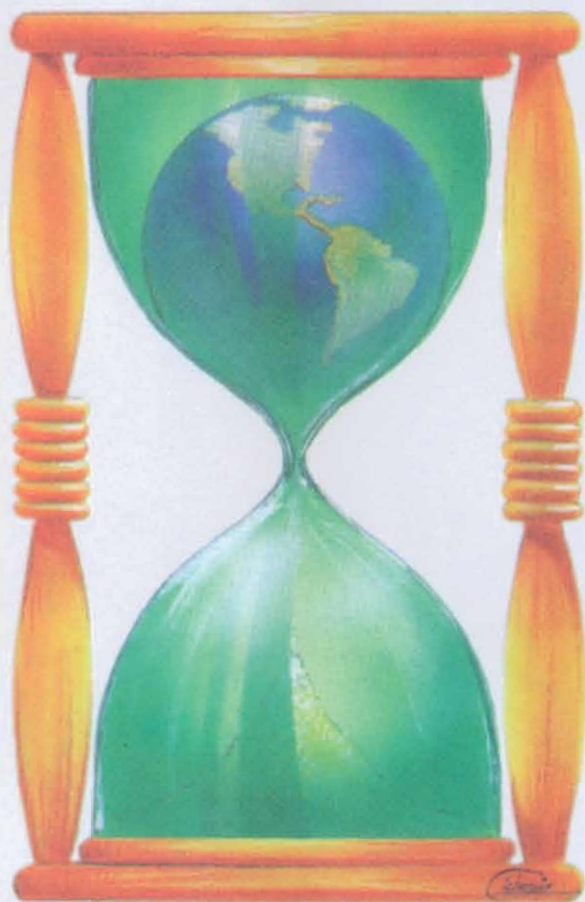


**ECOLOGIA
BRASILIENSIS**

**ECOPHYSIOLOGICAL STRATEGIES
OF XEROPHYTIC AND AMPHIBIOUS
PLANTS IN THE NEOTROPICS**

VOL. IV



PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM
E C O L O G I A
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

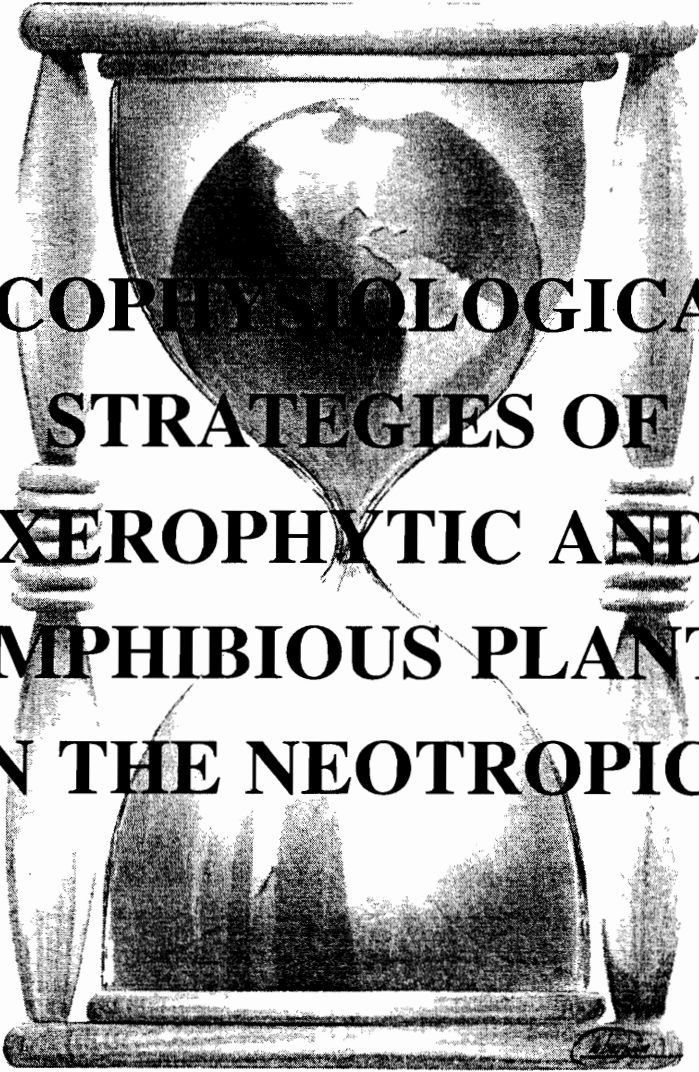
EDITORES

Fabio R. Scarano

Augusto C. Franco

Oecologia Brasiliensis

Volume IV



**ECOPHYSIOLOGICAL
STRATEGIES OF
XEROPHYTIC AND
AMPHIBIOUS PLANTS
IN THE NEOTROPICS**

- 1998 -

Oecologia Brasiliensis

Publicação seriada do Programa de Pós-Graduação em Ecologia do
Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro

A serial publication of the Post-Graduate Program in Ecology of
Instituto of Biology of Federal University of Rio de Janeiro

Editor-Chefe

Francisco de Assis Esteves

Editor-Assistente/Assistant to the Editor

André Morgado Esteves

Comissão Editorial / Editorial Board

Érica Pellegrini Caramaschi	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Ecologia
Francisco A. R. Barbosa	- Universidade Federal de Minas Gerais - Deptº Biologia Geral
Fábio Rubio Scarano	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Ecologia
Jean Louis Valentin	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Biologia Marinha
José Eduardo dos Santos	- Universidade Federal de São Carlos - Deptº Hicrobiologia
Josimar Ribeiro de Almeida	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Ecologia
Luis Drude de Lacerda	- Universidade Federal Fluminense - Deptº Geoquímica
Ricardo Iglésias Rios	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Ecologia
Ricardo Ferreira Monteiro	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Ecologia
Rogério Parentoni Martins	- Universidade Federal de Minas Gerais - Deptº Biologia Geral
Yocie Yoneshigue Valentin	- Universidade Federal do Rio de Janeiro - Deptº Botânica

Oecologia Brasiliensis

Pode ser obtida através de solicitação à Secretaria do
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Can be obtained on request from the Secretary of the
Post-Graduate Program in Ecology

Rio de Janeiro

1998

ISBN-85-85828-01-X

TÍTULO DA SÉRIE: **OECOLOGIA BRASILIENSIS**

TÍTULO DESTE VOLUME: **ECOPHYSIOLOGICAL STRATEGIES OF XEROPHYTIC
AND AMPHIBIOUS PLANTS IN THE NEOTROPICS**

Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics

Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Instituto de Biologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro

236 p. ; 21 cm (Oecologia Brasiliensis, v. 4)

ISBN 85-85828-01-X

1. amphibious plants

3. ecophysiology

5. neotropical plants

2. drought

4. flooding

6. xerophytes

I. Scarano, Fábio R. ed.

II. Franco, Augusto C. ed.

III. Série

CDD 574.5

CAPA

CLÉBER LUIZ

EDITORAÇÃO E IMPRESSÃO

COMPUTER & PUBLISH EDITORAÇÃO LTDA.

TEL.: (021) 283-3468

**Programa de Pós Graduação em Ecologia
Instituto de Biologia - Departamento de Ecologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Cx. Postal 68.020 cep. 21941-540
Rio de Janeiro/RJ - Brasil**

Telefone/Fax (0055) - (21) 290-3308

APRESENTAÇÃO

Nos últimos anos, poucas áreas da Ecologia têm evidenciado avanços tão consideráveis como a Ecologia Vegetal. A necessidade de se buscar conhecimentos científicos sólidos que possibilitem o manejo, a recuperação e o uso racional das diferentes formações vegetais do país, pode ser apontada como um dos principais fatores para este progresso. Neste contexto, a ecofisiologia vegetal constitui-se em uma ferramenta indispensável para o esclarecimento de questões básicas e aplicadas ao gerenciamento dos recursos vegetais.

Este quarto volume da série *Oecologia Brasiliensis*, *Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics*, vem preencher uma lacuna existente na Ecologia brasileira que é a enorme escassez de literatura gerada a partir de pesquisas desenvolvidas em ecossistemas tropicais. Assim sendo, alunos de graduação e pós-graduação e profissionais de diferentes áreas passarão a dispor de uma importante obra nacional sobre Ecofisiologia Vegetal a qual, estou convicto, se tornará literatura indispensável no dia-a-dia de todos aqueles que estudam e gerenciam os recursos naturais.

Como presidente do Corpo Editorial de *Oecologia Brasiliensis*, parablenzo os Professores Fábio Scarano e Augusto Franco pelo esmero e sobretudo o carinho com que confeccionaram esta obra. Nós do Corpo Editorial estamos felizes por poder contribuir para o avanço da Ecologia brasileira através da edição deste volume.

Francisco de Assis Esteves
Editor

Oecologia Brasiliensis

FOREWORD

In recent years, in Brazil, few fields in Ecology have shown such a considerable progress as Plant Ecology, mostly due to the need to gather scientific information in order to manage, recuperate and rationally use the various vegetation types of the country. In this context, plant ecophysiology is an indispensable tool to provide answers to basic and applied questions regarding management of plant resources.

This fourth volume of the series *Oecologia Brasiliensis*, *Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics*, fills a gap in Brazilian Ecology, namely the shortage of literature produced from research in tropical ecosystems. Thus, graduate and undergraduate students, as well as professionals of various specialities, will have access to valuable information on Brazilian plant ecophysiology.

As Chief Editor of *Oecologia Brasiliensis*, I congratulate Professors Fábio Scarano and Augusto Franco for their dedicated work. The Editorial Board is pleased to contribute to the progress of Brazilian Ecology with the publication of this volume.

Francisco de Assis Esteves
Editor

Oecologia Brasiliensis

PREFÁCIO

Devido ao crescente interesse em temas relacionados à biodiversidade, a pesquisa em ecologia vegetal no Brasil nas últimas décadas predominantemente produziu relatos descritivos de estrutura vegetacional, florística e fitossociologia. Contudo, seguindo a tradição de notáveis ecólogos e botânicos brasileiros dos anos 40 e 50, vários estudos conduzidos por um distinto grupo de jovens pesquisadores brasileiros têm se caracterizado pelo exame das relações entre as plantas e seu meio físico e químico.

Assim, o principal propósito deste volume é revisar o conjunto de resultados deste grupo de ecólogos funcionais de forma a chamar a atenção da expressiva geração emergente de ecólogos vegetais nos neotrópicos para mecanismos funcionais e adaptativos relacionados à sobrevivência e crescimento vegetal em ambientes sujeitos à seca ou inundação. Desta forma, as revisões a seguir foram agrupadas em duas seções: *Xerophytic Plants* (“Plantas Xerófitas”) e *Amphibious Plants* (“Plantas Anfíbias”).

Este conjunto de revisões, que soma cerca de 700 referências bibliográficas, reúne exemplos de estratégias de vida vegetal nos neotrópicos, temas teóricos contemporâneos relacionados à ecofisiologia de estresse em plantas, e descrição e debate acerca de técnicas modernas para medição e análise de sobrevivência, produtividade e aptidão vegetal. Apesar de todo este esforço, existem ainda várias lacunas a serem preenchidas. Nós esperamos que este volume contribua para apontar novas direções para futuras pesquisas.

Nós somos gratos à Sociedade Botânica do Brasil (SBB) que nos convidou a organizar o *Simpósio de Ecofisiologia* no XLVII Congresso Nacional de Botânica (22, 23/vi/1996), onde os trabalhos aqui contidos foram apresentados a um grande e entusiasmado público. CNPq, RHA/Meio Ambiente e a SBB financiaram a participação dos pesquisadores convidados. O Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro alocou fundos para a edição deste volume. Nós somos particularmente gratos aos *referres*, cujos comentários aumentaram grandemente a qualidade dos trabalhos; à Prof. Janet Reid que traduziu dois dos trabalhos para a língua

inglesa; e à Prof. Dorothy Sue Dunn de Araujo que foi voluntária a pacientemente aprimorar o inglês empregado em todos os trabalhos.

Considerando que a série *Oecologia Brasiliensis* tem como uma de suas principais metas atingir a grande massa de estudantes de Ecologia no Brasil e que os três volumes anteriores foram escritos em português, cabe aqui justificar que o presente foi produzido em inglês por dois motivos. A principal razão é que a carência de especialistas nos temas abordados no Brasil demandou que os artigos fossem também revisados por pesquisadores estrangeiros que não dominam nosso idioma (ver lista de *referees* a seguir); a segunda é que, desta forma, esta série tem um impulso mais forte para se projetar para além das nossas fronteiras geográficas.

Os Editores do Volume

PREFACE

Due to a growing interest in biodiversity issues, plant ecology research in Brazil in the past decades has predominantly aimed to produce descriptive accounts of vegetation structure, floristics and phytosociology. However, following the tradition of the notable Brazilian ecologists of the 40's and 50's, several studies conducted by a distinctive group of young Brazilian researchers were characteristically concerned with the relationships between plants and their physical and chemical environment.

Thus, the main purpose of this volume is to review the bulk of achievements of this group of functional ecologists in order to call the attention of our expressive new generation of plant ecologists to functional and adaptive mechanisms related to plant survival and growth in environments subjected to seasonal drought or flooding. Therefore, the reviews were grouped under two sections, namely *Xerophytic Plants* and *Amphibious Plants*.

The reviews altogether quote over 700 references gathering tropical examples of plant life strategies, contemporary theoretical issues related to stress ecophysiology, and modern techniques for measuring and assessing plant fitness, survival and productivity. Despite all this effort there are many gaps still to be filled. We hope this volume will contribute to point out directions for future research.

We are indebted to the Brazilian Botanical Society (SBB) who let us organize the Ecophysiology Symposium in the XLVII Congresso Nacional de Botânica (22, 23/vi/1996), where these reviews were presented. CNPq, RHAE/Meio Ambiente and SBB financed the trip of the invited researchers. The Post-Graduate Program in Ecology of the Federal University of Rio de Janeiro allocated funds for the edition of this volume. We are particularly thankful to the reviewers, whose comments improved the quality of the present reviews; to Prof. Janet Reid who translated two of the chapters to the English language; and to Prof. Dorothy Sue Dunn de Araujo who patiently improved the English language used in all chapters.

Considering that one of the main goals of the series *Oecologia Brasiliensis* is to attend the demand for literature of the vast number of Brazilian students of Ecology and that the three previous volumes were issued in Portuguese, it is worth to mention that the present volume was written in English for two reasons. The main reason is that the reduced number of Brazilian specialists on the themes dealt with here, required that the review of the articles were done by foreign researchers; secondly, we believe that in such manner we contribute to launch the series beyond our geographical borders.

The Editors of the Volume

LIST OF REFEREES FOR THIS VOLUME
LISTA DE REVISORES PARA ESTE VOLUME

David Benzing, Oberlin College, Ohio, US

Robert M. M. Crawford, University of St. Andrews, UK

Guillermo Goldstein, University of Honolulu, Hawaii, US

John DuVall Hay, Universidade de Brasília, Brazil

Michael B. Jackson, Long Ashton Research Station, Bristol, UK

Ulrich Lüttge, Darmstadt University of Technology, Germany

Ernesto Medina, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela

Frank Minchin, Institute of Grassland and Environmental Research,
Aberystwyth, UK

Heloísa S. Miranda, Universidade de Brasília, Brazil

Carlos A. Klink, Universidade de Brasília, Brazil

Tânia S. Pereira, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brazil

Janet Sprent, University of Dundee, UK

Sidinei M. Thomaz, Universidade Estadual de Maringá, Brazil

SUMÁRIO

Apresentação	v
Foreword	vii
Prefácio	ix
Preface	xi
List of Referees for this Volume	xiii

XEROPHYTIC PLANTS

01 - Perspectives in comparative ecophysiology of some Brazilian vegetation types: leaf CO ₂ and H ₂ O gas exchange, chlorophyll <i>a</i> fluorescence and carbon isotope discrimination <i>Mattos, E.A.</i>	01
02 - Seedling establishment and endurance in tropical forests: ecophysiology of stress during early stages of growth <i>Medina, E.</i>	23
03 - Photosynthesis and water relations in <i>cerrado</i> vegetation <i>Moraes, J.A.P.V. & C.H.B.A. Prado</i>	45
04 - The genus <i>Clusia</i> as an example of studies on plant responses to stress in tropical environments <i>Franco, A.C.</i>	65
05 - Epiphytes: photosynthesis, water balance and nutrients <i>Reinert, F.</i>	87

AMPHIBIOUS PLANTS

06 - Consideration on the ecology of wetlands, with emphasis on Brazilian floodplain ecosystems <i>Esteves, F.A.</i>	111
---	-----

07 - Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species <i>Lobo, P.C. & C.A. Joly</i>	137
08 - Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications <i>Pimenta, J.A., E. Bianchini & M.E. Medri</i>	157
09 - A comparison of dispersal, germination and establishment of woody plants subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood-prone forests and estuarine vegetation <i>Scarano, F.R.</i>	177
10 - Nitrogen fixation by legumes in flooded regions <i>Loureiro, M.F., E.K. James & A.A. Franco</i>	195